

**Федеральное агентство по образованию**  
**АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**ГОУВПО «АмГУ»**

УТВЕРЖДАЮ

Зав. кафедрой БЖД

\_\_\_\_\_ А.Б.Булгаков

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2007г.

**Основы физиологии человека**

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС

для специальности 280101 «Безопасность жизнедеятельности  
в техносфере»

Составитель: Мирошниченко А.Н., доцент кафедры БЖД, канд. мед. наук

Благовещенск 2007 г.

Печатается по решению  
редакционно-издательского совета  
инженерно-физического факультета  
Амурского государственного  
университета

А.Н. Мирошниченко

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Основы физиологии человека» для студентов очной и заочной сокращенной форм обучения специальности 280101 «Безопасность жизнедеятельности в техносфере». –

Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 2007. – с.

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Основы физиологии человека» ориентирован на оказание помощи студентам очной и заочной сокращенной форм обучения по специальности 280101 «Безопасность жизнедеятельности в техносфере» для формирования специальных знаний и представлений о строении и функционировании организма человека как единого целого.

© Амурский государственный университет, 2007

## СОДЕРЖАНИЕ

- 1. Рабочая программа дисциплины**
- 2. График самостоятельной работы студентов**
- 3. Методические рекомендации для проведения самостоятельной работы студентов**
- 4. Методические рекомендации по проведению практических занятий по дисциплине**

Рекомендуемая тематика практических занятий

Рекомендуемые вопросы для подготовки к практическим занятиям

Рекомендуемые формы проведения, оформления и контроля практических занятий

### **5. Содержание курса лекций по дисциплине:**

Тема 1- 2. Введение в дисциплину физиология человека

Тема 3. Анатомическое строение нервной системы

Тема 4. Физиология нервной системы

Тема 5 – 6. Физиологическая характеристика органов чувств

Тема 7. Физиологические функции внутренней системы организма

Тема 8. Физиология гормональной регуляции функций организма (физиология желез внутренней секреции)

Тема 9. Физиологические методы исследования функциональных систем организма

Тема 10. Функции зрительного анализатора

Тема 11. Характеристика обмена веществ (энергетических (питательных) веществ)

Тема 12. Физиологические особенности системы пищеварения организма человека

Тема 13. Характеристика мышечной системы

Тема 14. Физиологические функции крови

Тема 15 – 16. Адаптационные изменения сердечно-сосудистой системы при различных видах физической работы

Тема 17 – 18. Физиологические особенности дыхательной системы при физической нагрузке

### **6. Методические указания для проведения практических занятий**

Тема 1 – 2. Центральная и вегетативная нервная системы. Органы чувств.

Тема 3. Внутренняя среда организма.

Тема 4. Физиология желез внутренней секреции.

Тема 5. Физиология кровообращения.

Тема 6 – 7. Физиология дыхания.

Тема 8. Физиология пищеварительной и выделительной системы.

Тема 9. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма.

**7. Методические указания по выполнению домашних заданий, контрольных работ (самостоятельная работа студентов)** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**8. Перечень программных продуктов, реально используемых в практике деятельности выпускников.**

Студенты в специализированной аудитории по подготовке курсовых и дипломных работ имеют выход на информационные программы Гарант, Труд-эксперт, Консультант плюс.

**9. Методические указания профессорско-преподавательскому составу по организации межсессионного и экзаменационного контроля знаний студентов** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**10. Комплекты заданий для практических работ, контрольных работ, домашних заданий** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**11. Фонд тестовых и контрольных заданий для оценки качества знаний по дисциплине «Основы физиологии человека»** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**12. Комплекты экзаменационных билетов для экзамена по дисциплине «Основы физиологии человека»**

**13. Карта обеспеченности дисциплины «Основы физиологии человека» кадрами профессорско-преподавательского состава**

1. Лекции по дисциплине «Основы физиологии человека» читает доцент, кандидат медицинских наук Мирошниченко Анатолий Николаевич.

2. Практические занятия по дисциплине «Основы физиологии человека» проводит доцент, кандидат медицинских наук Мирошниченко Анатолий Николаевич.

Федеральное агентство по образованию РФ  
Амурский Государственный университет

УТВЕРЖДАЮ  
Проректор по УНР

\_\_\_\_\_ Е.С.Астапова

“ \_\_\_\_ ” \_\_\_\_\_ 2006 г.

## **РАБОЧАЯ ПРОГРАММА**

по дисциплине **“Физиология человека”**

для специальности 280101 “Безопасность жизнедеятельности в техносфере”

(Очная форма обучения/заочная сокращенная)

курс 2/1

семестр 3/2

Лекции – 36/10

Практические занятия – 18/ –

Контрольная работа

Экзамен 3/2 семестр

Самостоятельная работа – 31/75

Всего часов по учебному плану – 85

**Составитель А.Н. Мирошниченко кандидат медицинских наук, доцент**

**Факультет инженерно-физический**

**Кафедра БЖД**

**2006 г.**

Рабочая программа составлена на основе требований ГОС ВПО по специальности 280101 "Безопасность жизнедеятельности в техносфере"

Рабочая программа обсуждена на заседании кафедры БЖД

"....." .....2006 г., протокол №.....

Заведующий кафедрой .....А.Б. Булгаков

Рабочая программа одобрена на заседании УМСС 280101 "Безопасность жизнедеятельности в техносфере"

"....." .....2006 г., протокол №.....

Председатель УМСС ..... О.Т. Аксенова

СОГЛАСОВАНО

СОГЛАСОВАНО

Начальник УМУ

..... Г.Н. Торопчина

"....." .....2006 г.

Председатель УМС ИФФ

..... В.И. Митрофанова

"....." .....2006 г.

СОГЛАСОВАНО

Заведующий выпускающей кафедры

..... А.Б. Булгаков

"....." .....2006 г.

## **1. Цели и задачи дисциплины, ее место в учебном процессе**

**Цель преподавания дисциплины** – сформировать у студентов представления о строении и функционировании организма человека как единого целого.

**Задачи изучения дисциплины** – формирование у студентов знаний, умений и навыков оценки:

- организма человека и его основных физиологических функций;
- обмена веществ;
- развития и роста организма как единого целого;
- единства функций и форм;
- нервной высшей деятельности;
- органов чувств;
- физиологии двигательного аппарата;
- физиологии деятельности внутренних органов.

### **Требования к уровню освоения содержания дисциплины**

В результате освоения и изучения дисциплины «Физиология человека»

**студент должен:**

**знать:**

- предмет, цель, задачи дисциплины и ее значение для своей будущей профессиональной деятельности;
- закономерности функционирования клеток, тканей, органов, систем здорового организма и механизм его регуляции, рассматриваемых с позиции общей физиологии и интегративной поведенческой деятельности человека;
- информационную ценность различных показателей (констант) и механизмы регуляции функционирования клеток, тканей, органов, систем и целостного организма при достижении приспособленного результата;
- общие принципы построения, функционирования и значения ведущих функциональных систем организма;
- закономерности формирования и регуляции основных форм поведения организма в зависимости от условий его существования;
- возрастные особенности физиологических систем организма.

**уметь оценивать и объяснять:**

- основные закономерности формирования и регуляции физиологических функций организма, подвергающегося воздействию различных неблагоприятных факторов среды обитания;

**приобрести навыки:**

- использования знаний по физиологии человека при установлении норм вредных и травмоопасных факторов в конкретных условиях производства, быта и иных видов среды обитания для сохранения и поддержания здоровья человека.

**Перечень дисциплин, усвоение которых студентам необходимо при изучении дисциплины "Физиология человека"**

Дисциплина изучается студентами 2 курса. Учебный процесс включает лекционные, практические занятия, консультации с преподавателем и проведение контроля усвоения учебного материала студентами.

Преподавание учебной дисциплины основывается на знаниях таких дисциплин как:

- ЕН.Ф.01 Высшая математика. Раздел - основы математической статистики;
- ЕН.Ф.03 Физика - единицы измерения;
- ЕН.Ф.04 Химия. Разделы - Основные понятия и законы неорганической и органической химии; химическая связь; строение веществ; химические системы; химическая термодинамика и кинетика; реакционная способность веществ; теория строения органических соединений, типы изомерии, связь химических свойств со структурой молекул;
- ЕН.Ф.05 Экология. Разделы - взаимоотношения организма и среды, экология и здоровье человека; глобальные проблемы окружающей среды, экологические принципы рационального использования природных ресурсов и охраны природы;

## **2. Содержание дисциплины**

### **Образовательный стандарт (федеральный компонент)**

Организм человека и его основные физиологические функции; обмен веществ; развитие и рост; организм как целое единство; органы чувств; физиология двигательного аппарата; единство функций и форм; высшая и низшая нервная деятельность, их единство; органы чувств; физиология деятельности.

## 2.1. Разделы дисциплины и виды занятий

	<b>Раздел дисциплины</b>	Лекции	ПЗ
1	Введение. Центральная и вегетативная нервнне системы. Органы чувств.	12/2	4
2	Внутренняя среда организма	4/2	2
3	Физиология желез внутренней секреции	4/2	2
4	Физиология кровообращения	4/2	2
5	Физиология дыхания	4/2	4
6	Организация пищеварительной системы, физиология вы- деления	4	2
7	Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции ор- ганизма	4	2
	Всего	36/10	18

## 2.2. Содержание разделов дисциплины

### Раздел 1. Введение. Центральная и вегетативная нервнне системы. Органы чувств.

Основные понятия физиологии, организм, единство организма и внешней среды. Понятие о гомеостазе. Физиологическая функция. Параметры. Норма функции. Физиологическая адаптивная реакция. Возрастные изменения функций, взаимоотношение структуры и функции. Физиология как наука о жизнедеятельности здорового человека и физиологических основах здорового образа жизни. Диагностика здоровья и прогнозирование функциональной активности организма человека.

Клетка, ее функции. Ткани организма, их виды и особенности функций. Функциональный элемент. Орган, физиологические особенности. Физиологические основы функций. Понятие о раздражимости и возбудимости. Мембранные и внутриклеточные процессы при раздражении клеток.

Роль центральной нервной системы (ЦНС) в интегративной приспособительной деятельности организма. Нейрон как структурно-функциональная единица ЦНС. Методы исследования функций ЦНС (перерезка, разрушение, раздражение, стереотаксическая методика, электроэнцефалография, внутримозговое введение веществ, гистохимические, радиоиммунологические методики, электронная микроскопия, хронорефлексометрия).

Закономерности и особенности возбуждения в НЦС. Понятие о нервных цепях. Пространственная и временная суммация возбуждения, трансформация ритма возбуждения, посттетаническая потенция. Низкая лабильность ЦНС, ее утомляемость, чувствительность к нейротропным средствам. Основные принципы распространения процессов возбуждения в ЦНС. Понятие о дивергенции и конвергенции возбуждения, центральная задержка, реверберация. Торможение в ЦНС, его основные виды: пресинаптическое, постсинаптическое, их механизмы.

Спинной мозг. Роль спинного мозга в процессах регуляции деятельности опорно-двигательного аппарата и вегетативных функций организма.

Продолговатый мозг и мост. Центры продолговатого мозга и моста, их участие в процессах саморегуляции функций. участие продолговатого мозга и моста в интегративной деятельности ЦНС.

Средний мозг, его роль в процессах саморегуляции функций. Участие среднего мозга в интегративной деятельности ЦНС.

Мозжечок. Корректирующее и стабилизирующее влияние мозжечка на моторную функцию, его место в интегративной деятельности ЦНС.

Ретикулярная формация. Особенности нейронной организации ретикулярной формации ствола мозга. Значение ретикулярной формации в регуляции вегетативных функций.

Таламус – коллектор эфферентных путей. Таламо-кортикальные и кортико-таламические взаимоотношения. Их значение в интегративной деятельности мозга.

Гипоталамус – высший подкорковый вегетативный центр, его роль в управлении гомеостатическими процессами. Участие гипоталамуса в формировании мотиваций, эмоций, стресса, биоритмов. Значение гипоталамуса в интегративной деятельности ЦНС.

Кора больших полушарий головного мозга. Роль коры в формировании системной деятельности организма. Современные представления о локализации функций в коре. Кортико-подкорковые и корково-висцеральные взаимоотношения. Парность в деятельности коры больших полушарий. Функциональная асимметрия полушарий у человека.

Вегетативная нервная система. Симпатический, парасимпатический и метасимпатический отделы вегетативной нервной системы. Принцип организации эфферентного звена вегетативных рефлексов. Медиаторы вегетативной нервной системы. Основные виды рецептивных субстанций (адренергические, холинергические и др.) и вегетотропных синаптоактивных веществ. Вегетативные центры. Роль гипоталамуса, мозжечка, лимбической системы, ретикулярной формации и коры больших полушарий в регуляции вегетативных функций. Участие вегетативной нервной системы в интеграции функции при формировании целостных поведенческих актов.

Учение И.П. Павлова об анализаторах. Роль анализаторов в познании окружающего мира. Методы изучения сенсорных систем. Общие свойства рецепторных образований. Взаимодействие анализаторов.

Зрительная сенсорная система. Развитие и строение глаза. Проводящие пути и корковый отдел зрительного анализатора. Бинокулярное зрение, рефракция, аккомодация, острота зрения, развитие цветового зрения.

Слуховой и вестибулярный анализаторы. Строение слухового анализатора. Проведение звука. Механизм восприятия звуков различной частоты и интенсивности. Вестибулярный аппарат как анализатор положения и перемещения тела в пространстве. Его периферический отдел, афферентный путь и корковый отдел.

Кожная, двигательная, обонятельная и сенсорные системы. Их значение и общий план строения, функционирования.

Адаптация анализаторов. Возрастные изменения сенсорных систем.

## **Раздел 2. Внутренняя среда организма**

Понятие о системе крови. Основные функции крови. Клинические методики исследования крови. Состав и количество крови человека. Основные физиологические константы крови и основные механизмы их регуляции.

Плазма и ее состав. Гематокрит. Осмотическое и онкотическое давление.

Эритроциты. Строение, количество, методики подсчета, функции. Строение и свойство гемоглобина, его соединения. Количество гемоглобина, методики его определения. Критерий насыщения эритроцитов гемоглобином, определения цветного показателя. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) и факторы, влияющие на нее.

Лейкоциты. Строение, количество, методики подсчета. Понятие о лейкоцитарной формуле. Нервная и гуморальная регуляция лейкопоэза.

Тромбоциты, их строение, количество, функции. Понятие о гомеостазе. Свертывающая и противосвертывающая системы крови как главные факторы поддержания жидкого состояния крови.

Группы крови (система АВО, резус принадлежность). Правила переливания крови. Кровезаменяющие растворы.

Лимфа, ее состав, количество, функции. Лимфообразование и механизмы его регуляции.

## **Раздел 3. Физиология желез внутренней секреции**

Структурно-функциональная организация эндокринной системы. Основные механизмы действия гормонов. Саморегуляция эндокринной системы, транс- и парагипофизная регуляция эндокринных желез. Связи желез внутренней секреции. Участие эндокринной системы в интегративной приспособительной деятельности организма. Возрастные особенности эндокринной системы.

Гипоталамо-гипофизарная система. Функциональные связи гипоталамуса с гипофизом. Гипофиз, его гормоны.

Щитовидная железа, тиреоидные гормоны и их роль в регуляции обмена веществ и энергии, в росте и развитии организма. Регуляция деятельности щитовидной железы.

Поджелудочная железа. Роль гормонов в регуляции углеводного, белкового и липидного обменов. Регуляция эндокринной функции поджелудочной железы.

Надпочечники. Гормоны коркового вещества надпочечников, их роль в регуляции обмена веществ и функции организма. Функция мозгового вещества надпочечников. Регуляция функций надпочечников.

Половые железы. Мужские и женские половые гормоны, их роль в регуляции обмена веществ и функций организма.

Эпифиз, гормоны, их роль в регуляции функций организма ("биоэкологические часы" и др.).

#### **Раздел 4. Физиология кровообращения**

Морфофункциональная характеристика системы крово- и лимфообращения. Роль и место системы крово- и лимфообращения в поддержании жизнедеятельности организма.

Сердце. Понятие о возбудимости, проводимости, сократимости и автоматии сердца. Проводящая система сердца, ее функциональные особенности. Сердечный цикл и его фазовая структура. Систолический и минутный объем крови, сердечный индекс. Работа сердца. Регуляция сердечной деятельности. Возрастные изменения сердечной деятельности.

Системное кровообращение. Функциональная классификация кровеносных и лимфатических сосудов. Основные законы гемодинамики. Общее периферическое сопротивление сосудов. Механизм формирования сосудистого тонуса. Факторы, обеспечивающие движение крови и лимфы по сосудам высокого и низкого давления. Скорость движения крови и лимфы по сосудам высокого и низкого давления. Скорость движения крови и лимфы в различных отделах системы крово- и лимфообращения. Время полного кругооборота крови. Кровяное давление, его виды (систолическое, диастолическое, пульсовое, среднее, центральное, периферическое, артериальное, венозное). Факторы, определяющие величину кровяного давления.

Органное кровообращение. Изменение органного кровообращения при мышечной нагрузке, приеме пищи, при гипоксии, стрессе и других состояниях.

Микроциркуляция и ее роль в механизме обмена жидкости и различных веществ между кровью и тканями.

#### **Раздел 5. Физиология дыхания**

Значение дыхания для организма. Основные этапы процесса дыхания. Дыхательный цикл. Вентиляция легких (минутная, альвеолярная), ее неравномерность в разных отделах органа.

Механизм вдоха и выдоха. Газообмен в легких. Состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха. Способы определения.

Транспорт газов ( $O_2$ ,  $CO_2$ ) кровью. Гемоглобин, его формы. Миоглобин. Факторы, влияющие на диссоциацию оксигемоглобина. Кислородная емкость крови. Газообмен между кровью и тканями. Напряжение  $O_2$ ,  $CO_2$  в тканевой жидкости и клетках.

Регуляция дыхания. Условно-рефлекторная и произвольная регуляция дыхания.

Дыхание при физической работе, при повышенном и пониженном барометрическом давлении. Резервные возможности системы дыхания. Защитные дыхательные рефлексы. Дыхание при речи. Функциональная система поддержания постоянства газового состава крови.

#### **Раздел 6. Организация пищеварительной системы, физиология выделения**

Значение пищеварения и методы его исследования. Переваривающая, всасывательная и двигательная функция органов пищеварения. Переваривание в полости рта, желудке, тонком и толстом кишечнике. Значение печени для организма и роль желчи в пищеварении. Пищеварительная функция поджелудочной железы. Всасывание питательных веществ в различных отделах пищеварительного тракта. Значение кишечной микрофлоры для организма человека.

Нейрогуморальная регуляция пищеварения. Биологически активные вещества пищеварительного тракта, их эффекты. Периодическая деятельность органов пищеварения.

Почки, их роль в поддержании азотистого баланса, осмотического давления, pH крови, объема крови. Строение почек. Нефрон как структурная единица почки. Механизм образования мочи. Нервная и гуморальная регуляция мочеобразования и мочевыделения. Мочевыделительные пути. Адаптивные изменения функции почек при различных условиях внешней среды.

Кожа как выделительный орган. Функция сальных и потовых желез и регуляция их деятельности. Защитная функция эпидермиса, рецепторная, терморегуляторная функции кожи.

#### **Раздел 7. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма**

Общее понятие об обмене веществ в организме. Обмен веществ между организмом и внешней средой как основное условие жизни и сохранения гомеостаза. Пластическая и энергетическая роль питательных веществ. Общее представление об обмене и специфическом синтезе в организме жиров, углеводов, белков. Азотистое равновесие. Положительный и отрицательный азотистый баланс.

Значение минеральных веществ и микроэлементов, потребность в них. Значение воды для организма. Факторы, определяющие ее распределение и перемещение в организме. Понятие о водном балансе. Регуляция водного и минерального обменов. Характеристика водного и минерального обмена при работе в горячих цехах.

Витамины, их физиологическая роль. Общепризнанная характеристика основных групп витаминов.

Энергетический баланс организма. Учет прихода и расхода энергии: физическая калориметрия (исследование энергозатрат с помощью полного и неполного газового анализа, по частоте сердечных сокращений). Основной обмен веществ, факторы, его определяющие. Специфически динамическое действие питательных веществ. Рабочий обмен. Энергетические затраты организма при различных видах труда. Физиологические нормы питания. Потребность в белке в зависимости от возраста, вида труда и состояния организма. Суточная потребность в жирах, углеводах, минеральных солях и витаминах. Физиологические основы рационального питания.

Постоянство температуры внутренней среды организма как необходимое условие нормального протекания метаболических процессов. Пойкило, гомойо- и геиротермия. Температура человека и ее суточное колебание. Температура различных участков кожных покровов и внутренних органов человека. Физическая и химическая терморегуляция. Обмен веществ как источник образования теплоты. Роль отдельных органов в теплопродукции. Теплоотдача. Способы отдачи теплоты с поверхности тела (излучение, проведение, испарение). Физиологические механизмы теплоотдачи (кровоток в кожных сосудах, потоотделение и т.д.).

Периферические и центральные механизмы терморегуляции. Терморесепторы. Центр терморегуляции. Нервные и гуморальные механизмы терморегуляции. Функциональная система, обеспечивающая поддержание постоянства температуры внутренней среды при изменениях температуры внешней среды. Возрастные особенности терморегуляции.

### 2.3. Рекомендуемые темы практических занятий

1. Введение. Центральная и вегетативная нервная системы. Органы чувств – 4 часа.
  2. Внутренняя среда организма – 2 часа.
  3. Физиология желез внутренней секреции – 2 часа.
  4. Физиология кровообращения – 2 часа.
  5. Физиология дыхания – 4 часа.
  6. Организация пищеварительной системы, физиология выделения – 2 часа.
  7. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма – 2 часа.
- Всего – 18 часов.

### 2.4. Рекомендуемые темы для самостоятельной работы студентов под руководством преподавателя.

№ раздела дисциплины	Тема самостоятельной работы	часы
1	История развития физиологии как науки. Современная теория строения клетки живого организма.	4/10
2	Изменения в системе крови при физической нагрузке и других вредных факторов.	4/10
3	Железы внутренней секреции и процессы адаптации организма.	4/10
4	Механизм работы сердечной мышцы.	4/10
5	Строение легочной ткани. Роль дыхательной системы в процессах адаптации к воздействию пылевых факторов среды обитания.	6/13
6	Строение пищеварительного тракта. Современные воззрения на процессы всасывания пищевых веществ в организме. Выделительная система.	4/10
7	Характеристика витаминов. Система терморегуляции организма.	5/12
	Всего часов 31/75, в т.ч. на выполнение контрольной работы - 11 часов.	31/75

### 2.5. Проведение текущего контроля знаний.

Текущий контроль знаний проводится в рамках выполнения практических занятий и чтения лекций в виде тестирования или выполнения контрольных работ, а также контроля знаний на занятиях по вопросам самоподготовки и самоконтроля изложенных в учебном пособии «Основы физиологии человека».

### 2.6. Проведение промежуточного контроля знаний.

Промежуточный контроль осуществляется два раза в семестр в виде тестов и контрольных работ.

#### Первый промежуточный контроль знаний студентов

На этом этапе контроля знаний студентов используются тесты:

Вариант 1

1. Первый чувствительный нейрон находится в:

- а. передних рогах спинного мозга
- б. задних рогах спинного мозга
- в. боковых рогах
- г. в узлах, расположенных по обеим сторонам спинного мозга

2. К соединительной ткани относятся:

- а. мышечная
- б. костная
- в. нервная
- г. эпителиальная

3. Что такое гликоген?

- а. гормон передней доли гипофиза
- б. фермент поджелудочной железы
- в. красный пигмент крови
- г. полимер глюкозы

4. Теорию функциональных систем разработал:

- а. И.П.Павлов
- б. В.В.Парин
- в. И.М.Сеченов
- г. П.К.Анохин

5. Симпатический и парасимпатический отделы принадлежат к:

- а. центральной нервной системе
- б. автономной (вегетативной) нервной системе
- в. соматической нервной системе
- г. ни один из ответов не верен

6. Продолговатый мозг регулирует:

- а. пищеварение
- б. дыхание
- в. сердечную деятельность
- г. верны все ответы

7. Поверхность больших полушарий головного мозга образована:

- а. серым веществом
- б. белым веществом
- в. соединительной тканью
- г. эпителиальной тканью

8. Слуховая зона коры головного мозга расположена в:

- а. лобной доле коры
- б. височной доле коры
- в. затылочной доле коры
- г. теменной доле коры

9. Только нервным путем регулируется:

- а. половая система
- б. обмен веществ
- в. выделительная система
- г. все ответы неверны

10. Нервы, управляющие деятельностью гортани и глотки, отходят от:

- а. спинного мозга
- б. продолговатого мозга
- в. среднего мозга
- г. переднего мозга

Вариант 2

1. Парасимпатическая нервная система увеличивает:
  - а. давление крови
  - б. движения кишечника
  - в. сокращения сердца
  - г. способность к обучению
  
2. Железы внутренней секреции
  - а. обмен веществ
  - б. потребление пищи и воды
  - в. поддержание постоянной температуры тела
  - г. верны все ответы
  
3. Инсулин, главным образом, воздействует на обмен:
  - а. белков
  - б. жиров
  - в. углеводов
  - г. солей
  
4. Гипоталамус - часть:
  - а. коры больших полушарий
  - б. промежуточного мозга
  - в. среднего мозга
  - г. продолговатого мозга
  
5. Базедова болезнь возникает при:
  - а. повышенной активности щитовидной железы
  - б. пониженной активности щитовидной железы
  - в. повышенной активности надпочечников
  - г. пониженной активности надпочечников
  
6. Основу тромба составляет:
  - а. фибриноген
  - б. фибрин
  - в. тромбин
  - г. плазма крови
  
7. Количество лейкоцитов в одном кубическом миллиметре крови составляет:
  - а. несколько сотен
  - б. несколько тысяч
  - в. несколько десятков тысяч
  - г. несколько миллионов
  
8. Группы крови у людей отличаются друг от друга:
  - а. солевым составом плазмы
  - б. содержанием глюкозы
  - в. содержанием фибриногена
  - г. видами белков, содержащимися в плазме и эритроцитах
  
9. Лечебная сыворотка - это:
  - а. препарат антител
  - б. ослабленные бактерии
  - в. взвесь лейкоцитов
  - г. раствор антибиотика
  
10. Только нервным путем регулируется:
  - а. половая система
  - б. обмен веществ
  - в. выделительная система
  - г. все ответы неверны

1. Круги кровообращения открыл:
- а. И.Павлов
  - б. Л.Пастер
  - в. У.Гарвей
  - г. И.Мечников
2. Двустворчатый клапан расположен между:
- а. правым предсердием и правым желудочком
  - б. левым предсердием и левым желудочком
  - в. правым предсердием и левым предсердием
  - г. правым желудочком и левым желудочком
3. Главный узел автоматической работы сердца расположен в:
- а. левом предсердии
  - б. правом предсердии
  - в. левом желудочке
  - г. правом желудочке
4. Наиболее крупным депо крови из перечисленных органов являются:
- а. почки
  - б. мозг
  - в. сердце
  - г. кожа
5. Большой круг кровообращения заканчивается в:
- а. левом предсердии
  - б. левом желудочке
  - в. правом предсердии
  - г. правом желудочке
6. Возбуждение, вызывающее сокращения сердца, возникает в:
- а. продолговатом мозгу
  - б. промежуточном мозгу
  - в. коре больших полушарий
  - г. самом сердце
7. Наибольшее давление крови наблюдается в:
- а. аорте
  - б. капиллярах
  - в. верхней полой вене
  - г. нижней полой вене
8. Самый крупный хрящ гортани:
- а. надгортанный
  - б. надглоточный
  - в. щитовидный
  - г. трапецевидный
9. Жизненная емкость легких в среднем составляет:
- а. 1 л
  - б. 4 л
  - в. 8 л
  - г. 12 л
10. Атмосферный воздух при вдохе попадает в первую очередь в:
- а. бронхи
  - б. трахею
  - в. гортань
  - г. носоглотку

1. Легочные пузырьки заполнены:
  - а. соединительной тканью
  - б. воздухом
  - в. кровью
  - г. лимфой
  
2. Высота голоса человека связана с:
  - а. количеством голосовых связок
  - б. длиной голосовых связок
  - в. местом расположения голосовых связок
  - г. ни с одним из этих факторов
  
3. Мягкая часть зуба называется:
  - а. дентин
  - б. пульпа
  - в. эмаль
  - г. надкостница
  
4. В ротовой полости происходит переваривание главным образом:
  - а. белков
  - б. жиров
  - в. углеводов
  - г. нуклеотидов
  
5. Переваривание большинства пищевых веществ происходит в:
  - а. ротовой полости
  - б. желудке
  - в. тонком кишечнике
  - г. толстом кишечнике
  
6. Продукты переваривания белков всасываются в:
  - а. лимфу
  - б. кровь
  - в. тканевую жидкость
  - г. верны все ответы
  
7. Бактерии толстого кишечника необходимы для переваривания:
  - а. нуклеотидов
  - б. гликогена
  - в. жиров
  - г. клетчатки
  
8. Самые передние зубы у человека называются:
  - а. большими коренными
  - б. малыми коренными
  - в. резцами
  - г. клыками
  
9. Действие ферментов желудочного сока осуществляется в:
  - а. нейтральной среде
  - б. кислой среде
  - в. щелочной среде
  - г. не зависит от кислотности среды
  
10. Какое количество различных аминокислот приблизительно входит в состав белков?
  - а. 5
  - б. 10
  - в. 15
  - г. 20

Вариант 5

1. Ранним проявлением авитаминоза А является:
- а. рахит
  - б. диабет
  - в. куриная слепота
  - г. микседема
2. Витамины группы В в больших количествах содержатся в:
- а. печени акулы
  - б. красном перце
  - в. оболочках семян злаков
  - г. хвойных иголках
3. В суточном рационе человека большую часть должны составлять:
- а. белки
  - б. жиры
  - в. углеводы
  - г. минеральные соли
- \_\_\_\_\_ 4. Мочевина в нашем организме образуется при распаде: 
- а. белков
  - б. жиров
  - в. углеводов
  - г. всех перечисленных веществ
5. Количество выделяющейся мочи составляет в сутки около:
- а. 0.5 л
  - б. 1.5 л
  - в. 2.5 л
  - г. 3.5 л
6. Функции почек:
- а. выделение вредных и избыточных для организма веществ
  - б. поддержание относительного постоянства химического состава и свойств жидких внутренних сред организма
  - в. синтез ферментов
  - г. все ответы верны
7. В наибольшей степени роговой слой кожи развит на:
- а. лице
  - б. ладонях
  - в. спине
  - г. груди
8. Самое значительное количество тепла образуется в организме при:
- а. работе печени
  - б. сокращении мышц
  - в. испарении пота
  - г. при свертывании крови
9. При снижении температуры окружающего воздуха происходит:
- а. увеличение интенсивности сокращения мышц
  - б. снижение выделения пота
  - в. сужение кровеносных сосудов кожи
  - г. все эти процессы
10. Переваривание большинства пищевых веществ происходит в:
- а. ротовой полости
  - б. желудке
  - в. тонком кишечнике
  - г. толстом кишечнике

## **Второй промежуточный контроль знаний студентов**

На втором этапе контроля знаний студентов используются контрольные работы:

Контрольная работа № 1

1. Какие функции свойственны живому организму.
2. Механизм транспорта кислорода кровью.

Контрольная работа № 2

1. Основные свойства живой материи организма.
2. Механизм транспорта углекислого газа кровью.

Контрольная работа № 3

1. Что такое рефлекс?
2. Роль витаминов в жизнедеятельности организма.

Контрольная работа № 4

1. Понятие о гомеостазе организма.
2. Механизм транспорта угарного газа кровью.

Контрольная работа № 5

1. Виды нервной системы.
2. Перечислите функции крови.

Контрольная работа № 6

Какие функции осуществляет головной мозг человека.  
Физиологическое значение жиров для организма

Контрольная работа № 7

1. Роль почек в выделении из организма вредных веществ.
2. Механизмы адаптации организма к факторам окружающей среды..

Контрольная работа № 8

1. Что относится к двигательной системе организма.
2. Значение поджелудочной железы в обеспечении безопасности организма.

Контрольная работа № 9

1. Основные отделы вегетативной нервной системы.
2. Обмен веществ как источник образования теплоты.

Контрольная работа № 10

1. Какое влияние оказывает недостаток йода на организм.
2. Какое значение имеет обонятельная система в безопасности жизнедеятельности.

Контрольная работа № 11

1. Общее понятие об обмене веществ в организме.
2. Чем отличаются условные и безусловные рефлексy.

Контрольная работа № 12

1. Значение минеральных веществ для организма
2. Перечислите типы высшей нервной деятельности

Контрольная работа № 13

1. В чем состоит защитная функция кожи.
2. Адаптация организма к факторам окружающей среды.

Контрольная работа № 14

1. Значение белков для организма.
2. Зрительная сенсорная система организма.

Контрольная работа № 15

1. Роль почек в выделении из организма вредных веществ.
2. Основные свойства нервных центров.

Контрольная работа № 16

1. Значение печени для организма.
2. Какую роль играют углеводы в жизнедеятельности организма.

Контрольная работа № 17

1. Перечислите функции коры головного мозга.
2. Какие факторы определяют величину кровяного давления.

Контрольная работа № 18

1. Характеристика пульса, его изменение при мышечной работе.
2. Значение слухового анализатора при обеспечении безопасности жизнедеятельности.

Контрольная работа № 19

1. Как изменяются энергетические затраты организма при различных видах труда.
2. Строение нейрона.

#### Контрольная работа № 20

1. Плазма крови и ее состав.
2. Значение печени для организма.

#### Контрольная работа № 21

1. Кожа как выделительный орган организма.
2. Какую роль играет желчный пузырь в пищеварении.

#### Контрольная работа № 22

1. Значение минеральных веществ и микроэлементов для организма.
2. Перечислите типы высшей нервной деятельности.

#### Контрольная работа № 23

1. Роль зрительного и слухового анализаторов в обеспечении безопасности жизнедеятельности.
2. Сущность процесса дыхания, типы дыхания.

#### Контрольная работа № 24

1. Виды нервной системы.
2. Перечислите функции крови.

#### Контрольная работа № 25

1. Какие функции осуществляет головной мозг человека.
2. Физиологическое значение жиров для организма

### **2.7. Темы контрольных работ, которые студенты получают у преподавателя.**

**Рекомендуемый объем текста не более 20 страниц формата А 4, через 1,5 интервала.**

1. Развитие физиологии человека в 19 – 21 веках.
2. Вклад отечественных ученых в развитие мировой физиологической науки.
3. Современные представления о мембранном потенциале.
4. Современные представления о строении клетки.
5. Механизм проведения нервного импульса по нервным волокнам.
6. Механизм передачи возбуждения в синапсах.
7. Характеристика основных функций крови.
8. Физиологические свойства миокарда.
9. Функциональная классификация кровеносных сосудов.
10. Функциональная классификация лимфатических сосудов.
11. Единство организма человека и окружающей среды.
12. Влияние климатогеографических факторов окружающей среды на физиологические функции организма человека.
13. Влияние антропогенных факторов окружающей среды на физиологические функции организма человека.
14. Влияние химических факторов производственной среды на физиологические функции организма человека.
15. Изменения физиологических функций организма человека под влиянием повышенной температуры воздуха.
16. Изменения физиологических функций организма человека при воздействии производственного шума.
17. Физиолого-эргономический механизм работы скелетных мышц.
18. Роль желез внутренней секреции в регуляции функций организма.
19. Адаптационные изменения сердечно-сосудистой системы организма при физической работе разной степени тяжести.
20. Адаптационные изменения дыхательной системы при физической работе разной степени тяжести.
21. Адаптационные изменения выделительных систем организма человека.
22. Изменение обмена веществ и энергии в организме человека под воздействием факторов окружающей среды.
23. Физиологические этапы развития органов чувств.
24. Движение как проявление жизнедеятельности организма.
25. Значение открытия академика И.П. Павлова в познании процессов пищеварения организма.
26. Особенности строения и функций двигательного аппарата человека.
27. Физиологические механизмы тренированности.
28. Функциональные резервы тренированного организма.
29. Процессы адаптации тренированного организма к физическим нагрузкам.
30. Особенности развития высшей нервной деятельности в подростковом возрасте.

### **2.8. Вопросы для подготовки к экзамену**

1. Дать определение понятия «Организм». Основные свойства живой материи (организма).
2. Что такое рефлекс, перечислить основные части элементарной схемы рефлекса.
3. Понятие о гомеостазе, что составляет его содержание.

4. Понятие об адаптации. Биологические и социальные факторы, лежащие в основе адаптации.
5. Виды, фазы и критерии адаптации. Механизмы развития адаптивных реакций.
6. Специфические изменения организма к отдельным факторам (усиление мышечной деятельности, гиподинамия, гипоксия и др.).
7. Возрастные изменения функций, взаимоотношение структуры и функции.
8. Понятие о раздражимости и возбудимости, мембранные и внутриклеточные процессы.
9. Роль центральной нервной системы в приспособительной деятельности организма.
10. Раздражимость, характеристика основных групп раздражителей.
11. Группы раздражителей по биологическому значению, адекватные и неадекватные раздражители.
12. Возбудимые ткани. Специфические и неспецифические признаки возбуждения.
13. Понятие "Возбуждение", признаки и фазы возбуждения.
14. Роль спинного мозга в процессах регуляции деятельности опорно-двигательного аппарата и вегетативных функций организма.
15. Головной мозг, строение, участие его в интегративной приспособительной деятельности ЦНС.
16. Роль коры головного мозга в формировании системной деятельности организма.
17. Вегетативная нервная система, основные ее отделы.
18. Основные механизмы действия гормонов, их роль в регуляции обмена веществ и функций организма (на примере одной из желез внутренней секреции).
19. Понятие о системе, функции, константах крови.
20. Функциональные особенности сердечной мышцы, фазы работы сердца.
21. Понятие о скорости движения крови, основные законы гемодинамики.
22. Кровяное давление, его виды, факторы, которые определяют его величину.
23. Понятие об органном кровообращении, его изменение в процессе жизнедеятельности.
24. Показатели, характеризующие артериальное давление крови. Какие факторы влияют на его величину.
25. Характеристика пульса, его изменение при воздействии факторов окружающей среды.
26. Сущность процесса дыхания, этапы, типы дыхания.
27. Транспорт газов (кислород, углекислый газ, угарный газ) кровью. Гемоглобин, его формы.
28. Значение пищеварения и методы его исследования.
29. Характеристика переваривающей функции органов пищеварения.
30. Значение печени для организма и роль желчи в пищеварении.
31. Значение поджелудочной железы для организма и ее роль в пищеварении.
32. Общее понятие об обмене веществ в организме.
33. Значение белкового питания для организма, азотистое равновесие.
34. Значение минеральных веществ и микроэлементов для организма.
35. Характеристика водного и минерального обмена при работе в горячих цехах.
36. Сущность обмена углеводов в организме.
37. Физиологическая значимость жиров для организма.
38. Витамины, их физиологическая роль.
39. Энергетический баланс организма, энергетические затраты организма при различных видах труда.
40. Физиологические основы рационального питания.
41. Обмен веществ как источник образования теплоты.
42. Процессы физической, химической и физиологической терморегуляции организма.
43. Почки, их роль в поддержании азотистого баланса, осмотического давления, pH крови, объема крови.
44. Адаптивные изменения функции почек при различных условиях внешней среды.
45. Кожа как защитный и выделительный орган организма.
46. Роль анализаторов в процессах адаптации организма к факторам окружающей среды.
47. Значение зрительной сенсорной системы организма, проводящие пути, бинокулярное зрение, аккомодация, цветовое зрение.
48. Причины возникновения и характеристика зрительных иллюзий, обусловленных оптическим несовершенством глаза.
49. Значение слухового и вестибулярного анализаторов организма, их адаптация к факторам окружающей среды.
50. Обонятельная сенсорная система, функционирование, адаптация.
51. Двигательная сенсорная система, основная особенность рецепторов периферического двигательного анализатора.
52. Факторы, способствующие формированию и развитию органов чувств. Основные этапы развития органов чувств.
53. Дайте определения и характеристику следующим понятиям: пороги ощущения, сенсбилизация, адаптация.
54. Основные типы мышц, их механизмы сокращения.
55. Характеристика основных функциональных различий гладкой и поперечно-полосатой мускулатуры.
56. Формы адаптации.

57. Фазы развития процессов адаптации.
58. Характеристика природных адаптагенных факторов.
59. Характеристика социальных адаптагенных факторов.
60. Факторы, обусловившие возникновение и развитие центральной нервной системы. Главные особенности и тенденции в ее развитии.
61. Нейрон: строение, виды нейронов.
62. Виды рефлексов, различие условных и безусловных рефлексов.
63. Характеристика основных свойств нервных центров.
64. Характеристика процессов торможения в центральной нервной системе, понятие, биологическая роль.
65. Закономерности координации нервных процессов.
66. Понятие об индукции в центральной нервной системе, виды индукции.
67. Механизм образования условных рефлексов.
68. Дайте определение – что такое память. Механизм памяти.
69. Дайте характеристику второй сигнальной системе человека, ее роль в процессах адаптации.
70. Дайте характеристику типам нервной высшей деятельности.

## **2.9. Критерии оценки знаний студентов**

### **Итоговый контроль знаний проводится в форме Экзамена**

Экзамен преследует цель оценить работу студента за курс, а именно: полученные им теоретические знания, прочность их закрепления, развитие творческого мышления, приобретение навыков самостоятельной работы, умение синтезировать полученные знания и применять их к решению практических задач.

Нормы оценки знаний предполагают учет индивидуальных особенностей студентов, дифференцированный подход к обучению, проверке знаний и умений.

В устных ответах студентов на экзамене, в сообщениях и докладах, а также в письменных видах работ оцениваются знания и умения по пятибалльной системе. При этом учитываются: глубина знаний, полнота знаний и владение необходимыми умениями (в объеме программы); осознанность и самостоятельность применения знаний и способов учебной деятельности, логичность изложения материала, включая сообщения, выводы (в соответствии с заданным вопросом), соблюдение норм литературной речи.

### **Требования и порядок сдачи экзамена по дисциплине**

Экзамен сдается в период экзаменационной сессии в соответствии с утвержденным расписанием. Экзамен проводится в объеме программы учебной дисциплины. Форма сдачи экзамена – устная. При устной форме экзамена экзаменатору предоставляется право задавать студенту по программе курса дополнительные вопросы, а также помимо теоретических вопросов, давать практические задания по программе данного курса.

При проведении экзамена в устной форме по экзаменационным билетам студент имеет право на подготовку к ответу в течение 30 мин. Во время экзамена студенты могут пользоваться учебными программами, а также, с разрешения экзаменатора, справочной литературой и другими пособиями. Преподаватель на экзамене учитывает не только ответы на вопросы экзаменационного билета, но не менее 50% итоговой оценки учитывается за успеваемость, посещаемость студента в семестре.

Необходимым условием допуска к экзамену является защита научно-реферативного доклада объемом не более 20 страниц машинописного текста, а также в случае пропуска лекций сдаются рефераты по темам пропущенных лекций, отработка всех тем практических занятий, получение положительных оценок по тестам промежуточного контроля знаний по дисциплине. В предлагаемом билете имеется два вопроса, на которые студент должен дать развернутый ответ. При этом показать знание теории и продемонстрировать свободную ориентацию в указанном материале, знание понятий и терминологии, ответить на уточняющие вопросы. Выполнение указанных требований оценивается оценкой по пятибалльной системе.

Успеваемость студентов определяется оценками "отлично", "хорошо", "удовлетворительно" и "неудовлетворительно".

Оценка «отлично» - материал усвоен в полном объеме; изложен логично, имеются ссылки на литературные источники; основные умения сформулированы и устойчивы; выводы и обобщения точны и связаны с явлениями окружающей жизни.

Оценка «хорошо» - в усвоении материала имеются небольшие, незначительные пробелы: изложение ответа на вопросы недостаточно систематизированное; отдельные умения недостаточно устойчивы; в выводах и обобщениях допускаются некоторые неточности.

Оценка «удовлетворительно» - в усвоении материала имеются пробелы: материал излагается не систематизировано; отдельные умения недостаточно сформулированы; выводы и обобщения недостаточно аргументированы; в них имеются ошибки и неточности.

Оценка «неудовлетворительно» - основное содержание материала не усвоено, выводов и обобщений нет.

Положительные оценки заносятся в экзаменационную ведомость и зачетную книжку, неудовлетворительная проставляется только в экзаменационной ведомости.

Неявка на экзамен отмечается в экзаменационной ведомости словами "не явился".

### 3. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

#### 3.1. Рекомендуемая литература

##### а) основная литература:

1. Мирошниченко А.Н. Основы физиологии человека. Учебное пособие. Благовещенск.- Изд. АмГУ, – 2005, 152 с.
2. Физиология человека. Учебник. Под ред. Покровского В.М. и др., в 2-х томах, М.,1998.

##### б) Дополнительная литература

1. Анохин И.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
2. Бузник И.М. Энергетический обмен и питание. М., 1978.
3. Власов Ю.А., Окунева Г.Н. Кровообращение и газообмен человека. Справочное руководство. Новосибирск, 1992, 317 с.
4. Држевецкая И.А. Основы физиологии обмена веществ и эндокринной системы. М., 1994, 255 с.
5. Богоявленский Н.А. Отечественная анатомия и физиология в далеком прошлом. Л., 1970, 159 с.
6. Физиология человека и животных. Под ред. Когана А.Б., в 2-х томах, М., 1984, 360 с.
7. Рошупкин Д.И. и др. Биофизика органов. М., 2000, 256 с.
8. Образцов И.Ф., Ханин М.А. Оптимальные биомеханические системы. М.,1989, 272 с.
9. Теппермен Дж., Теппермен Х. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. М., 1989, 656 с.
10. Синельников Р.Д. Атлас анатомии человека. В 3-х томах. М., 1974.
11. Физиология человека. Под ред. Косицкого И.Г., М., 1985.
12. Нормальная физиология. Под ред. Коробкова А.В., М., 1980.
13. Физиология человека. Под ред. Шмидта Р., Тевса Г., в 4-х томах, М.,1985.
14. Шингаров Г.Х. Научное творчество И.П. Павлова. Проблемы теории и метода познания. М., 1985, 208 с.
15. Гомеостаз. Под ред. Горизонтова П.Д., М., 1981, 576 с.
16. Основы физиологии. Под ред. Стерки П., М., 1984, 556 с.
17. Словарь физиологических терминов. М., 1987, 448 с.
18. Чусов Ю.Н. Физиология человека. М., 1981, 240 с.
19. Фомин Н.А. Физиология человека. М., 1995, 435 с.

#### 3.2. Перечень материалов по проведению учебных занятий:

##### 3.2.1. Методические указания, выдаются студентам для выполнения практических занятий по следующим темам:

1. Введение. Центральная и вегетативная нервные системы. Органы чувств.
2. Внутренняя среда организма.
3. Физиология желез внутренней секреции.
4. Физиология кровообращения.
5. Физиология дыхания.
6. Организация пищеварительной системы, физиология выделения.
7. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма.

##### 3.2.2. Видеofilьмы, CD диски по вопросам анатомии и физиологии человека (медиа-тека АмГУ).

## 2. График самостоятельной работы студентов

№ раздела дисциплины	Тема самостоятельной работы	часы	Дата контроля	Форма контроля
1	История развития физиологии как науки. Современная теория строения клетки живого организма.	4/10	сентябрь	Контрольная работа
2	Изменения в системе крови при физической нагрузке и других вредных факторов.	4/10	октябрь	Контрольная работа
3	Железы внутренней секреции и процессы адаптация организма.	4/10	октябрь	Контрольная работа
4	Механизм работы сердечной мышцы.	4/10	ноябрь	Контрольная работа
5	Строение легочной ткани. Роль дыхательной системы в процессах адаптации к воздействию пылевых факторов среды обитания.	6/13	ноябрь	Контрольная работа

6	Строение пищеварительного тракта. Современные воззрения на процессы всасывания пищевых веществ в организме. Выделительная система.	4/10	декабрь	Контрольная работа
7	Характеристика витаминов. Система терморегуляции организма.	5/12	декабрь	Контрольная работа
	Всего часов 31/75, в т.ч. на выполнение контрольной работы - 11 часов.	31/75		

### **3. Методические рекомендации для проведения самостоятельной работы студентов**

Самостоятельная работа студентов при изучении дисциплины «Основы физиологии человека» включает выполнение контрольной работы в виде программированного контроля.

### **4. Методические рекомендации по проведению практических занятий по дисциплине**

#### **4.1. Рекомендуемая тематика практических занятий**

1. Введение. Центральная и вегетативная нервные системы. Органы чувств – 4 часа.
  2. Внутренняя среда организма – 2 часа.
  3. Физиология желез внутренней секреции – 2 часа.
  4. Физиология кровообращения – 2 часа.
  5. Физиология дыхания – 4 часа.
  6. Организация пищеварительной системы, физиология выделения – 2 часа.
  7. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма – 2 часа.
- Всего –18 часов.

#### **4.2. Рекомендуемые вопросы для подготовки к практическим занятиям изложены в рабочей программе по дисциплине «Основы физиологии человека»**

4.3. Рекомендуемые формы проведения, оформления и контроля практических занятий  
В соответствии с методическими рекомендациями и указаниями проводится выполнение практических заданий в форме ответов на вопросы в виде рисунков и схем.

### **5.Содержание курса лекций по дисциплине:**

#### **Тема 1 – 2. Основы физиология человека. Организм человека как единое целое.**

1. Основные понятия физиологии, ее предмет
2. Организм человека как единое целое.
3. Физиологические процессы, функции организма
4. Физиологические реакции организма.
5. Рефлекторные реакции.
6. Гомеостаз.
7. Адаптация.

##### **1. Основные понятия физиологии, ее предмет.**

Физиология – это наука о функциях и механизмах жизнедеятельности целостного организма, его систем и органов.

В условиях систематической мышечной деятельности физиологические функции организма перестраиваются в сторону наиболее экономичного их обеспечения жизненно важными питательными веществами, а также в направлении совершенствования долговременных механизмов процессов адаптации к физическим, химическим, биологическим и социальным факторам окружающей среды.

Физиология как наука изучает не только видимую сторону явлений, но и их физиологические механизмы. Это позволяет понять сущность наблюдаемых явлений, которые проявляет организм на факторы внешнего воздействия.

### **Предмет физиологии.**

Предметом физиологии является внутренняя деятельность, или такие внутренние функции организма, как пищеварение, дыхание, кровообращение, движение конечностей и других органов, выделение мочи, пота и других веществ, продукция тепла, нервное и гуморальное взаимодействие органов, внутренняя секреция, размножение. Каждая функция специфична для определенного рабочего органа и в большинстве случаев для определенной ткани. Несмотря на это, ни одна из названных функций не осуществляется деятельностью только одного органа. При этом можно уверенно утверждать, что каждая из функций выполняется при участии почти всех остальных органов, т.е. целого организма. В качестве примера можно рассмотреть координацию движения конечностей, которая зависит не только от свойств нервно-мышечной системы и других тканей, входящих в структуру конечности, но также от деятельности центральной нервной системы, органов дыхания, кровообращения и других органов.

Под внутренней деятельностью, или внутренними функциями организма, следует понимать прежде всего деятельность отдельных органов и систем, например, процесс переваривания пищи в пищеварительном тракте, движение крови по кровеносным сосудам, состояние газового обмена в легких, рефлекторное движение конечностей. К внутренним функциям следует отнести и биологические процессы, протекающие в каждой ткани организма, например сокращение мышц, выработка ферментов и гормонов, процессы возбуждения рецепторов нервной ткани. К внутренним функциям можно отнести физико-химические процессы, которые возникают внутри клеток и в окружающей их лимфе и крови. В итоге к внутренним функциям следует отнести взаимодействие отдельных органов, тканей, клеток, которые создают физиологическое единство и целостность организма.

При исследовании функций целостного организма для получения объективных данных могут быть использованы инструментальные методы регистраций многообразных параметров и функций организма в процессе его жизнедеятельности как в состоянии покоя, так и при различных физических нагрузках.

При этом могут быть использованы записи электрических и неэлектрических показателей жизнедеятельности организма.

В экспериментальных условиях при проведении острых и хронических опытов на лабораторных животных (кролики, морские свинки, собаки, белые крысы и мышки, хомяки) изучаются физиологические механизмы функционирования и взаимодействия органов и систем целостного организма. К другим методам можно отнести метод целенаправленного наблюдения за состоянием организма человека с использованием при этом инструментальных (например, телеметрических) методов и целого ряда биохимических методик, а также всевозможных тестов и специальных упражнений.

Знание протекающих в организме физиологических процессов позволяет оценить вредное воздействие факторов окружающей среды и разработать меры по предотвращению этого вредного воздействия.

**Теоретические задачи физиологии.** Основными задачами, стоящими перед физиологами, являются следующие:

1. изучение закономерностей, в соответствии с которыми протекают жизненно-важные явления в клетках и тканях (на клеточном и тканевом уровнях), например, механизм возникновения импульса в нервно-мышечной ткани и его распространение внутри клетки и переход с одной клетки на другие, его изменение под влиянием деятельности других тканей, а также его воздействие на другие ткани;
2. изучение закономерностей, определяющих деятельность каждого органа в отдельности и взаимодействие между органами в целостном организме;

3. изучение закономерностей развития организма по усвоению пищевых веществ клетками, а также физико-химических явлений в клетках и тканях под воздействием факторов окружающей среды;
4. изучение закономерностей взаимодействия функций клеток и тканей с их структурой, при этом изучается изменение внутренней структуры клеток во время их функциональной деятельности;
5. изучение общих закономерностей развития всех жизненных функций целостного организма, а также их взаимоотношения со структурной моделью клетки.

Практические задачи физиологии. Во-первых, это обеспечение здоровья человека. При искусственном восстановлении нормы путем лечения необходимо точно знать основные закономерности протекания деятельности каждой функции организма, а также взаимодействие этих функций между собой. В качестве примера можно взять любую функциональную систему и показать на ней применение методов хирургического или терапевтического лечения (пищеварительная – иннервация и ферменты).

Во-вторых, обоснование норм рационального питания с учетом функции обмена веществ, протекающей в организме.

В-третьих, это основы рационализации труда. В этом аспекте следует установить зависимость между интенсивностью работы, ритмом ее, длительностью отдыха и другими условиями труда с трудоспособностью, с утомлением и переутомлением организма.

В - четвертых, это внедрение основ физиологии человека в развитие физической культуры и спорта, так как при этом должны быть обеспечены ритм и продолжительность физических упражнений в зависимости от возраста, пола, физического состояния человека.

В – пятых, рекомендации по созданию условий для здорового образа жизни ( доказательств вреда курения табака, употребления алкоголя, наркозависимости).

Отдел физиологии, который изучает физические изменения в организме, называется биофизикой, а тот раздел, который изучает химические изменения, - биохимией.

## 2. Организм человека как единое целое.

Организм (от латинского organize – устраиваю, придаю стройный вид) - это целостная биологическая система отдельного живого существа. Организм обладает специфическими свойствами, которые и делают его самостоятельной единицей живой материи, которая включает в себя основные свойства - обмен веществ, раздражимость, возбудимость, реактивность, изменчивость, способность к самовоспроизведению, надежность функционирования и многие другие качества. Самые простые проявления жизнедеятельности на клеточном уровне – раздражимость, возбудимость, реактивность – являются в то же время важнейшими биологическими свойствами целостного организма.

Являясь самостоятельной единицей живой материи, организм отвечает на внешние и внутренние воздействия как единое целое, таким образом организм можно рассматривать как целостную саморегулирующую систему. Эта способность организма к само регуляции является одним из основных свойств организма, которое позволяет осуществлять адаптивные реакции при сохранении динамического постоянства его внутренней среды.

Основой жизнедеятельности организма является обмен веществ. Принцип обмена веществ в живой материи заключается в том, что разрушая, расщепляя органические вещества внешней среды, организм синтезирует, производит новые вещества, содержащие в себе энергию, которая и поддерживает жизнь организма. Источником энергии для человека являются пищевые вещества, используемые для синтеза жиров, углеводов и видоспецифичных белков.

Общим свойством живой материи является раздражимость, которая представляет способность живой системы (клетки, ткани, органы или целостный организм) реагировать на воздействие раздражителей изменением уровня физиологической активности. Физические, химические, физико-химические раздражители вызывают раздражение под действием силы, длительности раздражителя, уровня возбудимости живой ткани. Все живые ткани об-

ладают возбудимостью, однако эта возбудимость разная, специфичная для ответных реакций нервной, мышечной и железистой тканей. Например, нервная и мышечная ткани отвечают на действия раздражителей специфическим волновым физиологическим процессом – возбуждением.

Возбудимость – это способность клетки, ткани, целостного организма отвечать на действие раздражителя реакцией возбуждения.

Возбуждение – это форма ответной реакции на действие раздражителей внешней и внутренней среды, сопровождающееся генерацией волнового, распространяющегося потенциала действия.

Следует отметить, что для нервной ткани процесс возбуждения – это основная форма проявления жизнедеятельности, но в тоже время для мышечной и железистой тканей возбуждение только начальный этап их специфической активности, т.е. сократительной или секреторной функции. Так в нервной ткани процессу возбуждению всегда противостоит противоположный по физиологическому содержанию процесс – торможение, т.е.

прекращение его деятельности.

Минимальная сила раздражителя способная вызвать возбуждение называется пороговой силой или порогом раздражения. Отмечается наиболее высокая степень возбудимости к специфическим или адекватным раздражителям, например, звук для слухового рецептора.

### **3. Физиологические процессы, функции организма**

Основой жизнедеятельности организма являются физиологические процессы – сложная форма взаимодействия и единства биохимических и физиологических реакций. Физиологические процессы составляют основу физиологических функций. Физиологические функции представляют жизнедеятельность как целостного организма, так и отдельных его органов.

Физиологические функции условно можно подразделить на соматические (телесные) и вегетативные (растения и животные). Соматические функции – это ответные реакции организма (преимущественно двигательные) на действие раздражителей внешней и внутренней среды. Вегетативные функции – это функции, которые обеспечивают рост, размножение, обмен веществ. Нормальное функционирование органа или организма в целом тесно связано с его структурой, морфологическими особенностями. Любое нарушение в данной структуре ведет к расстройству функции.

## **4. Физиологические реакции организма.**

### **4.1. Рефлекторные реакции.**

Одной из форм проявления жизнедеятельности является рефлекс – реакция организма на раздражение, реализуемая через центральную нервную систему. При этом энергия раздражителя вызывает рефлекторный ответ через систему рецепторов – рецепторную часть (воспринимающую раздражитель), нервных проводников – проводниковый отдел, центральную нервную систему – центральный аппарат анализа раздражителя и исполнительные органы – исполнительный прибор (эффектор).

Эффектор имеет связь с центральным аппаратом регуляции через посредство обратной афферентации. Например, сокращающаяся мышца сигнализирует о своем состоянии в центральный аппарат регуляции движений. Эта сигнализация осуществляется по афферентным нервам, идущим от проприорецепторов в корковые проекции двигательного анализатора и мозжечок.

Современные представления о рефлексе представляют следующее положение, а именно сигнально-регуляционный принцип. Рефлекс рассматривается как система ответных реакций организма на внешние воздействия, обусловленная не только сигналами внешней среды, но и обратными связями (сенсорными коррекциями), приходящими в центральную нервную систему от исполнительного аппарата.

### **4.2 Гомеостаз.**

## Саморегуляция функций организма

*Саморегуляция физиологических функций* — основной механизм поддержания жизнедеятельности организма на относительно постоянном уровне. Саморегуляция, возникнув в процессе эволюции как результат приспособления к воздействиям окружающей среды, присуща всем формам жизнедеятельности. В ходе естественного отбора в процессе приспособления к среде организмами были выработаны общие регуляторные механизмы различной физиологической природы (нейрогуморальные, эндокринные, иммунологические и др.), направленные на достижение и поддержание относительного постоянства внутренней среды.

Способность поддерживать относительное постоянство внутренней среды появляется на сравнительно высоких ступенях развития мира животных. Так, уже у хрящевых рыб концентрация солей в крови и тканях независима от ее изменения во внешней водной среде. У ганоидных и костистых рыб также поддерживаются многие константы внутренней среды.

*У человека и высокоорганизованных животных* гомеостатические механизмы достигли высокой степени развития. Относительное постоянство внутренней среды у них поддерживается нервно—гуморальными физиологическими механизмами, регулирующими деятельность сердечно—сосудистой и дыхательной систем, желудочно—кишечного тракта, почек и потовых желез, которые обеспечивают удаление из организма продуктов обмена веществ.

К наиболее совершенным гомеостатическим механизмам у высших животных и человека относятся *процессы терморегуляции*. Определенные признаки терморегуляции наблюдаются уже у животных с непостоянной температурой тела, *пойкилотермных* (холоднокровных) животных, температура тела которых в большинстве случаев следует за изменениями температуры внешней среды не совсем пассивно. Однако о действительной терморегуляции можно говорить только по отношению к *гомойотермным* (теплокровным) животным. Постоянство температуры тела настолько велико, что в норме ее отклонение в «ядре тела» не превышает нескольких десятых градуса при самых резких колебаниях температуры внешней среды. В поддержании нормальной температуры тела участвует большое число сложных процессов регуляции, часть которых в настоящее время изучена.

Особое значение для организма имеет *постоянство состава крови*. Хорошо известна устойчивость ее активной реакции (рН), осмотического давления, содержания глюкозы, соотношения электролитов (натрия, калия, кальция, хлора, магния, фосфора) и т. д. Например, рН крови, как правило, не выходит за пределы 7,35—7,47. Даже резкие нарушения кислотно—щелочного обмена с патологическим накоплением кислот в тканевой жидкости, например, при диабетическом ацидозе, очень мало сказываются на активной реакции крови.

Множество отдельных механизмов, регулирующих внутри— и внесистемные взаимоотношения, оказывает в ряде случаев взаимопротивоположные (антагонистические) воздействия, уравновешивающие друг друга. Это приводит к установлению подвижного физиологического фона и позволяет живой системе поддерживать *относительное динамическое постоянство*, несмотря на изменения в окружающей среде и сдвиги, возникающие в процессе жизнедеятельности организма.

**Гомеостаз и гомеостатическая регуляция.** Среди целостных реакций организма, определяющих само его существование, поддержанию постоянства внутренней среды принадлежит особая роль.

Понятие гомеостаз (от греч. *homoios* — подобный, схожий, и *stasis* — стояние, неподвижность) (гомеостазис) впервые было введено в 1929 г. Уолтером Кенноном, творчески развившим идеи К. Бернара о динамическом характере постоянства внутренней среды. Этот термин У. Кеннон употреблял в двух смыслах: как постоянство внутренней среды организма, обеспечиваемое деятельностью ряда физиологических процессов, и как совокупность последних. Современные определения гомеостаза включают оба аспекта.

Под внутренней средой У. Кеннон понимал кровь, лимфу и тканевую жидкость. Основные параметры, характеризующие внутреннюю среду, были названы *гомеостатическими константами*. В качестве примера назовем концентрацию глюкозы, натрия и других ионов,

величину мембранного потенциала, значения артериального и осмотического давления, напряжения газов крови, температуры. Они различаются по диапазону варьирования, т. е. норме реакции, определяемой генотипом. Чем уже диапазон варьирования константы, тем более значимы ее изменения для гомеостаза и тем большее число физиологических систем участвует в ее регуляции. Примером могут послужить рН жидкостных сред и температура тела у теплокровных. Гомеостатические константы с более широкой нормой реакции расширяют адаптивные возможности организма. В каждый данный момент гомеостатическая регуляция направлена преимущественно на достижение оптимального уровня той константы, которая максимально отклонилась от своего среднего значения.

Границы гомеостаза могут быть жесткими и пластичными, меняться в зависимости от индивидуальных, возрастных, половых, социальных и других условий. *Жесткие константы*, (например, осмотическое давление крови) допускают лишь незначительные отклонения от своего уровня, *пластичные константы* (например, уровень кровяного давления или питательных веществ в крови) варьируют в довольно большом диапазоне и в течение длительного времени. Значительная вариабельность уровня кровяного давления, свойственная здоровому человеку в норме, имеет определенный физиологический смысл. Так, повысившееся кровяное давление в результате физической нагрузки или эмоционального сдвига улучшает кровоснабжение многих органов и тканей. Вместе с тем длительное повышение кровяного давления приводит к нарушениям кровоснабжения — кровоизлияниям, таким как инфаркты и инсульты.

Любые физиологические, физические, химические или эмоциональные воздействия (будь то температура воздуха, изменение атмосферного давления, обычная терапевтическая процедура или волнение, радость, печаль, горе, прием лекарства и т. д.) могут явиться поводом к выходу организма из состояния динамического равновесия, в котором он пребывает. Таким образом, любое воздействие может оказаться «отклоняющим», или «возмущающим». Рассмотрим достаточно простой пример. Углеводы служат важнейшим источником энергии для организма. В результате распада и главным образом «сгорания» в кислороде молекулы углеводов, богатые энергией, постепенно превращаются в молекулы конечных продуктов — воды и двуокиси углерода, обладающих малым запасом энергии. Энергия, высвобождающаяся при этом, идет на покрытие энергетических потребностей клеток организма. Ни одна клетка, ни один орган не могут существовать даже кратковременно без расходования энергии и потребления «горючего» в виде углеводов.

Наиболее чувствительны к недостатку снабжения «горючим» нервные и мышечные клетки. Особенно нервные, так как они обладают незначительными запасами в виде гликогена и даже малое и кратковременное снижение уровня сахара в крови (гипогликемия) приводит к тяжелым функциональным расстройствам, вызывающим угрожающие явления в состоянии всего организма. Функции нервных образований всецело зависят от содержания сахара в крови. В крови здорового человека находится 44,4—66,6 мМ сахара в виде глюкозы.

Обращает внимание *строгое постоянство уровня сахара в крови*, что, по—видимому, наиболее благоприятно для протекания процессов жизнедеятельности и обмена веществ. Оно обеспечивается благодаря очень точно поддерживаемому балансу между потреблением сахара и его поступлением в кровь. Существует не менее семи—восьми механизмов, поддерживающих этот баланс. Центральную роль здесь играет *печень*.

Потребление сахара крови особенно возрастает при повышенной мышечной деятельности. Можно было бы ожидать, что при этом уровень сахара в крови резко понизится и наступит опасное состояние, называемое *гипогликемией*. Однако этого не происходит: в печени как в депо углеводов гликоген распадается до стадии глюкозы, которая и обеспечивает замену сахара в крови. Можно было бы ожидать также и контрастного явления: после приема пищи, богатой углеводами, последние, всасываясь в тонкой кишке, в большом количестве поступают в кровь, что должно было бы привести к значительному и стойкому повышению уровня сахара в крови. Но и этого не наблюдается.

Это обусловлено тем фактом, что оттекающая от кишки, обогащенная сахаром кровь поступает в общий кровоток не сразу, а проходит сначала по воротной вене через печень. В клетках печени глюкоза венозной крови поглощается, образуется гликоген, так что содержание сахара в крови, поступающего из печени в общий кровоток, сохраняется приблизительно на нормальном уровне. При употреблении очень большого количества сахара наблюдается лишь небольшое и кратковременное увеличение содержания его в крови, так называемая *алиментарная гипергликемия*. В этой ситуации вследствие превышения «почечного порога» для глюкозы ее избыток удаляется с мочой.

Какие же адекватные раздражители возбуждают и приводят в действие *механизмы регулирования уровня сахара в крови*? Последние могут, очевидно, вступать в действие только в ответ на определенные возмущающие стимулы. Можно с уверенностью утверждать, что таким стимулом является *сам уровень сахара в крови*, изменения которого обуславливают и определяют регуляторную деятельность организма. Эта деятельность осуществляется в тех случаях, когда уровень сахара в крови становится выше или ниже нормы. Вступление в действие регуляторных механизмов вызывается изменением той величины, постоянство и регулирование которой необходимы организму. Этот факт свидетельствует о наличии здесь *обратной связи*, аналогичной техническому замкнутому контуру регулирования. В самом деле, изменение уровня сахара в крови вызывает противоположные возмущению регулирующие действия. Последние вызывают новые изменения уровня сахара крови; их сдвиги приводят в свою очередь к новым поправкам и т. д.

Применяя техническую терминологию, можно подчеркнуть, что цепь регулирования уровня сахара в крови представляет собой «систему с переходным и передаточным запаздыванием». Необходимым условием всякого регулирования является непрерывное измерение подлежащей регулированию величины с помощью рецепторного измерительного устройства. Полагают, что рецепторы периферии (печени, поджелудочной железы), как и сахарочувствительные клетки центров (гипоталамуса), формируют афферентный поток сигналов, преобразуемый в промежуточном мозге и гипофизе в эфферентные посылы, исходящие из центров и несущие приказы исполнительным механизмам. Исключительно важную роль в регуляции уровня сахара в крови играют гормоны коры надпочечников (*глюкокортикоиды*), их мозгового вещества (*адреналин*), а также поджелудочной железы (*инсулин и глюкагон*) и щитовидной железы (*тироксин*) (см. гл. 6).

Закончив краткое рассмотрение углеводной регуляции, вернемся снова к фундаментальному физиологическому закону — *гомеостазу*. Любое раздражение, особенно *стресс*, ведет к возникновению сложного комплекса реакций, основная цель которых приспособить организм к изменившимся условиям, предотвратить или сгладить возможный сдвиг во внутренней среде, в состоянии и деятельности органов, физиологических систем, организма в целом.

Для развития организма постоянно необходимо дополнительное количество энергии и пластических веществ, которое не может приобрести полностью уравновешенная гомеостатическая система. Иначе для реализации программы развития организма необходимо нарушение стабильности, нарушение гомеостаза. Таким образом, наряду с законом сохранения гомеостаза в развивающейся системе должен соблюдаться и другой закон — закон отклонения гомеостаза.

**Законы гомеостатической регуляции.** Изменения гомеостатических констант под влиянием воздействующих факторов должны устраняться системой механизмов гомеостатического регулирования. Закономерности самих изменений гомеостатических констант описываются несколькими правилами.

Выведенное на основе экспериментальной и клинической практики *правило фона* гласит: «Направленность и величина изменения гомеостатической константы под влиянием воздействующего фактора зависят от ее исходных (фоновых) значений». В качестве примера можно привести изменения терморегуляции у человека, выходящего из холодного помещения (+12,6 °C), где он озяб, на улицу (—15,6 °C) и вновь возвращающегося в ту же комнату. При выходе человека на улицу терморегуляция уменьшается теплоотдача за счет вазоконстрик-

ции кожных сосудов, усиливаются сократительный термогенез, катаболические процессы в печени, пищеварительном тракте, увеличивается просвет сосудов во внутренних органах возрастает тонус скелетных и гладких мышц. На фоне увеличенного термогенеза и уменьшенной теплоотдачи, адаптированных к  $-15,6^{\circ}\text{C}$ , возврат в помещение ( $+12,6^{\circ}\text{C}$ ) вызывает первоначальное ощущение перегрева и способствует запуску реакций противоположной направленности с последующей адаптацией терморегуляции к новому температурному режиму окружающей среды. Следовательно, гомеостатическая регуляция, направленная на стабилизацию температуры тела человека, меняется и в зависимости от фона может осуществляться разными механизмами.

Другая особенность гомеостатической регуляции сформулирована в виде *правила гиперкомпенсации*: «Регуляция сдвигов гомеостатических констант носит гиперкомпенсаторный характер». Говоря иными словами, новое значение гомеостатической константы, достигнутое в результате гомеостатирования, не идентично фоновому, а превышает его. Это соответствует определению гомеостаза как динамического относительного постоянства внутренней среды.

На клеточном уровне закон гиперкомпенсации можно иллюстрировать изменениями мембранного потенциала возбудимой клетки: на смену спайку с характерными для него деполяризационным сдвигом мембранного потенциала и защелачиванием цитоплазмы приходит следовая гиперполяризация. Она представляет собой гиперкомпенсаторные сдвиги мембранного потенциала (более отрицательные значения, чем у потенциала покоя) и рН примембранной цитоплазмы (ацидоз превышает фоновый).

**Типы гомеостатической регуляции.** Различаются по условиям запуска соответствующих механизмов. Так, в приведенных выше примерах имеет место гомеостатическая регуляция по отклонению, когда само изменение величины константы вызывает запуск гомеостатических механизмов регулирования. Этот тип регуляции характерен для тех случаев, когда воздействующий фактор является новым для организма. По мере повторения воздействия и запоминания его параметров наблюдается появление гиперкомпенсаторных изменений гомеостатических констант, опережающих их первичные сдвиги. Подобная опережающая гомеостатическая регуляция имеет *энергосберегающее значение*.

Опережающая гомеостатическая регуляция может стать причиной извращения знака первичной реакции. Например, было показано, что употребление алкоголя впервые вызывает у человека первичную реакцию снижения температуры тела (*регуляция по отклонению*), тогда как при повторных применениях — ее повышение (*опережающая регуляция*). Аналогично первичный электрошок вызывает тахикардию, а при повторных применениях — брадикардию. Этот же тип опережающей гомеостатической регуляции лежит в основе повышения толерантности к фармакологическим агентам при их многократных введениях. Он используется при обучении пациентов и экспериментальных животных регулированию собственного системного артериального давления.

Не всегда опережающая гомеостатическая регуляция связана с обучением в онтогенезе. Генетически закрепленная память способствует включению опережающего гомеостатирования до наступления запредельных или близких к ним сдвигов констант. Это видно на примере поискового пищевого поведения (*гомеостатирующее поведение* по А. Д. Слониму), которое запускается прежде, чем уровень глюкозы в крови уменьшится до критических значений. В контроле опережающего гомеостатирования, связанного с врожденной и приобретенной памятью, значительная роль принадлежит *циркадным ритмам активности* нейроэндокринной системы организма, определяемым соотношением периодов света и темноты, магнитным полем Земли, периодами солнечной активности, лунными циклами и др.

На разных уровнях реализации механизмов гомеостатирования соотношение между гомеостатической регуляцией двух типов может различаться. Так, на субклеточном и клеточном уровнях преобладает регуляция по отклонению, обуславливая последовательную смену реакций фосфорилирования — дефосфорилированием, катаболизма — анаболизмом, эндцитоза — экзоцитозом, открытого состояния ионного канала закрытым и т. п. В целом обес-

печивается гомеостатирование внутриклеточного рН, осмотического давления и объема клетки. На уровнях системной регуляции значений основных гомеостатических констант оба типа регуляции равноправны, тогда как на уровне организма преобладает опережающая. Все уровни регуляции взаимосвязаны, причем их иерархия определяется порогом чувствительности к изменениям регулируемой гомеостатической константы и возможностями ее регуляции на данном уровне.

Для большинства уровней регуляции значений каждой константы характерна взаимозаменяемость гомеостатических механизмов и многоконтурность регуляторных воздействий. Так, умение регулировать уровень собственного артериального давления при гипотонии можно выработать несколькими способами: внушением, воспоминанием об эмоционально напряженной ситуации, повышением тонуса определенных скелетных мышц или специальными упражнениями, а также задержкой дыхания. С каждым из них связаны различные нейрогормональные механизмы регуляции артериального давления, действующие на разные компоненты сердечно—сосудистой системы и контролирующие ее центры через запуск соответствующих реакций. Этим достигается надежность и гибкость гомеостатической регуляции значений данной константы. Следует подчеркнуть, что в живом организме никогда не происходит селективной регуляции какой—либо одной константы, поскольку константы взаимосвязаны. Она приводит к минимизации энергетических затрат на решение таких комплексных задач, как выработка и сохранение оптимального режима взаимодействия физиологических систем или организма со средой в изменившихся условиях, поддержание определенных уровней стационарного состояния и сохранение целостности организма.

Закрепившееся в процессе эволюционного развития состояние гомеостаза позволяет организму приспосабливаться к условиям окружающего мира. Адаптация при этом может быть оптимальной, неоптимальной и даже вредной, связанной с нарушением жизнедеятельности. Живая система способна перестраиваться, переходить на новый гомеостатический уровень, активизируя при этом одни регулирующие системы и тормозя другие.

Адаптация к стрессорным факторам осуществляется на всех уровнях организации начиная с клеточного, однако для реализации гомеостатической защитной реакции у высших животных имеется специализированная *адаптационная система*. Основными компонентами этой системы являются:

*кора надпочечников*, вырабатывающая гормон защиты — *кортизол*; *гипофиз*, который высвобождает *кортикотропин*, регулирующий продукцию кортизола;

и, наконец, *гипоталамус*, контролирующий секрецию кортикотропина, а также другие отделы ЦНС

Учение гомеостаз, предложенное К. Бернаром в 19 веке, представляет обоснование относительного постоянства состава внутренней среды у живых организмов.

Гомеостаз – это способность сохранять относительное постоянство состава внутренней среды и свойств организма.

Постоянство внутренней среды организма (крови, тканевой жидкости) и устойчивость физиологических функций являются результатом реализации гомеостатических механизмов.

Организм постоянно выполняет работу, направленную на сохранение устойчивой неравновесности, что по Э. Бауэру является главным содержанием гомеостаза. Состояние устойчивой неравновесности – необходимое условие выживания организма в изменяющихся условиях внешней среды. При этом сдвиги в отдельных функциональных системах выходят за рамки гомеостаза.

Поддержание гомеостаза – это единственный способ существования любой открытой системы, находящейся в постоянном контакте с внешней средой. Способность поддерживать внутреннее постоянство в условиях непрерывного общения с внешней средой – свойство, которое определяет коренное отличие живого от неживого. Активное проявление этого свойства, динамичность гомеостатических параметров в значительной степени снизи-

ли зависимость организма от внешних влияний, сделали его самостоятельной единицей живой материи, способной к выживанию в меняющихся условиях внешней среды.

### 4.3. Адаптация.

#### 4.3.1. ОБЩИЕ ЧЕРТЫ КОМПЕНСАТОРНО—ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ ОРГАНИЗМА

Компенсаторные реакции — первичные адаптивные сдвиги, направленные на устранение или ослабление нарушенной структуры или функций живых систем, вызванных повреждающими или экстремальными воздействиями среды. Компенсаторные механизмы — динамичные, быстро возникающие физиологические средства аварийного обеспечения, развивающиеся на различных уровнях — от молекулярного до организма в целом. Эти механизмы мобилизуются при попадании организма в неадекватные условия и постепенно затухают в ходе развития адаптационного процесса.

В широком смысле *компенсация нарушенных функций* (полная или частичная, завершенная или временная) всегда является «физиологической мерой организма», направленной на восстановление его рабочих констант. Оценивая физиологическое содержание всех видов нарушенных функций организма (перенапряжение, болезнь, травма и т. д.), можно сделать заключение, что компенсация во многом является универсальным процессом и отличается лишь в отдельных случаях нарушения физиологических систем специфическими и количественными признаками (быстротой включения компенсаторных механизмов, широтой вовлекаемых резервных механизмов, степенью участия коры головного мозга и пр.).

В дидактических целях иногда выделяют внутриклеточные, тканевые, органые, системные и межсистемные Компенсаторные реакции. Однако в целом организме эти процессы на более низком уровне организации зачастую разворачиваются на основе ограниченного числа общих стандартных механизмов и интегрированы межсистемными компенсаторными реакциями.

В организме, представляющем собой единую гомеостатическую систему, в результате непрерывного нейрогуморального взаимодействия компонентов этой системы формируется их функциональная сопряженность. В том случае, если функциональный дефект выражен сильно и не может быть компенсирован на местном уровне перестройкой активности поврежденной структурой, тогда компенсаторная реакция приобретает генерализованный характер, охватывает многие системы организма и на всех уровнях их организации. Она начинается с осуществления срочных, а затем более долговременных компенсаторных реакций.

Механизмы компенсаций являются составной частью резервных и защитных сил организма, формируют надежность живых систем, т. е. их способность выполнять определенные функции (безотказную работу) в течение некоторого времени. Надежность, как и определяющие ее факторы, совершенствуется в процессе онтогенеза. На основе компенсаторных механизмов формируются условнорефлекторные реакции на обстановку, а также функциональные системы, обеспечивающие организму необходимую резистентность и целенаправленное поведение в неадекватных условиях. Вместе со специфическими компенсаторно—приспособительными реакциями в организме складываются и неспецифические. Осуществление компенсации нарушенных функций, свойство надежности физиологических систем обеспечивается рядом правил:

1. *Правило исходного состояния (фона)* постулирует зависимость направленности и величины эффекта регулирующего воздействия от исходного значения метаболизма и функции регулирующей системы. Если перед действием регулирующего сигнала обмен веществ и функция системы снижены, то регулятор вызывает максимальный эффект. И наоборот, при активированном состоянии объекта в ответ на стимулирующий регуляторный сигнал отмечается слабый эффект или его отсутствие.

2. *Правило компенсаторной клеточной регенерации и гиперплазии ткани* представляет собой реализацию общебиологической способности тканей к росту и дифференцировке. Эта способность зависит от соотношения ряда факторов, в частности, гормонов—регуляторов и ингибиторов клеточного роста в микросреде клеток. К числу регуляторов относятся инсулин, соматотропин, тиреоидные и, возможно, другие гормоны, а также полипептидные ростовые факторы клеточного происхождения: фактор роста нервов, эпидермиса, фибробластов, тромбоцитарный и трансформирующий факторы роста. В реализации процессов регенерации и гиперплазии играют роль также и ростовые ингибиторы, к числу которых относят простагландины, циклические нуклеотиды и кейлоны.

3. *Правило избыточности.* Он связан с существованием гораздо большего, чем необходимо для осуществления функции, числа элементов. Притом выявляется не только структурная, но и функциональная информационная избыточность. В технических системах с возрастанием количества элементов снижается надежность их функционирования. С усложнением живых систем, напротив, надежность работы возрастает в связи с улучшением механизмов их регулирования.

4. *Правило дублирования* в системах регулирования проявляется не только присутствием в организме одинаковых структур, например, парных органов (почки, легкие, надпочечники), но и существованием многочисленных структур с одинаковой функцией (клетки разных тканей, нейроны мозга, нефроны почек и др.). Особенно демонстративны примеры дублирования в работе ЦНС. Экспериментальные данные свидетельствуют, что имеется выраженный динамизм мобилизации определенных структур мозга при получении одного и того же эффекта. Различные нейронные ансамбли ЦНС могут

участвовать в реализации не одного, а нескольких механизмов системной деятельности. Степень участия той или иной ансамблевой структуры на каждом из этапов осуществления системных процессов является различной, изменчивой по мере образования и закрепления адаптивных навыков. Способность мозга к компенсации нарушенных функций не является жестко регламентированной, неизменной. Она предполагает достаточно длительную перестройку предшествующих отношений между центром и периферией, замену их новыми функциональными отношениями на основе длительной тренировки, упражнения.

Вклад различных отделов мозга в компенсацию функций организма не одинаков. Решающее значение в осуществлении приспособительных перестроек имеет кора больших полушарий мозга. Если у животных, достигших предела компенсации после предшествующих различных нарушений деятельности внутренних органов, удалить кору больших полушарий, то у них наблюдается вторичная длительная декомпенсация функций, приобретающая в ряде случаев характер необратимых нарушений. Удаление высшего отдела мозга у животных с последующим повреждением других отделов ЦНС превращало их в глубоких инвалидов, и компенсации функций у них не наступало. Компенсаторные возможности изменяются в ходе постнатального онтогенеза: у молодых животных при тех же видах оперативного вмешательства, что и у взрослых, они намного выше.

Еще один пример: роль множества параллельно действующих контуров регуляции висцеральных органов. Надежности работы, резистентности внутренних органов при патологии способствуют особенности их сложной автономной (вегетативной) иннервации, и прежде всего, наличие внутривисцеральных метасимпатических рефлекторных дуг (см. главу 5). Установлены многозвенные и многоэтажные цепные реакции, морфологическим субстратом осуществления которых являются кольцевые взаимосвязи внутренних органов, сосудов, желез внутренней секреции. Так, целая гамма периферических рефлексов (пусковых, стимулирующих и тормозящих корректирующих) отмечена во взаимоотношениях кишки, желудка, желчного пузыря, мочевыводящих путей.

5. *Правило резервирования функций* связан с существованием в системе «дежурных» и «резервных» элементов, способных переходить от покоя к деятельности. Чаще всего это происходит при интенсификации функционирования. Например, для увеличения силы мышечного сокращения мобилизуются дополнительные двигательные единицы из числа молчавших  $\alpha$ -мотонейронов спинного мозга. Вовлечение резервных элементов особенно важно при повреждениях функциональной системы. Зачастую это обеспечивает сохранение функции.

6. *Правило периодичности функционирования* составляющих элементов определяет особенности поведения системы в состоянии покоя. В тканях происходит смена открывающихся и закрытых капилляров, в легких — вентилируемых альвеол, в мозговых центрах — активных нейронов и т. д. Выявлена вероятность (стохастичность) нейрональной активности, особенно в высших отделах мозга. Вариабельность реакций нейронов не является помехой в деятельности ЦНС, она обеспечивает высокую функциональную надежность, детерминизм работы центров, обусловленный вероятным способом участия нейронов в ансамблях мозга. Таким образом, функциональными элементами центров ЦНС служат не отдельные клетки, а нейронные ансамбли, реализующие свои функции статистически, и участие отдельных нейронов в каждом таком ансамбле не фиксированное, а в той или иной степени вероятностное. Именно это обстоятельство обеспечивает большие регуляторные возможности ЦНС, ее потенциальные способности к компенсации нарушенных функций.

7. *Правило взаимозаменяемости и смены функций* обеспечивает возможность достижения компенсации при нарушении одной из функций за счет активности другой. Это можно проиллюстрировать хорошо изученной системой кардио—респираторного сопряжения. При затруднениях внешнего дыхания усиливается работа сердечно—сосудистой системы, активируется эритропоэз, и все это обеспечивает достаточную доставку кислорода тканям.

8. *Правило усиления* в системах регуляции и прогрессивной мобилизации запасных приспособительных механизмов с использованием многоконтурного воздействия на измененный параметр, что приводит к минимизации энергетических затрат на приспособительные процессы. Использование в живых системах незначительных сигналов для получения мощного эффекта хорошо известно. Так, в системе гормональной регуляции используется каскадный процесс:

либерины и статины гипоталамуса — тропные гормоны гипофиза — гормоны рабочих желез.

9. *Правило повышения чувствительности* денервированных (децентрализованных) структур проявляется в увеличении реактивности образований, лишенных нервного влияния. По—видимому, это реализуется за счет расселения субсинаптических рецепторов в более обширные области постсинаптической мембраны, увеличения их числа и сродства к гуморальным влияниям. Этот принцип проявляется в частичном восстановлении функций децентрализованных внутренних органов, в частности, за счет усиления замыкательных свойств внутри— и внеорганных автономных (вегетативных) рефлекторных дуг. Повышенная чувствительность после децентрализации и денервации, характерная для всех возбудимых тканей, представляет собой одно из проявлений выпадения трофической функции нервной системы. Вероятно, то, что называется сенситизацией, стабилизацией, или повышенной чувствительностью, представляет собой истинную чувствительность клеток, обычно маскируемую нервными влияниями.

### 4.3.2. Общий адаптационный синдром

*Адаптация* является совокупностью физиологических реакций, обеспечивающих приспособление строения и функций организма или его органа к изменению окружающей среды с включением стресс —реализующей системы (прежде всего гипоталамо—гипофизарно—надпочечниковой и адреналовой). В концентрированном виде концепция неспецифических реакций организма на сильное воздействие нашла воплощение в понятии «общий адаптационный синдром» (Г. Селье).

Прослеженные закономерности появления защитных реакций после воздействия стрессорного фактора позволили выделить три фазы общего адаптационного синдрома: реакцию тревоги — «аварийная фаза», переход к устойчивой адаптации и повышенной резистентности (сопротивляемости, устойчивости). Если раздражитель продолжает действовать, то может произойти истощение защитных ресурсов, заканчивающееся болезнью и гибелью. Этот последний этап многие рассматривают как завершающий период общего адаптационного синдрома — фазу истощения, или дезадаптации.

В первую «аварийную» фазу для осуществления компенсаторных реакций развивается мобилизация защитных сил, происходит вовлечение висцеральных систем разного назначения: кровообращения, дыхания и симпато—адреналовой системы. Возникают существенные сдвиги метаболизма, носящие катаболический характер, обеспечивающие организм необходимой энергией, как бы в предвидении грядущих в скором времени новых функциональных затрат. Происходит усиление активности липаз и увеличение интенсивности свободно—радикального окисления липидов клеточных мембран ряда органов. Адаптация в эту стадию реализуется «с хода», но оказывается несовершенной. Интенсивная активность систем жизнеобеспечения протекает некоординированно, с элементами хаотичности, ответные реакции генерализованы, неэкономны и часто превышают потребный для данных условий уровень. Число измененных показателей в деятельности различных систем неоправданно велико. Тканевые процессы и, тем более, молекулярные явления в мембранах клеток в эту стадию направлены не изменяются, т. к. для их перестройки требуется более значительное время.

*Переходный к устойчивой адаптации период* характеризуется выраженной стабилизацией состояния висцеральных систем, формированием межсистемных связей, способствующих адаптации. В ходе этого периода приспособительные реакции организма постепенно переключаются на более глубокий тканевой уровень. Гормональный фон видоизменяется, усиливают свое действие гормоны коры надпочечников — «гормоны адаптации». По мере проявления анаболической фазы стресс—реакции в клетках органов, осуществляющих долговременную компенсацию дефектов, происходит усиленный синтез нуклеиновых кислот и белков, наблюдается их компенсаторная гипертрофия.

Организм не может длительное время находиться в состоянии тревоги, и если он выживает, наступает фаза устойчивой адаптации, или резистентности. Она и является собственно адаптационной реакцией и характеризуется новым сбалансированным уровнем деятельности функциональных систем, а также тканевых, клеточных и мембранных структур, перестроившихся благодаря эндогенным механизмам и активации вспомогательных систем. Основными особенностями этой фазы являются:

- 1) мобилизация энергетических ресурсов;
- 2) повышенный синтез нуклеиновых кислот, структурных и ферментативных белков;
- 3) мобилизация иммунной системы после предшествовавшей иммунодепрессии;
- 4) избирательное обеспечение пластическими и энергетическими материалами тех органов и систем, которые играют ведущую роль в осуществлении адаптации.

Фаза стойкой адаптации связана с постоянным напряжением управляющих механизмов, и хотя они более или менее скоординированы и минимизированы, их бесконечное функционирование невозможно. Несмотря на экономичность — выключение «лишних» реакций, а, следовательно, и излишней траты энергии — переключение организма на новый уровень резистентности не дается даром, а протекает при определенном напряжении, что принято называть «ценой адаптации».

Формирование устойчивой адаптации осуществляется при потенцирующем участии стресс—реакции, которая благодаря действию стресс—гормонов играет важную роль на этапе перехода срочной адаптации в долговременную. Устойчивая долговременная адаптация к одному фактору нередко защищает организм от действия многих других факторов. Это явление получило название «перекрестный защитный эффект адаптации». Например, тренировка к гипоксии повышает резистентность к большим мышечным нагрузкам и, наоборот, постоянные мышечные тренировки вызывают эффект устойчивости к гипоксии. На формирование адаптации большое влияние оказывает и режим воздействия стрессорного фактора на организм.

Адаптация происходит быстрее, если стрессор действует не в виде непрерывного фактора, а дискретно. Прерывистый характер воздействия используется в практике при выработке адаптации к мышечным нагрузкам, гипоксии, холоду и др.

Общий адаптационный синдром является следствием функционального напряжения стресс—реализующей системы. Она проявляется активацией ядер гипоталамуса, нейроэндокринные клетки которого усиливают секрецию либеринов. Они, в свою очередь, стимулируют выработку аденогипофизом кортикотропина и других тропных гормонов, возрастает поступление в кровь кортикостероидов и катехоламинов из надпочечников. Эта группа гормонов стимулирует секрецию тиреоидных и паратирео-

идных гормонов, глюкагона, соматотропина, тирокальцитонина, фермента ренина, угнетая выработку инсулина и половых гормонов.

Повреждающие факторы активируют также и механизмы стресс—лимитирующих систем, ограничивающие выраженность стресс—реакции. К наиболее изученным стресс—лимитирующим системам, препятствующим развитию избыточно выраженной стресс—реакции, относятся: ГАМК—ергическая, бензодиазепиновая, опиоидергическая, простагландиновая, серотонинергическая и антиоксидантная. Известны и некоторые способы коррекции адаптивно—компенсаторных реакций организма. Их сложный и многокомпонентный характер определяет многообразие используемых приемов и препаратов. Для профилактики и лечения повреждающих эффектов стресса обычно используются: препараты общеукрепляющего действия — адаптогены, витамины, препараты посредников и метаболитов стресс—лимитирующих систем, препараты вилочковой железы. Для развития антистрессовой устойчивости доказана высокая эффективность дозированно возрастающих стрессорных факторов, например, разных модификаций ритмической гипоксической тренировки. В последнее время широкое распространение получил метод транскраниальной электростимуляции, вызывающий мобилизацию эндогенных опиоидных пептидов. Можно полагать, что подобного же эффекта достигали еще в древности, используя приемы акупунктуры. Наконец, для мобилизации развития общего адаптационного синдрома прибегают к использованию препаратов кортикотропина, кортикостероидов и др.

Адаптация в самом общем виде может быть определена как совокупность приспособительных реакций и морфологических изменений, позволяющих организму сохранить относительное постоянство внутренней среды в изменяющихся условиях внешней среды. У человека адаптация выступает как свойство организма, которое обеспечивается автоматизированными самонастраивающимися, саморегулирующимися системами — сердечно-сосудистой, дыхательной, выделительной и другими. В каждой из этих систем можно выделить несколько уровней адаптации — от субклеточного до органного. Но главный смысл адаптации — это повышение жизнестойкости, устойчивости системы к факторам среды.

Адаптация на клеточном уровне сопряжена с активацией энергетических и пластических процессов. В первую очередь затрагиваются резервы аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), что активизирует процессы окислительного фосфорилирования, т.е. создается запас энергии в высокоэнергетических соединениях (макро эргах). Это в дальнейшем приводит к интенсивному биосинтезу по цепочке - ДНК-РНК- белок. Основным механизмом клеточной адаптации является поддержание постоянства основного энергетического соединения — АТФ.

Существует три механизма адаптаций:

1. пассивный путь адаптации - по типу толерантности, выносливости;
2. адаптивный путь действует на клеточно-тканевом уровне;
3. резистентный путь — сохраняет относительное постоянство внутренней среды

Специфические адаптивные механизмы, свойственные человеку, дают ему возможность переносить определенный размах отклонений факторов от оптимальных значений без нарушения нормальных функций организма. Зоны количественного выражения физической нагрузки, отклоняющегося от оптимума, но не нарушающего жизнедеятельности, определяются как зоны нормы. Их две: отклонение в сторону недостатка дозирования физической нагрузки и в сторону избытка. Дальнейший сдвиг может снизить эффективность адаптивных механизмов и даже нарушить жизнедеятельность организма. При крайнем недостатке нагрузки или ее избытке выделяют зоны пессимума. Адаптация к любому фактору связана с затратами энергии. В зоне оптимума активные механизмы не нужны, и энергия расходуется на фундаментальные жизненные процессы, организм находится в равновесии со средой. При увеличении нагрузки и выходе ее за пределы оптимума включаются адекватные механизмы.

Механизмы, обеспечивающие адаптивный характер общего уровня стабилизации отдельных функциональных систем (т. е. увеличивается потребление организмом кислорода, повышается интенсивность обменных процессов. Это происходит на органном уровне: увеличивается скорость кровотока, повышается артериальное давление, увеличивается дыхательный объем легких, учащается дыхание, дыхание становится более глубоким) и организма в целом. Общие адаптационные реакции организма являются неспецифическими, то есть

организм аналогично реагирует в ответ на действия различных по качеству и силе раздражителей (физические упражнения).

Срочная и долговременная адаптация. Резкое изменение условий внешней среды, несущее угрозу организму, запускает его сложную адаптивную реакцию. Основной регуляторной системой последней является гипоталамо - гипофизарно-адреналовая система, деятельность которой, в конечном итоге, и перестраивает активность вегетативных систем организма таким образом, что сдвиг гомеостаза устраняется или заблаговременно прекращается.

В этой адаптивной перестройке активно участвует и нервная система, особенно ее гипоталамический отдел. В центральной нервной системе происходят изменения клеточного обмена, в частности, повышается метаболизм важнейших биологических макромолекул — РНК и белков. После ликвидации нарушений гомеостаза метаболизм макромолекул в нервных структурах, участвующих в процессе адаптации, все еще остается измененным. В этом и заключается механизм адаптации: если угроза повреждения гомеостаза повторится, она будет протекать уже на фоне измененного, адаптированного к стрессорному воздействию метаболизма клеточных структур. Поскольку повторное воздействие стресс-фактора приводит к адаптации, а именно на этом основаны тренировки, то сдвиги в метаболизме РНК и белков биологически целесообразны и способствуют более эффективному развитию физиологических адаптаций. В процессе формирования адаптации к природным факторам среды ведущую роль играют реакции коры надпочечников, возбуждаемые секрецией адренокортикотропного гормона гипофиза. Любое интенсивное воздействие на организм приводит к появлению в организме изменений, лучше всего определяемых по состоянию надпочечников — их весу и химическому составу или по выделению в кровь и содержанию в тканях гормонов кортикостероидов и катехоламинов. Это касается, в основном, формирования индивидуальных адаптаций, реакций организма на факторы внешней среды.

Экстремальными факторами — необычные факторы окружающей среды (в данном случае — физическая нагрузка) оказывающие неблагоприятное влияние на общее состояние, самочувствие, здоровье и работоспособность человека. По длительности воздействия на организм эти факторы могут быть кратковременными, воздействие которых организм компенсирует за счет имеющихся резервов, и длительные, которые требуют адаптационной перестройки деятельности функциональных систем человека, иногда даже неблагоприятной для здоровья. При кратковременных воздействиях экстремальных факторов на организм человека запускаются все имеющиеся резервные возможности, направленные на самосохранение, и только после освобождения организма от экстремального воздействия происходит восстановление гомеостаза. При действии на организм слабых, пороговых раздражений (реакция тренировки) в центральной нервной системе развивается возбуждение, быстро сменяющееся охранительным торможением, что обеспечивает снижение ее возбудимости, реактивности по отношению к слабому раздражителю. При действии раздражителей средней силы происходит развитие "реакции активации" — активации защитных систем организма, которая, однако, не носит характера патологической гиперфункции. Уровень энергетического обмена при этой реакции менее экономичен, чем при реакции тренировки, но, в отличие от стресса, не приводит к истощению. Таким образом, адаптация организма к слабым и средним по силе воздействиям происходит без элементов повреждения и истощающих организм энергетических трат. При этом отмечается в первом случае (реакция тренировки) — постепенное, а во втором (реакция активации) — быстрое повышение резистентности организма. В основном большинство адаптационных реакций человеческого организма осуществляются в два этапа: начальный этап срочной, но не всегда совершенной, адаптации, и последующий этап совершенной, долговременной адаптации.

Срочный этап адаптации возникает непосредственно после начала действия раздражителя на организм и может быть реализован лишь на основе ранее сформировавшихся физиологических механизмов. Примерами проявления срочной адаптации являются: пассивное увеличение теплопродукции в ответ на холод, увеличение теплоотдачи в ответ на тепло, рост легочной вентиляции и минутного объема кровообращения в ответ на недостаток кислорода.

На этом этапе адаптации функционирование органов и систем протекает на пределе физиологических возможностей организма, при почти полной мобилизации всех резервов, но не обеспечивая наиболее оптимальный адаптивный эффект. Так, бег нетренированного человека происходит при близких к максимуму величинах минутного объема сердца и легочной вентиляции, при максимальной мобилизации резерва гликогена в печени. Биохимические процессы организма, их скорость, как бы лимитируют эту двигательную реакцию, она не может быть ни достаточно быстрой, ни достаточно длительной; Долговременная адаптация к длительно воздействующему стрессору возникает постепенно, в результате длительного, постоянного или многократно повторяющегося действия на организм факторов среды. Основными условиями долговременной адаптации являются последовательность и непрерывность воздействия экстремального фактора. По существу, она развивается на основе многократной реализации срочной адаптации и характеризуется тем, что в результате постоянного количественного накопления изменений организм приобретает новое качество — из неадаптированного превращается в адаптированный. Такова адаптация к недостижимой ранее интенсивной физической работе (тренировка), развитие устойчивости к значительной высотной гипоксии, которая ранее была несовместима с жизнью, развитие устойчивости к холоду, теплу, большим дозам ядов. Таков же механизм и качественно более сложной адаптации к окружающей действительности. Состояние резистентности или устойчивости — приспособление к физической нагрузке. Это состояние приводит к поддержанию нормального существования организма в новых условиях. Под резистентностью понимается устойчивость, сопротивляемость организма воздействию внешних факторов. Специфическая резистентность — устойчивость по отношению к определенному фактору, неспецифическая — по отношению к различным факторам. При систематическом повторении тренировочных воздействий развивается стадия перестройки, переходящая затем в стадию тренированности, при которой резистентность организма более значительно повышена за счет активности защитных систем организма, в первую очередь тимико-лимфатической. Количественно-качественная закономерность развития адаптационных реакций не ограничивается одной триадой (тренировка, активация, стресс). Мы показали, что эта триада является лишь функциональной единицей, повторяющейся многократно по мере увеличения дозы (силы) воздействия от минимальной до смертельной, т. е. на разных уровнях (“этажах”) реактивности. Между триадами отмечается особая зона — зона ареактивности, когда раздражитель оказывается как бы не действующим.

Организм обладает двойной шкалой отсчета силы (дозы, биологической активности) любого действующего фактора. Одна шкала — относительная — определяет характер развивающейся адаптационной реакции. Если для данного уровня реактивности организма раздражитель слабый, развивается реакция тренировки, если средний — реакция активации, если сильный — стресс. Абсолютная величина раздражителя определяет тот уровень, на котором развивается реакция. Между одноименными реакциями есть признаки отличия, они зависят от уровня реактивности организма. Прежде всего, это касается энергетического обеспечения реакций. Реакции, вызываемые раздражителями большей величины, т. е. на низких уровнях реактивности (высоких “этажах”), требуют больших затрат энергии, чем реакции, вызываемые раздражителями, малыми по абсолютной величине, т. е. на высоких уровнях реактивности (низких “этажах”). Таким образом, наиболее физиологическими реакциями являются реакции активации и тренировки, развивающиеся на высоких уровнях реактивности организма. Для молодых здоровых людей реакция активации, развивающаяся на высоких уровнях реактивности, является физиологической нормой.

Дозированная мышечная работа служит прекрасным средством получения и поддержания реакции активации, однако при больших мышечных нагрузках организм работает на низких уровнях реактивности (высоких “этажах”), что увеличивает выносливость организма к физической нагрузке, но требует больших энергетических затрат. Реакции тренировки и активации высоких “этажей” часто бывают напряженными или переходят в стресс. Проведенное нами обследование 112 спортсменов (пловцов, боксеров и хоккеистов) показало, что, наряду с напряженной активацией, часто отмечается развитие стресса, особенно в предсо-

ревновательном и соревновательном периодах. В эти периоды стрессорное воздействие оказывает не только физическое, но и психическое перенапряжение. В напряженных реакциях тренировки и активации, а особенно при стрессе, спортсмены чувствуют себя хуже, появляется раздражительность, неуверенность в себе, снижаются спортивные результаты, нередки простудные заболевания.

Известно, что для гармоничной активации нейрогормональной регуляции и оптимального уровня гомеостаза нужна физическая нагрузка, не вызывающая чрезмерного напряжения и переутомления.

Вместе с тем специфические черты мышечной тренировки требуют систематического применения значительных по величине нагрузок.

Можно ли и как защитить организм от перенапряжения, развития стресса? Реальная возможность такой защиты обусловлена в первую очередь тем, что организм реагирует дискретно, а не суммируя действие всех раздражителей. Поэтому малые раздражители действуют, несмотря на наличие сильных. Адаптационные реакции организма имеют суточный ритм. Если с помощью слабого раздражителя выработать необходимую реакцию, то ее в течение суток даже трудно; перевести в другую, т. е. по отношению к адаптационным реакциям отмечается своеобразная рефрактерность: из двух раздражителей, последовательно действующих на организм, характер реакции и даже уровень реактивности организма определяется первым раздражителем. Следовательно, если большой мышечной нагрузке будет предшествовать слабое воздействие, то в здоровом молодом организме в большинстве случаев должна развиться реакция активации даже без специального подбора силы (дозы). Если же подбор силы осуществлять по принципу обратной связи с использованием простого показателя адаптационных реакций — соотношения различных форменных элементов крови, то реакцию активации можно целенаправленно вызывать и стойко поддерживать. Мы испытали такие воздействия на спортсменах (боксерах и хоккеистах). В качестве слабых действующих факторов использовались электромагнитные и магнитные поля малой интенсивности, биостимуляторы растительного и животного происхождения (элеутерококк колючий, пантокрин) в малых дозах (в десятки и сотни раз меньших терапевтических) и внутриклеточные метаболические регуляторы типа солей янтарной кислоты. Применение солей янтарной кислоты связано с установленным увеличением содержания эндогенной янтарной кислоты при реакции активации. Всех спортсменов (39 человек) удалось вывести из стресса и перевести в стойкую активацию. Самочувствие и настроение при этом быстро улучшились. Следовательно, установлена целесообразность исследований использования физиологических адаптационных реакций тренировки и особенно активации для повышения неспецифической резистентности организма при мышечной деятельности.

Дальнейшее исследование количественно-качественного принципа развития адаптационных реакций организма в связи с мышечной деятельностью может способствовать выявлению скрытых резервов организма и снижению энергетических трат при больших мышечных нагрузках.

3. Изменения на клеточном уровне, гормональные изменения. Адаптационные реакции организма и его резистентность в связи с мышечной деятельностью.

Организм сохраняет необходимое для жизни относительное динамическое постоянство внутренней среды, хотя на действие многочисленных изменяющихся внешних и внутренних факторов отвечает реакцией. Именно реакция — основной путь приспособления, адаптации живого. Каждому из действующих факторов присущи качество и количество. Качество раздражителя отличает данный раздражитель от множества других, определяет специфику его действия. Количество раздражителя, мера его биологической активности — то общее, что свойственно любому раздражителю и определяет неспецифическую сторону его действия на организм. Мышечная нагрузка не является исключением. При мышечной нагрузке, как и при действии любого раздражителя, в организме происходит ряд специфических изменений и развивается неспецифическая реакция, связанная с количественной мерой нагрузки. Разумеется, понятия “количество”, “мера”, “сила”, “доза” по отношению к организму

весьма относительны. Степень биологической активности действующего фактора определяется не только абсолютной величиной этого фактора, но и чувствительностью к нему организма.

По отношению к мышечной нагрузке это имеет особое значение, так как с помощью тренировок можно управлять чувствительностью и устойчивостью организма к ней. Хорошо подготовленный спортсмен может перенести такую мышечную нагрузку, которая для нетренированного окажется непосильной. Несмотря на это, каждый будет по-разному реагировать на нагрузку в зависимости от изменения ее величины, т. е. сохранится количественно-качественный принцип: зависимость ответной реакции организма от величины нагрузки. Неспецифический характер адаптационной реакции целого организма впервые показал Г. Селье; любые по качеству, но сильные раздражители вызывали в организме развитие одинакового симптомокомплекса.

Специфическое, особое влияние раздражителя сохранялось, но при действии любого сильного раздражителя через 6 ч отмечалось уменьшение вилочковой железы, увеличение надпочечников, наличие язв и кровоизлияний в слизистой оболочке пищевого канала. В крови наблюдались лейкоцитоз, лимфопения, анэозинофилия. Селье назвал общую неспецифическую адаптационную реакцию на сильный раздражитель — стрессом (реакция напряжения), а ее первую стадию — реакцией тревоги. В реакции тревоги имеются элементы повреждения, угнетения с односторонней резкой стимуляцией оси АКГГ — глюкокортикоидные гормоны. В ответ на сильное воздействие необходимо быстро мобилизовать энергетические ресурсы организма.

Это и происходит при стрессе, но крайне неэкономичным и разрушительным для организма путем. После реакции тревоги наступает вторая стадия стресса — стадия резистентности. В этой стадии неспецифическая резистентность организма повышается. Если же стрессор был чрезмерно сильным или его действие длительно, то развивается стадия истощения стресса. Стадия истощения может привести к смерти.

Долгие годы стресс считали единственной адаптационной реакцией и, наряду с его отрицательными чертами, исследователей все больше интересовало положительное — повышение резистентности. Повышение сопротивляемости организма, да еще неспецифической — не к одному повреждающему фактору, нагрузке, а к разным — это необходимо в спорте. Однако повышение резистентности при стрессе, по выражению Селье, достигается ценой повреждений и больших энергетических затрат.

Есть ли другой, более мягкий путь повышения неспецифической резистентности организма?

Н. В. Лазарев считает, что такой путь есть. С помощью целого ряда веществ, названных адаптогенами, он вызывал состояние неспецифически повышенной сопротивляемости (СНПС), при котором резистентность организма возрастала без элементов повреждения.

Этот другой путь — качественный: определенные вещества (адантогены) вызывают СНПС. Установлено, что и адаптогены в зависимости от дозы могут вызывать и СНПС, и другие комплексы изменений, а большие дозы адаптогенов — даже стресс. Можно было предположить, что если в эволюции развилась общая неспецифическая адаптационная реакция на сильный раздражитель, то должны быть реакции и на более слабые, физиологические раздражители. Наши исследования показали, что кроме стресса существуют еще две общие неспецифические адаптационные реакции организма: на слабые раздражители — реакция, названная реакцией тренировки, на средние (промежуточные между сильными и слабыми) — реакция, названная реакцией активации.

Таким образом, была обнаружена количественно-качественная закономерность развития общих неспецифических адаптационных реакций: в зависимости от силы, дозы, биологической активности действующих факторов, внешней и внутренней среды в организме развиваются качественно отличные адаптационные реакции. Изменения в организме при реакции активации имеют и характер, чем при стрессе. Уже в I стадии, — стадии первичной активации вместо снижения резистентности происходит ее повышение, вместо уменьшения вилоч-

ковой железы — ее значительное увеличение с повышением функциональной активности лимфоидных элементов в эндокринной системе — гармоничное и хорошо согласованное умеренное повышение секреции гормонов щитовидной железы, половых гормонов и коркового вещества надпочечников в основном за счет минералокортикоидов, но без снижения уровня глюкокортикоидов. Это связано с преобладанием в мозге (особенно в гипоталамусе, где формируются адаптационные реакции) физиологического возбуждения с хорошей функциональной активностью нейрональных и глиальных элементов. В стадии стойкой активации, развивающейся при систематическом повторении активационных воздействий, повышение резистентности приобретает стойкий характер. Функциональная активность ЦНС и эндокринных желез достаточно высока, но не чрезмерна. Такое состояние нейроэндокринной регуляции должно создавать благоприятные условия для мышечной деятельности. Об этом же свидетельствует состояние периферических рецепторных окончаний (нервно-мышечных окончаний), обеспечивающих мышечные сокращения. Если при стрессе в нервно-мышечных окончаниях количество выявляемых нервных волокон уменьшается, а в сохранившихся нервных волокнах и окончаниях отмечается резко выраженное набухание и неравномерная импрегнация серебром, то при развитии реакции активации нервные волокна и окончания хорошо обнаруживаются, и в них импрегнация серебром равномерно усиливается. На это указывает также высокая двигательная активность и потребность в движении, характеризующая реакцию активации и особенно зону повышенной активации.

Реакция тренировки получила свое название потому, что для длительного поддержания ее в организме слабые вначале воздействия приходится систематически, ежедневно повторять, постепенно повышая нагрузку, т. е. используется в общем виде принцип любой тренировки. Эта реакция имеет признаки сходства с реакцией активации и стрессом, однако ее характеризует свой комплекс изменений. В I стадии реакции тренировки—стадии ориентировки — тимус не угнетен, как при стрессе, но увеличен меньше, чем при реакции активации (разница статистически значима). Повышение резистентности в этой стадии происходит за счет снижения чувствительности: в мозге преобладает охранительное торможение. Функция половых органов и щитовидной железы не подавлена, но активность их не так высока, как при реакции активации. Секреция глюкокортикоидов повышена, но не так резко, как при стрессе; секреция минералокортикоидов также повышена, хотя и не так существенно, как при реакции активации.

### **Тема 3. Анатомическое строение нервной системы**

1. Состав и строение центральной нервной системы
  - 1.1. Головной мозг (большие полушария, мозжечок, ствол)
  - 1.2. Спинной мозг
2. Состав и строение периферической нервной системы
  - 2.1. Соматическая нервная система [черепно-мозговые нервы (12 пар); спинно-мозговые центры (31 пара)]
  - 2.2. Вегетативная нервная система (симпатические нервы, парасимпатические нервы)
3. Строение нервной ткани (нейрона)

#### **1. Состав и строение центральной нервной системы**

В результате эволюции нервной системы, в частности головного мозга, исходя из эмбриологического развития нервной системы, представляющей единое целое для удобства изучения нервной системы приходится ее подразделять на центральную и периферическую. В состав центральной нервной системы входят головной и спинной мозг, а в состав периферической нервной системы входит соматическая и вегетативная. Отличие этих двух нервных систем состоит в том, что нервные волокна соматической нервной системы не прерываются и скорость проведения импульса составляет 30–120 м/с, а нервные волокна вегетативной нервной системы прерываются узлами и скорость проведения импульса составляет 1–3 м/с.

### 1.1. Состав и строение головного мозга.

Головной мозг условно подразделен на два большие полушария овальной формы, которые состоят из коры с подлежащим белым веществом и серых подкорковых узлов, мозжечка и стволовой части мозга. Два полушария соединяются между собой тремя спайками: мозолистым телом, передней белой спайкой и спайкой обонятельного мозга. Головной мозг помещается в черепной коробке. Он покрыт гладким блестящим покровом, который называется твердой мозговой оболочкой (*dura mater*). Под твердой мозговой оболочкой находится мягкая сосудистая оболочка (*pia mater*), а под ней паутинная оболочка (*arachnoidea*). Вес головного мозга взрослого человека в среднем равен 1360 г.

По названиям костей черепа, к которым прилежат различные части полушарий, головной мозг условно делят на доли: лобные, теменные, затылочные и височные, которые разделяются бороздами. При этом образуются извилины головного мозга. Затылочные доли нависают над шаровидным образованием, также разделенным на два полушария, - это малый мозг, или мозжечок. Мозжечок соединен с головным мозгом пучками нервных волокон, получивших название ножек мозжечка. Их три пары, которые соединяются с ножками мозга и образуют ствол мозга. От основания мозга отходит 12 пар черепно-мозговых нервов, большинство которых отходит от ствола мозга.

Поверхностный желтовато-серого цвета слой полушария головного мозга толщиной в несколько миллиметров (1,5 - 5 мм) называется корой головного мозга, которая образована серым веществом – телами нервных клеток. Площадь коры головного мозга составляет 2-2,5 тысяч квадратных сантиметров, примерно содержит более 14 миллиардов тел нейронов.

Подкорковые ядра. Под серым слоем коры лежит белое вещество, которое дальше к низу располагается между крупными серыми образованиями - подкорковыми, или серыми, ядрами головного мозга.

Мозжечок (*cerebellum*) имеет массу около 150 г. В мозжечке различают среднюю часть (мост) и боковые отделы – два полушария. Поверхность мозжечка состоит из серого коркового вещества (кора), площадь ее составляет 1200 см<sup>2</sup>. Из коры образуются и ядра, расположенные внутри мозжечка. Кора мозжечка образована молекулярными, ганглиозными и зернистыми слоями нервных клеток.

Ствол мозга. Ствол мозга образован: 1. Промежуточным мозгом; 2. Средним мозгом; 3. Мостом; 4. Продолговатым мозгом. В стволе мозга различают основание и покрывку. В основании расположены главные нисходящие проводники, а в центральной части покрывки – преимущественно ядра черепно-мозговых нервов и сетчатая субстанция, или ретикулярная формация. Ствол головного мозга состоит из белого вещества, в толще которого находятся ядра серого вещества. Ствол головного мозга переходит в спинной мозг, образуя единую систему.

Промежуточный мозг (*diencephalon*) имеет в своем составе таламический мозг и гипоталамус. 1). Таламический мозг (таламус) состоит из ядер, в которых переключаются пути кожной и мышечно-суставной, обонятельной и зрительной чувствительности, а также имеются ядра, относящиеся к ретикулярной формации, которая участвует в регуляции вегетативных функций. Внутренняя структура таламуса включает многочисленные ядра (около 60) и ассоциативные волокна. В ядрах таламуса заканчиваются пути общей чувствительности, обонятельные пути и зрительные пути. Таким образом таламус является коллектором эфферентных путей. 2). Гипоталамус сравнительно небольшое, но исключительно важное образование головного мозга. В гипоталамусе имеются ядра, содержащие клетки, отвечающие за регуляцию температуры тела, различных видов обмена: водного, жирового, углеводного, белкового и т.д. В этих ядрах также имеются клетки, отвечающие за деятельность таких жизненно-важных систем организма, каковыми являются сердечно-сосудистая, пищеварительная, вегетативная, эндокринная. В этих ядрах имеются нейросекреторные клетки, продуцирующие многие гормоны.

Средний мозг содержит ядра, в которых осуществляется переключение слуховых нейронов и зрительных импульсов с одного нейрона на другой нейрон. В среднем мозгу находится ядро глазодвигательного нерва, который иннервирует наружные мышцы глазного яблока.

Мост (pons) содержит ядра ретикулярной формации, участвующей в регуляции вегетативных функций.

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга и его ретикулярная формация связана с ретикулярной формацией мозжечка.

## 1.2. Спинной мозг

Спинной мозг (medulla spinalis) составляет комплекс ядер серого вещества и нервных белых волокон, образующих 31-32 пары сегментов. Спинной мозг имеет вид толстого шнура, неравномерного в разных отделах, длина спинного мозга колеблется от 42-45 см и имеет диаметр около 1 см. По своему длиннику спинной мозг образует два утолщения – одно в шейной, другое в поясничной части. В этих частях спинного мозга отходит большое количество мощных корешков, образующих периферические нервы верхних и нижних конечностей. Спинной мозг также как и головной имеет три оболочки. Спинной мозг проходит в позвоночном канале, где внутри него находится спинномозговой канал, заполненный цереброспинальной жидкостью.

По количеству отходящих от спинного мозга пар нервных корешков он может быть разделен на 32 части, или 32 сегмента: 8 шейных (корешки первого шейного сегмента выходят между 1 шейным позвонком и черепом), 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1-2 копчиковых. Вследствие развития позвоночника становится длиннее спинного мозга. Поэтому у взрослого человека нижний конец спинного мозга оказывается на уровне верхнего края II поясничного позвонка. Но так как корешки спинного мозга выходят по-прежнему через соответствующие межпозвоночные промежутки, то путь, проходимый ими от места отхода до места выхода из позвоночного канала, удлиняется, особенно в нижнем, пояснично-крестцовом отделе; здесь они образуют так называемый конский хвост (cauda equina). Серое вещество расположено внутри, а белое – снаружи. На поперечном разрезе спинного мозга в центре его видно серое вещество, имеющее форму буквы Н или летящей бабочки. Парные передние выступы этого образования, не достигающие до края разреза мозга, называются передними рогами спинного мозга, а более узкие задние выступы, почти достигающие до края разреза, - задними рогами. В центре серого вещества находится центральный канал спинного мозга. Спинной мозг разделен на правую и левую половины, соединенные между собой белой и серой спайками. Серое вещество спинного мозга окружено белым веществом, в котором различают передние, боковые и задние столбы, которые состоят из нервных волокон – проводников. Чем ниже по длиннику спинного мозга, тем белого вещества (проводников) все меньше и меньше. Серого вещества больше всего в шейном и поясничном утолщениях, где расположены нервные клетки, иннервирующие конечности. По соотношению серого и белого вещества на срезах спинного мозга можно определить, из какого отдела спинного они взяты: из шейного, грудного, поясничного или крестцового. Спинной мозг снабжается кровью за счет передней и задней спинномозговых артерий, от которых отходят веточки, погружающиеся в вещество мозга.

Корешки спинного мозга. От передних рогов спинного мозга отходят передние двигательные корешки, а в задние вступают задние чувствительные корешки. В составе переднего корешка выходят из спинного мозга симпатические волокна, начинающиеся от клеток боковых рогов. По периферическому нерву идет нервное возбуждение в двух направлениях: одно – от кожи, костей мышц, через межпозвоночный узел и задний корешок в спинной мозг, другое – из переднего рога к мышцам и железам.

Несколько корешков спинного мозга переплетаясь друг с другом, образуют нервные сплетения, от которых отходят периферические нервы для мышц и кожи. Различают следующие нервные сплетения: шейное, состоящее из четырех верхних шейных корешков (C<sub>1</sub>- C<sub>4</sub>), плечевое (C<sub>5</sub> – D<sub>1</sub>), где образуются и отходят периферические нервы для верхней конечности

(срединный, лучевой, локтевой и ряд других), поясничное ( $L_1-L_4$ ) и крестцовое ( $L_5-S_4$ ), из которых образуются периферические нервы для нижней конечности (бедренный, седалищный и др.), и копчиковое сплетение ( $S_5-C_0$ ).

## **2. Состав и строение периферической нервной системы**

### **2.1. Соматическая нервная система**

Черепно-мозговые нервы (12 пар) отходят от отделов головного мозга в виде нервных волокон. ЧМН подразделяются на центростремительные, центробежные. Они иннервируют органы чувств, внутренние органы, скелетные мышцы.

Спино-мозговые нервы (31 пара) отходят от ганглиозных образований спинного мозга симметричными парами по обе его стороны. Через задние корешки спинного мозга входят отростки центростремительных нейронов. Через передние корешки выходят отростки центробежных нейронов. Отходящие отростки соединяются образуя нерв.

### **2.2. Вегетативная нервная система.**

Вегетативная нервная система, через которую в основном осуществляется связь головного и спинного мозга с внутренней средой организма. Однако такое подразделение нервной системы на два отдела весьма условно, относительно. Дело в том, что функции соматической и вегетативной нервной системы тесно переплетаются.

В вегетативной нервной системе различают симпатическую и парасимпатическую части. Одной из особенностей симпатической и парасимпатической нервной системы является узловый характер строения. Это, по всей вероятности, можно объяснить тем, что импульс, стремительно бегущий по белым волокнам (125 м в секунду), должен подвергнуться переработке при переходе на серые, безмякотные вегетативные волокна, где импульс уже идет со скоростью только 3 м в секунду. Данные виды нервной системы в какой-то степени антагонистичны, но взаимодействуют сообща.

Симпатические нервы. Сегментарная часть симпатической нервной системы начинается от ганглиозных клеток, расположенных в боковых рогах двух нижних шейных, всех грудных и четырех поясничных сегментов спинного мозга. Симпатические нервы отходят симметричными парами по обе стороны спинного мозга в грудном и поясничном отделах. Предузловое волокно короткое, так как узлы лежат вдоль спинного мозга. После узлового волокно длинное, так как идет от узла к иннервируемому органу.

Парасимпатические нервы отходят от ствола головного мозга и крестцового отдела спинного мозга. Парасимпатические нервные узлы лежат находятся в стенках или около иннервируемых органов. Предузловое волокно длинное, так как проходит от мозга до органа, послеузловое волокно короткое, так как находится в иннервируемом органе.

## **3. Строение нервной ткани (нейрона)**

Нейрон состоит из древовидных отростков (дендритов), аксона (осевой цилиндр) и конечного разветвления отростка. Нервные или ганглиозные клетки имеют своеобразную форму с множеством отростков (от круглых до треугольных). Ганглиозные клетки со всеми отростками называются нейронами. Место соединения нескольких нейронов называется синапсом.

Синапсических связей на теле каждой клетки имеется огромное количество. Синапсы образуются не только на телах нейронов и дендритах, но и на капиллярах, окружающих клетку, участвуя в регуляции питания (трофики) нейронов.

Нервный импульс, раздражение передается от тела клетки по аксону к дендриту следующей клетки. Это так называемый закон динамической полярности нейрона. Аксон (осевой цилиндр) клетки тянется иногда на очень далекое расстояние. Например, аксоны пирамидных клеток коры, входящие в состав двигательного пирамидного пути, тянутся на десятки (50-70) сантиметров. Все аксоны тела клетки покрываются жироподобной (миелиновой) оболочкой белого цвета. Данная оболочка препятствует рассеиванию импульса, идущего по

волокну, на прилегающие осевые цилиндры (аксоны), обеспечивая без ослабления передачу нервного импульса на расстояние до 1,2 м.

Нервная клетка и ее отростки составляют одно целое. Аксон, отделенный от клетки, погибает, но сама клетка продолжает существовать. Клетка вместе с наружной оболочкой нерва принимает участие в восстановлении погибшего волокна. В случае гибели самой ганглиозной (нервной) клетки, то погибают и ее отростки. На месте погибших ганглиозных клеток новых клеток не образуется. Нервные клетки классифицируются по числу отростков, их длине и скорости проведения импульсов. Униполярная клетка имеет только аксон и лишена дендритов; биполярная клетка имеет аксон и дендрит; мультиполярная клетка в своем составе содержит один аксон и много дендритов.

По длине аксона выделяют длинноаксонные клетки и короткоаксонные клетки, длиной всего 1-2 мм. В зависимости от скорости проведения импульсов по аксонам различают нейроны А, В и С. Волокна нейронов группы А и В миелинизированные и проводят импульс с большей скоростью, чем волокна группы С, имеющие меньший диаметр. Нервные волокна имеют разнообразные нервные окончания: афферентные – чувствительные, эфферентные – двигательные и секреторные.

Чувствительные нервные окончания – рецепторы – начинаются в теле человека и во внутренних органах, где они воспринимают механические, термические, химические и другие виды раздражений. Вызванное возбуждение передается в центральную нервную систему, при этом возбуждение трансформируется в ощущения.

Двигательные нервные окончания принадлежат волокнам клеток передних столбов спинного мозга; на окончании этих волокон располагаются аксо-мышечные синапсы.

Нервные чувствительные (афферентные) волокна осуществляют передачу раздражений от рецепторов тела, внутренних органов и органов чувств в центральную нервную систему, где осуществляется синтез и их анализ. В ответ на поступающие раздражения в центральной нервной системе формируется поток ответных импульсов, распространяющихся по двигательным (эфферентным), секреторным волокнам и в итоге вызывающих сокращение мышц или выделение секрета.

Нервные клетки (neuronum) разделяются на: 1) чувствительные – афферентные, располагающиеся в спинномозговых узлах, ядрах черепных нервов, в спинном и головном мозге; 2) двигательные – эфферентные, находящиеся в коре, подкорковой области, стволе головного мозга, передних рогах спинного мозга; 3) ассоциативные – объединяющие, передающие импульсы с афферентных на эфферентные нейронные цепи; 4) нейросекреторные (например, расположенные в гипоталамической области), обладающей свойствами вырабатывать и выделять в кровь гормоны, названные нейросекретами.

#### **Тема 4. Физиология нервной системы**

1. **Функции центральной нервной системы**
  - 1.1. Введение
  - 1.2. Физиологические функции больших полушарий головного мозга
  - 1.3. Понятие о конституции и типах нервной деятельности организма человека
  - 1.4. Физиологические функции мозжечка
  - 1.5. Физиологические функции ствола головного мозга
  - 1.6. Физиологические функции спинного мозга
    - 1.4.1. Простая рефлекторная дуга
2. **Функции периферической нервной системы**
  - 2.1. Физиологические функции соматической нервной системы
    - 2.1.1. функции черепно-мозговых нервов
    - 2.1.2. функции спино-мозговых нервов
  - 2.2. Физиологические функции вегетативной нервной системы
    - 2.2.1. функции симпатических нервов
    - 2.2.2. функции парасимпатических нервов

### 2.2.3. Интегральная роль центральной нервной системы в регуляции вегетативных функций

## 1. Функции центральной нервной системы

### 1.1. Введение

Все живые организмы в процессе своей жизнедеятельности получают из окружающей среды различные чувственные раздражения – тактильные, световые, звуковые, обонятельные, вкусовые. Роль аппарата, воспринимающего и анализирующего раздражения и посылающего ответную реакцию, у всех животных организмов играет нервная система. Ответная реакция организма на раздражение носит в физиологии название рефлекса.

В основе всех рефлексов, находятся внешние раздражения, которые вызывают возбуждение нервной ткани. Для каждого органа организма существует особый специфический раздражитель, однако к универсальному раздражителю можно отнести электрическое воздействие, и в меньшей степени механическое воздействие. В каждой точке нервного волокна при проведении возбуждения наблюдаются сменяющие друг друга колебания электрического потенциала с сопутствующими им физико-химическими изменениями. Разность потенциалов между возбужденным и еще находящимся в покое прилежащим участком нервного волокна хорошо может быть уловлена осциллографом и обозначается как ток действия, или биоток. По утверждению физиолога И.П. Павлова процессы возбуждения и торможения представляют собой "как бы две половины одной нервной деятельности". Эти процессы управляются двумя основными законами: законом распространения и концентрирования каждого из этих процессов и законом их взаимной индукции (положительной и отрицательной). Нервная клетка, находясь в состоянии раздражения, постоянно стремится перейти в состояние торможения.

Все раздражения из окружающего нас мира поступают по периферическим нервам в спинной мозг и ствол мозга, вызывая тем самым ответную реакцию. Принцип построения рефлекса по И.П. Павлову характеризуется следующим образом: "...в тот или другой рецепторный нервный прибор ударяет тот или другой агент внешнего мира или внутреннего мира организма. Этот удар трансформируется в нервный процесс, в явление нервного возбуждения. Возбуждение по нервным волокнам, как по проводам, бежит в центральную нервную систему и оттуда, благодаря установленным связям, по другим проводам приносится к рабочему органу, трансформируясь в свою очередь в специфический процесс клеток этого органа. Таким образом, тот или другой агент закономерно связывается с той или другой деятельностью организма, как причина со следствием."\* Из этого следует, что рефлекс – это реакция организма на раздражение из внешней или внутренней среды, осуществляемая при участии центральной нервной системы.

По данным физиолога Ухтомского А.А., один из рефлексов временно господствует, т.е. доминирует в данный момент и направляет другие рефлексы и работу рефлекторного аппарата на благо организма, то это будет доминанта. При этом раздражения из самых различных источников уже не вызывает обычных для него – рефлекса реакций, а лишь усиливают деятельность главенствующего, доминирующего в данный момент центра в головном мозгу.

Доминанты могут быть разнообразными: пищевая доминанта служит властным стимулом в борьбе за существование; половая доминанта определяет и направляет поведение организма на продолжение рода.

На принципе доминанты основаны процессы, протекающие у человека в высших этажах центральной нервной системы и в коре больших полушарий головного мозга. Доминанты лежат в основе всей психической жизни человека, они определяются социальными условиями и этическими мотивами. Доминанты могут служить источником болезненных состояний при развитии патологии; доминанты могут толкать человека на героические поступки, на подвиг.

Доминанты являются физиологической основой внимания и предметного мышления. Ухтомский различает три фазы предметного мышления: 1) первая фаза доминанты – это стадия укрепления имевшейся ранее доминанты (например, переживание Наташи Р. на первом балу); 2) вторая фаза доминанты – это адекватный раздражитель (например, Наташа Р. счастлива только при упоминании имени Андрея Б.); 3) третья фаза доминанты – это установление прочной связи между раздражителями (только одно имя Андрей у Наташи Р. вызывает в ее воображении его образ). Доминанта по Ухтомскому объясняет механизм временных связей при развитии условного рефлекса по И.П. Павлову.

## **1.2. Физиологические функции больших полушарий головного мозга**

В больших полушариях головного мозга находятся центры, которые осуществляют высшую нервную деятельность: мышление, речь, вторая сигнальная система, память, воображение, способность читать и писать.

Связь с внешней средой происходит с помощью анализаторов, находящихся в затылочной доле (зрительная зона), в височной доле (слуховая зона), в центральной борозде (кожно-мышечная зона) и на внутренней поверхности коры головного мозга (вкусовая и обонятельная зоны). Центральная нервная система регулирует работу всего организма через периферическую нервную систему.

В коре головного мозга осуществляются анализ и синтез многообразных раздражений, поступающих от органов чувств. Кора обладает различными видами кратковременной и долговременной памяти, в ней заложены механизмы формирования и регуляции движений. Кора является важнейшим субстратом психических функций и в первую очередь сознания. В коре полушарий головного мозга расположены специфические механизмы образования условных рефлексов. Кора как целостный аппарат регуляции функций организма складывалась на протяжении длительного филогенетического развития из примитивной и простой в сложнейшую. Нейронная конструкция коры полушарий головного мозга (цитоархитектоника) в функциональном аспекте пластична и гибка, что определяет беспредельные возможности индивидуальной приспособляемости человека на протяжении всей его жизни.

Научными исследованиями доказано, что в формировании 1) сознания, 2) эмоциональной деятельности, 3) рассудочной деятельности играют роль клетки коры полушарий головного мозга с ее специфической особенностью кодирования текущих событий и предшествующего жизненного опыта. Клетки коры головного мозга связаны с клетками промежуточного и среднего мозга. Синаптические связи нервных клеток между собой усложняются в процессе эволюции. У более высоко организованных представителей эволюционного процесса отмечается большая площадь ассоциативных зон коры, больше синаптических связей и, следовательно, более выражена рассудочная деятельность. Отражение конкретных предметов на основе анализа и синтеза их реальных свойств, является физиологическим содержанием первой сигнальной системы. В процессе социализации человека сложилась вторая сигнальная система, словесное обозначение предметов, т.е. слово.

1. Под сознанием понимаются восприятие окружающей действительности в данный момент и возможность сопоставления жизненного опыта, приобретенного в процессе жизни. Сознание выключается во время сна или под действием лекарственных веществ, но затем вновь восстанавливается. Это сознание формируется не только в ассоциативных полях коры головного мозга, но и в ядрах промежуточного и среднего мозга. Доказательством этого единства является то, что при удалении различных участков коры головного мозга у человека никогда не возникает потери сознания. Потеря сознания наступает в тот момент, когда блокирован, разрушен промежуточный и средний мозг. Следовательно, интегративная деятельность коры полушарий головного мозга с промежуточным и средним мозгом обеспечивает процесс сознания.
2. Эмоциональная деятельность (настрой) имеет значение в выборе наиболее адекватной реакции организма. Эта важнейшая функция центральной нервной систе-

мы формируется в лимбической системе, находящейся в контакте с таламусом. Лимбическая система окружает таламус и связана с ним проводящими путями. Все афферентные пути, проходящие через таламус к предцентральной коре, получают эмоциональное дополнение и информацию о нейрогуморальной среде организма.

3. Рассудочная деятельность центральной нервной системы возникла одной из первых. Нейроны, контролирующие этот процесс, появились в разных участках коры полушарий головного мозга. Эти нейроны обладают способностью оценивать различные свойства раздражителей - перемещение в пространстве, направление передвижения, периодичность действия, степень новизны раздражения.

Функциональная асимметрия полушарий головного мозга у человека. Исследования по изучению асимметрии функций полушарий головного мозга проводились в 70-х годах XX века учеными П. Линдсеем и Д. Норманом. Они выявили разделение функций между полушариями головного мозга. В частности, правое полушарие не наделено способностью к словесным обобщениям. При разрушении левой половины мозга у правой теряется целенаправленность действий, меняется содержание понятий "настоящее", "будущее". Будущее для больного начинается с того события, которое давно прошло, но случайно всплыло в памяти. Нарушение целостности правой половины мозга приводит к расстройствам чувственной и эмоциональной сфер человеческой деятельности. При этом теряется способность к выполнению действий, имеющих прикладную, практическую ценность.

Нарушение связи между левым и правым полушарием при рассечении мозолистого тела (кстати, один из способов лечения эпилепсии) приводит к возникновению двух потоков сознания. Каждое полушарие независимо хранит информацию и также независимо перерабатывает внешние впечатления. У таких больных наблюдается раздвоение личности, т.е. правая рука не ведает, что делает левая.

Правополушарное мышление отличается образностью, ярко выраженной эмоциональной окраской. Восприятие художественного текста вызывает повышенную активность правого полушария, которое воспринимает предметы и явления в комплексе, с мгновенной переработкой множества признаков, свойств воспринимаемого объекта. Чувственное начало при этом доминирует над осознанием точной словесной формы. Правое полушарие является хранилищем накопленного чувственного опыта. Запоминание прошедших событий способствует совершенствованию текущих событий, действий. События прошлого извлекаются из памяти, сопоставляются с настоящим, уточняют и корректируют его. Опыт прошлого способствует формированию образов внешнего мира, соотнесенных с событиями настоящего времени.

Асимметрия функций больших полушарий головного мозга является генетически предопределенной. Но однако, леворукость можно ослабить через посредство тренировки правой руки. Функциональная асимметрия может усиливаться при направленном вмешательстве за счет формирования устойчивой доминантной установки на переучивание генетически запрограммированных асимметричных форм движений.

Левополушарное мышление – это мышление стандартными общеупотребительными понятиями. Осознание научной абстракции осуществляется левым полушарием. Предполагают, что время течет слева направо. Левое полушарие использует временные характеристики текущих событий для проектирования задач будущего.

### **1.3. Понятие о конституции и типах нервной деятельности организма**

Конституцией от лат. Constitutio – построение, сложение, - называют сочетание всех особенностей структуры и функций организма, определяющих его реакцию на различные воздействия внешней среды. Конституция - это характер взаимодействия организма человека с внешней средой. По одной из множества классификаций выделяют три типа конституции: астенический, гиперстенический и нормостенический.

Астенический тип (астеник) характеризуется узкой, вытянутой в длину грудной клеткой, длинными тонкими конечностями, слаборазвитой мускулатурой, тонкой и нежной кожей.

Гиперстенический тип (гиперстеник) отличается крепким сложением, широкой грудной клеткой, относительно небольшим ростом, короткими конечностями, склонностью к полноте.

Нормостенический тип (нормостеник) занимает промежуточное положение между этими двумя типами нервной системы.

По данным И.П. Павлова к основным типам высшей нервной деятельности относятся: 1) Сила основных нервных процессов, возбуждения и торможения, что определяет работоспособность нервной системы; 2) Отношение силы возбуждения к силе торможения, т.е. уравнивание их между собой; 3) Подвижность этих процессов, т.е. легкость возникновения реакции на раздражение, быстрота, скорость перехода от состояния возбуждения к торможению и наоборот. Этими свойствами обеспечивается приспособление организма к условиям его существования. С учетом сочетания этих свойств различают четыре основных типа нервной системы:

- 1) Сильный, уравновешенный, подвижный тип с одинаково сильным развитием процессов возбуждения и торможения. Этот тип высшей нервной деятельности с быстрым переходом от возбуждения к торможению - "живой", что по Гиппократу - соответствует сангвинику;
- 2) Сильный уравновешенный спокойный; или по Гиппократу - флегматичный тип, который характеризуется несколько инертной, выносливой, легко приспосабливающейся к окружающей среде нервной системой;
- 3) Сильный неуравновешенный возбудимый тип, у которого сильны оба процесса, но возбуждение преобладает над торможением. По Гиппократу этот тип соответствует холерику;
- 4) Слабый тормозной (меланхолический) тип характеризуется слабостью обоих процессов с преобладанием торможения. Основной особенностью этого типа является быстрая истощаемость нервных клеток - низкий предел их работоспособности и быстрое развитие запредельного или охранительного торможения. Перечисленные типы высшей нервной деятельности соответствуют и темпераменту людей.

Тип высшей нервной деятельности, так же как и все особенности конституции могут меняться в течение жизни под влиянием условий внешней среды. Изучение типов нервной системы имеет огромное значение для выявления реактивности организма (основных свойств), зависящей от взаимодействия нервной системы с внешней и внутренней средой организма, с физиологическими системами, например, к острому отравлению более устойчивы лица с уравновешенным типом нервной системы.

#### **1.4. Физиологические функции мозжечка**

Нервные центры мозжечка регулируют и координируют сложные движения тела, мышечный тонус благодаря нервным связям с подкорковыми двигательными центрами и полушариями большого мозга. В мозжечок поступает нервная импульсация от проприоцепторов скелетных мышц, сухожилий, связок, суставных сумок и в мозжечке создается чувственный образ движения. Нарушение целостности мозжечка приводит к расстройствам движений, нарушению пространственной ориентировки, потере тонуса. Мышцы теряют способность к слитным, координированным движениям. Голова и туловище производят качательные и дрожательные движения (астазия). Точность и пространственная упорядоченность движений нарушаются (дисметрия), координация при выполнении сложных движений утрачивается (атаксия). Теряется способность сохранять равновесие (дезэквилибрия).

Наряду с двигательными расстройствами отмечается повышенная утомляемость (астения) и падение мышечного тонуса (атония).

Мозжечок осуществляет безусловно-рефлекторную деятельность (центры врожденных рефлексов).

### **1.5. Физиологические функции ствола головного мозга**

Ствол головного мозга связывает головной мозг со спинным в единую центральную нервную систему (ЦНС). В продолговатом мозге ствола находятся центры: дыхательный, пищеварительный, сердечно-сосудистый. Мост связывает две половины мозжечка. Средний мозг ствола контролирует реакции на внешние раздражители, тонус (напряжение) мышц. Промежуточный мозг регулирует обмен веществ, температуру тела, связывает рецепторы тела с корой больших полушарий.

Функции продолговатого мозга. В продолговатом мозге расположены центры регуляции дыхания, деятельности сердечно-сосудистой системы, пищеварительной функции, потоотделения. Продолговатый мозг регулирует рефлексы сосания, глотания, рвоты, кашля, чихания, мигания. Эти рефлексы возникают в ответ на раздражение афферентных волокон языкоглоточного, слухового, вестибулярного, тройничного и блуждающего нервов. Так, раздражение чувствительных окончаний тройничного нерва при прикосновении к губам ребенка вызывает сосательные движения. Афферентные импульсы направляются к мышцам, участвующих в акте сосания, по лицевому и подъязычному нервам.

Афферентные пути рефлекса глотания идут в составе тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов. По афферентным волокнам тройничного, подъязычного и языкоглоточного нервов от центра глотания поступают сигналы к исполнительным приборам глотания.

Рефлекторные реакции рвоты, кашля, чихания, мигания реализуются по той же схеме: афферентные раздражения поступают в центры продолговатого мозга через чувствительные ветви черепно-мозговых нервов. По двигательным путям этих нервов импульсы из центров продолговатого мозга передаются на исполнительные органы.

Функции среднего мозга. Средний мозг является подкорковым регулятором мышечного тонуса, центром зрительных и слуховых ориентировочных рефлексов, а также некоторых сложных двигательных актов (глотание, жевание).

Функции таламуса. Таламус (зрительный бугор) является коллектором афферентных путей, направляющихся в большие полушария. Влияние таламуса на кору больших полушарий может быть специфическим и неспецифическим, в зависимости от места их возникновения.

От специфических ядер таламуса к коре больших полушарий головного мозга идут прямые, несущие специфические импульсы таламического пути. Эти импульсы заканчиваются в корковых клетках (их немного) и их действие оказывается пространственно ограниченным. Специфические ядра таламуса в зависимости от их функциональной принадлежности делят на переключающие и ассоциативные. Через переключающие ядра происходит передача нервных сигналов от сенсорных волокон к ассоциативным ядрам. Через передние ядра таламуса передается обонятельная и висцеральная рецепция. Например, появление отраженных болей: боли в сердце отдают в левое плечо, под лопатку. Ассоциативные ядра таламуса передают импульсы от переключающих ядер в ассоциативные зоны коры. Таламус выполняет функцию подкоркового болевого центра, где происходит формирование ощущения боли. Неспецифические ядра таламуса могут рассматриваться как таламическая часть ретикулярной формации. Они улучшают процессы внимания.

Функции гипоталамуса. Гипоталамус – это высший подкорковый вегетативный центр, который имеет обширные связи как со всеми отделами центральной нервной системы, так и с железами внутренней секреции (система гипоталамус – гипофиз – надпочечники). Гипоталамус выступает в качестве высшего подкоркового регулятора обмена веществ (пищевая или питьевая потребность) и температуры тела, мочеотделения, функций желез внутренней секреции. Гипоталамус оказывает влияние на сердечную деятельность, пищеварение, осмотическое давление. В гипоталамусе открыты центры формирова-

ния основных влечений или первичных мотиваций (центры голода, жажды, полового влечения).

Лимбическая система мозга совместно с гиппокампом обеспечивает процессы запоминания и долговременной памяти. Особая роль принадлежит лимбической системе в формировании эмоций: она является высшим подкорковым регулятором поведенческих реакций, связанных с удовлетворением первичных потребностей (еда, питье, половые потребности), имеющие отчетливую эмоциональную окраску.

Функции ретикулярной формации. Ретикулярная формация – это особая система нервных клеток с густо переплетенными отростками – нервными волокнами, которые и получили название сети (ретикулума). Ретикулярная формация располагается на всем протяжении продолговатого, среднего и промежуточного мозга, захватывая самые верхние отделы таламуса. В ретикулярной формации формируется поток активирующих влияний на кору полушарий большого мозга. Специфическая функция ретикулярной формации связана с участием ее в осуществлении строго определенных физиологических реакций. Установлено, что в формировании половой, пищевой и др. поведенческих реакций принимают участие различные области ретикулярной формации. Целостные биологические реакции формируются подкорковыми структурами (таламусом и гипоталамусом, лимбической системой мозга, подкорковыми ядрами) в тесном взаимодействии с корой полушарий большого мозга. Восходящие активирующие потоки, проходящие через ретикулярную формацию, являются в этом случае интеграторами специфических влияний подкорковых структур мозга.

### **1.6. Физиологические функции спинного мозга**

Спинной мозг является частью сложной системы регуляции двигательной и вегетативных функций. На уровне спинного мозга реализуются сложные межнейронные взаимодействия, лежащие в основе двигательной координации. Морфологической основой интегративной функции спинного мозга являются многочисленные вставочные нейроны (интернейроны). Через них осуществляется связь чувствительных и двигательных нервных клеток, возвратное торможение, взаимосочетанное взаимодействие между нервными центрами. В нормальных условиях жизнедеятельности спинной мозг осуществляет синтез нервных импульсов, поступающих как с периферических аппаратов, так и от вышележащих отделов центральной нервной системы. Собственно рефлекторная функция спинного мозга сводится к регуляции простейших двигательных актов, центры которых находятся в ядрах спинного мозга. По задним корешкам спинномозговых нервов в спинной мозг поступают афферентные импульсы от кожи, двигательного аппарата, внутренних органов. Эфферентные сигналы направляются к ним по двигательным нервным волокнам. Эта особенность работы спинного мозга была обнаружена в начале XIX в. и по имени первооткрывателей вошла в физиологию спинного мозга как закон Белла-Мажанди.

Спинной мозг функционирует под контролем головного мозга. Через него проходят дуги безусловных (врожденных) рефлексов, осуществляющих возбуждение и торможение при движении.

Проводящие пути белого вещества, соединяющие головной мозг со спинным, являются проводником нервных импульсов. Спинной мозг регулирует работу внутренних органов через периферическую нервную систему. Через спинно-мозговые нервы осуществляется управление произвольными движениями тела.

Спинной мозг участвует в местных безусловных и условно-рефлекторных реакциях на полученное раздражение. В спинном мозге замыкаются первичные дуги афферентных (чувствительные) и эфферентных (двигательные) нервных импульсов. В спинном мозге содержатся волокна, которые участвуют в образовании кортикальных безусловных и условных рефлексов.

Поражения ядер столбов серого вещества или волокон белого вещества спинного мозга нарушает эти процессы, вызывая паралич мышечной системы и потерю различных видов чувствительности.

Простая рефлекторная дуга. Рефлекторная дуга формируется в пределах двигательного пула, а не сегмента спинного мозга. Двигательный пул – это группа нейронов, которые находятся в различных ядрах и сегментах спинного мозга, но эти нейроны объединяются в единое целое по функциональным признакам, т.е. функционально. Например, в иннервации одной поперечно-полосатой мышцы принимают участие многие мотонейроны, разбросанные по нескольким сегментам спинного мозга, но объединенные в функциональную единицу – двигательный пул.

В состав рефлекторной дуги входят как чувствительные, так и двигательные нейроны, что представляет часть цепи обратной связи. Это свидетельствует о том, что сокращение мышцы зависит от силы импульсов, поступающих в двигательные пулы из двигательных ядер спинного мозга, а не только от величины приложенной нагрузки, т.е. силы раздражения.

Особенностью иннервации спинным мозгом отдельных частей тела является корешковая метамерия – морфологическая приуроченность сегментов спинного мозга к частям (метамерам) тела. У человека принцип корешковой метамерной сегментации реализуется с перекрытием. Каждый метамер тела обеспечен тройной перекрывающей иннервацией: от главного ("своего") сегмента спинного мозга и от сегментов, лежащих выше и ниже главного.

## **2. Функции периферической нервной системы**

### **2.1.1. Функции черепно-мозговых нервов**

Двенадцать пар черепно-мозговых нервов обеспечивают связь организма с внешней средой, обеспечивают быстрые реакции на изменения связей организма с внешней средой, обеспечивают ориентировку в пространстве, обеспечивают целенаправленные движения тела, обеспечивают чувствительность, зрение, слух, обоняние, осязание, вкус, мимику лица, речь. Деятельность осуществляется под контролем головного мозга.

### **2.1.2. Функции спино-мозговых нервов**

Спино-мозговые нервы осуществляют движения всех частей тела, конечностей, обуславливают чувствительность кожи. Данные нервы иннервируют скелетные мышцы, вызывая произвольные и непроизвольные движения. Произвольные движения находятся под контролем головного мозга, непроизвольные – под контролем спинного мозга (спино-мозговые рефлексы).

## **2.2. Физиологические функции вегетативной нервной системы**

При деятельности вегетативной нервной системе нервные волокна регулируют работу всех внутренних органов, приспособляя их к потребностям всего организма. При этом независимо от сознания человека электрохимические импульсы распространяются по эфферентным нервным волокнам для иннервации гладкой мускулатуры, желез внутренней и внешней секреции, обеспечивают трофическую иннервацию всех органов и тканей организма.

### **2.2.1. Функции симпатических нервов (системы)**

Симпатические нервы иннервируют внутренние органы тела человека. Послеузловые нервные волокна выходят в составе смешанного нерва от спинного мозга и проходят к внутренним органам человека. Симпатические нервы образуют сплетения – солнечное, легочное, сердечное. Симпатические нервы стимулируют работу сердца, потовых желез, обмен веществ. Следует отметить, что симпатические нервы тормозят деятельность пищеварительного тракта, уменьшают просвет кровеносных сосудов, расслабляют мышцы стенки мочевого пузыря, расширяют зрачки глаз.

### **2.2.2. Функции парасимпатических нервов**

Парасимпатические нервы иннервируют внутренние органы, оказывая на них влияние прямо противоположное действию симпатической нервной системы. Самый крупный

парасимпатический нерв - это блуждающий. Ветви блуждающего нерва находятся во многих внутренних органах человека – в сердце, в кровеносных сосудах, в желудке. В этих органах и системах расположены узлы блуждающего нерва.

### **2.2.3. Интегральная роль центральной нервной системы в регуляции вегетативных функций**

Центры симпатической и парасимпатической иннервации находятся на всех уровнях нервной системы. Между ними наблюдается сложная система взаимосвязи.

В крестцовом отделе спинного мозга расположены парасимпатические центры мочеиспускания, дефекации, эрекции, эякуляции. Разрушение этих центров приводит к половому бессилию, расстройству мочеиспускания и – дефекации.

В верхних поясничных и во всех грудных сегментах спинного мозга расположены ядра симпатических нервов сосудов и потовых желез. В пяти верхних грудных сегментах располагаются симпатические нейроны, иннервирующие сердце и бронхи. Глазодвигательные симпатические нейроны расположены на уровне 7-го шейного и двух верхних грудных позвонков.

В продолговатом и среднем мозге, ретикулярной формации заложены важнейшие центры вегетативной регуляции сердечно-сосудистой системы, дыхания, пищеварения, эндокринной регуляции.

Специфические ядра-центры парасимпатической и симпатической систем расположенные в гипоталамических ядрах осуществляют регуляцию практически всех физиологических функций организма. Основная функция гипоталамуса связана с регуляцией постоянства внутренней среды организма. С гипоталамусом связана также нормальная функция сердечно-сосудистой и дыхательной систем, эндокринного и пищеварительного аппарата. Под регулирующим влиянием гипоталамуса находятся и целостные поведенческие реакции.

Ведущая роль в регуляции вегетативных функций принадлежит таламусу, ядра которого влияют на артериальное давление, тонус сосудов капиллярного русла, на процессы терморегуляции, моторную функцию кишечника, сфинктер мочевого пузыря.

Вегетативные функции находятся под постоянным контролем полушарий головного мозга и его высшего отдела – коры полушарий большого мозга. Аfferентные импульсы с висцерорецепторов поступают в первую и вторую соматосенсорные зоны коры полушарий большого мозга. По нисходящим кортикальным путям от соматосенсорных зон, а также от извилин височной доли эfferентные влияния поступают к подкорковым центрам вегетативной регуляции и через них – к внутренним органам.

## **Тема 5 – 6. Физиологическая характеристика органов чувств**

1. Понятие о сенсорном аппарате организма человека
2. Кожная сенсорная система
3. Зрительная сенсорная система
4. Слуховой и вестибулярный анализаторы

### **1. Понятие о сенсорном аппарате организма человека**

Сенсорная система – это система анализа раздражителей определенной физической или химической природы, завершающаяся их кодированием в нервных структурах. Главным принципом кодирования сенсорной информации является зависимость характера ощущений от того, в какой области ЦНС оканчиваются нервы, возбуждающиеся при действии раздражителя. В высших корковых проекциях сенсорных систем происходит своеобразная расшифровка кода сенсорных сигналов, их интеграция, формирование ощущения.

Органы чувств (*Organo sensuum*) представляют собой периферические концы рецепторов, которые функционально и структурно связаны с центральной нервной системой. Органы чувств, с одной стороны, предохраняют от внешних неадекватных раздражений рецепторные клетки, а с другой - при помощи дополнительных структур (жидкость, полости)

обеспечивают определенные оптимальные условия для нормального функционирования этих анализаторов.

И.П. Павлов убедительно доказал, что благодаря органам чувств устанавливается взаимосвязь организма с внешней средой. Получаемые извне раздражения передаются в центральную нервную систему, где происходит синтез и анализ этих раздражений. За счет импульсов, воспринимаемых органами чувств, у каждого человека создаются определенные ощущения и образы, осуществляется эмоциональная настроенность центральной нервной системы. Все многообразие внешних и внутренних раздражений воспринимается экстерорецепторами, интерорецепторами и проприорецепторами.

К экстерорецепторам относятся образования, воспринимающие общие раздражения (термические, болевые, вибрация, давление, тактильное чувство). Они расположены в коже и слизистых оболочках. Специальные рецепторы (химические, звуковые, световые) находятся в органах чувств. Специальные анализаторы для восприятия для восприятия электромагнитных колебаний, рентгеновских, космических и радиоактивных излучений у человека отсутствуют, однако клетки организма при этих запредельных раздражениях повреждаются.

Интерорецепторы воспринимают раздражения от внутренних органов и сосудов (хеморецепторы). Эти импульсы в норме не субъективно не воспринимаются, но центральная нервная система получает через них постоянную информацию о состоянии внутренних органов.

Проприорецептивные раздражения, поступающие из суставов и внутреннего уха, информируют центральную нервную систему о положении частей тела в пространстве.

Общее строение всех органов чувств принципиально одинаковое. Периферическая часть анализатора служит для восприятия раздражений, промежуточная - для передачи импульсов; в центральной (корковой) части осуществляются анализ и синтез поступившей информации.

## **2. Кожная сенсорная система**

Кожа (cutis) – орган, покрывающий тело человека, повторяющий рельеф мышц и костей. Кожа представляет собой большое рецепторное поле (около 1,6 кв.м), где имеются нервные окончания, воспринимающие общие раздражения (термические, болевые, осязание, давление, вибрация). Через кровеносные капилляры кожи осуществляются регуляция температуры тела и кожное дыхание. Кожа, образуя общий покров тела, защищает организм от проникновения микробов. Барьерная функция кожи действует также в отношении различных жидкостей и газов. В коже имеются потовые, сальные железы и волосы. Кроме того, производными кожи являются ногти и молочные железы.

Физиологические механизмы кожной рецепции можно представить в виде теории специфичности рецепторов и теории паттернов – образов кожной чувствительности.

Теория специфичности рецепторов И. Мюллера исходит из предпосылки, что каждому виду кожной чувствительности соответствует специфический рецепторный аппарат. Согласно представлениям Геда, в коже формируются только два вида чувствительности: эпикрическая (от греческого *epikriscos* – вынесение решения) – высокодифференцированная тактильная и грубая, протопатическая (от греч. *protos* – первый и *rathos* – страдания) – филогенетически более древняя, недифференцированная болевая чувствительность. В пользу этих представлений говорит и наличие двух специфических путей – Геля и Бурдаха, проводящих импульсы тактильной рецепции, и спинно-таламического пути болевой и температурной чувствительности.

Предполагается, что рецепторы тепла и холода одни и те же, но расположены они на разной глубине (холодовые – на глубине 0,10 – 0,15 мм, а тепловые – на глубине 0,3 мм). Не существует строго доказанной связи между структурой кожных рецепторов и их функцией. Усиление тактильного раздражителя приводит к болевому ощущению. Возможно, что рецепторный аппарат осязания и боли – один и тот же.

Теория паттернов (пачек электрических разрядов) исходит из предположения, что образ чувствительности формируется в результате центрального анализа множества сигналов кожной рецепции. В потоке исходящей информации от кожных рецепторов суммируются импульсы разной модальности, т.е. образ чувствительности - результат сложной синтетической функции высших отделов центральной нервной системы.

Эти теоретические предпосылки дают возможность объяснить болевые ощущения как особую форму защиты рецепторного аппарата и организма в целом от действия сверх сильных раздражений. Сильный тепловой или тактильный раздражитель вызывает боль, предохраняя рецептор от повреждения, так как вслед за болью следует защитная реакция. Боль является сигналом неблагополучия в организме. По Вольтеру: боль наш верный страж, она всегда твердит нам громко: будьте осторожны, храните, берегите вашу жизнь.

Специфических рецепторов боли нет. Но, например, любое раздражение роговицы формирует ощущение боли, а мозговая и костная ткани безболезненны. Сердце и другие внутренние органы лишены тактильной чувствительности.

Болевые ощущения возникают в результате образования в нервных окончаниях веществ типа гистамина. В поврежденных тканях образуется также брадикинин, усиливающий болевые ощущения. Накопление гистамина, брадикинина, серотонина, кининов в крови вызывает усиление боли при раздражении кожных рецепторов.

Ноготь (*unguis*) представляет собой твердую выпуклую пластинку, которая имеет корень, тело и свободный край. По своему положению ногти аналогичны надкожице и лежат на ростковом слое эпителия, поэтому они растут со стороны корня. Под ногтевой пластинкой располагается много сосудов и нервов.

Потовые железы (*gll. Suboriferae*) простые, трубчатые, извитые, встречаются во всех участках тела, кроме слизистой оболочки каймы губ и половой щели. В коже наружного слухового прохода имеется разновидность потовых желез – серные железы, выделяющие смазку.

Сальные железы (*gll. sebaceae*) располагаются вокруг корней волос. Протоки сальных желез открываются около влагалищ волосяных луковиц. На голове у каждой волосистой луковицы имеются 2-3 сальные железы. Секрет сальных желез смазывает кожу, волосы придавая им блеск, эластичность и предохраняя их от микробов. В старости, когда наступает атрофия соединительной ткани кожи, сальных и потовых желез, кожа теряет блеск, шелушится и трескается.

Молочные железы (*mammae*) – парное образование, находящееся на передней поверхности грудной клетки содержат секреторный аппарат, выделяющий молоко для вскармливания новорожденных. Молочные железы представляют производное потовых желез кожи. Функция молочных желез находится под контролем гормонов яичника.

В коже выделяют наружный слой – надкожица – эпидермис (*epidermis*), представленный многослойным плоским ороговевающим эпителием, из него образованы волосы, ногти, а внутренний слой состоит из живых делящихся клеток, содержащих меланин. Функция эпидермиса – это защита, не пропускать микробы, вредные вещества, жидкость, твердые частицы, газы. Пигмент меланин придает коже окраску и поглощает ультрафиолетовые лучи, защищая при этом организм от их чрезмерного воздействия. Внутренний слой эпидермиса вырабатывает витамин D.

Внутренний слой кожи - собственно кожа (*derma*) состоит из коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон. Собственно кожа содержит сосочковый и сетевидный слои. В ней находятся волосяные луковицы, сальные и потовые железы, а также гладкие мышцы, пигментные и другие клетки, там же находятся кровеносные капилляры и лимфатические сосуды, рецепторы, воспринимающие тепло, холод, прикосновение, давление. Существенной особенностью является цвет кожи, зависящий от числа пигментных клеток, что служит одним из признаков человеческих рас. У людей всех национальностей пигментация выражена больше в коже сосков молочных желез, наружных половых органов и промежности. Кожа губ, щек, ушей, надколенников и ягодиц красноватого цвета. Кожа в виде футляра охватыва-

ет все части тела человека, она эластична и прочна. За счет эластичности при разрезе соединительно-тканного слоя кожи края раны расходятся. Эластические волокна расположены в определенном положении и направлении. (см. Таблица - рисунок).

Толщина кожи во многом зависит от толщины эпителия и соединительно-тканного слоя и колеблется от 1 до 4 мм. В толстой коже подошвы, ладони, спины хорошо развиты оба слоя, она малоподвижна. В тоже время, кожа лица, шеи, передней поверхности туловища, половых органов и промежности, медиальной конечности конечностей тоньше, кожа легко подвижна, свободно собирается в складки, так как подкожная клетчатка состоит из рыхлой и жировой соединительной ткани. При воспалительных процессах в подкожной клетчатке могут развиваться большие отеки. При внешнем осмотре на коже отмечаются возвышения за счет образованных ее (кожей) соединительно-тканном слоем сосочков, которые складываются в гребешки. Эти гребешки четко выражены в коже ладоней и подошвы, при этом характеризуются индивидуальными и постоянными на протяжении всей жизни рисунками. В борозды между гребешками открываются протоки сальных и потовых желез, поэтому при соприкосновении с гладкими предметами на них остается рисунок гребешков пальцев и ладоней, что используется в судебно-медицинской практике (дактилоскопия). В коже суставов, шеи, лица отмечаются складки, сформированные всеми жировыми слоями. Число этих складок и глубина борозд увеличиваются с возрастом, что связано с разрушением эластических волокон кожи, а также с уменьшением ее тургора. У пожилых людей кожа атрофируется и напоминает пергамент, она малоэластичная и легко собирается в складки, при этом появляются глубокие борозды и морщины. Функция собственно кожи состоит в регуляции теплоотдачи: при расширении капилляров выделяется тепло, при сужении – сохраняется тепло. Через собственно кожу происходит выделение влаги с солями, мочевиной в виде пота. К функциям собственно кожи можно отнести: кожное дыхание, орган осязания, кожное чувство (особенно на кончиках пальцев).

Собственно кожа соединяется с подкожной клетчаткой, состоящей из рыхлой и жировой ткани. Подкожная клетчатка является хорошим резервуаром питательных веществ (жир), а также участвует в терморегуляции и осуществляет функцию защиты организма от механических колебаний и повреждений (смягчение ударов и защита внутренних органов). У детей, женщин и лиц пожилого возраста подкожный жировой слой развит лучше. Толщина его зависит от питания, половых, возрастных, профессиональных и национальных особенностей. Подкожный жировой слой у женщин более выражен на бедрах и в области тазового пояса. У мужчин подкожный жировой слой развит более равномерно. Под кожей всюду, кроме лица, имеется поверхностная фасция, которая на выступающих костных точках (*spina iliaca anterior superior*, *trochanter major acromion* и др.) соединяется с надкостницей, а в *spina scapulae*, области кожи головы, ладоней и подошв – с апоневрозами. Поэтому в таких участках кожа неподвижна, а подкожная жировая клетчатка разделена на ячейки соединительно-тканными пластинками, идущими перпендикулярно от кожи к апоневрозам. Вследствие такой особенности строения подкожной соединительной ткани в волосистой части головы, на подошвах и ладонях гематомы, экссудат при воспалении распространяются в глубину, а не в ширину, как на других участках тела.

В области лица в кожу вплетаются мимические мышцы, которые изменяют ширину глазных, носовых и ротовых щелей, а также образуют складки, что определяет мимику человека. Систематическое сокращение мимических мышц приводит к образованию на лице постоянных складок, рисунок которых особенно четко контурируется у пожилых.

В местах значительного трения в подкожной клетчатке обособляются слизистые сумки, например надколенная, дельтовидная и т.д., представляющие собой приспособительные и защитные образования.

Двигательная сенсорная система. Выполнение движений связано с растягиванием кожи и давлением на отдельные ее участки, поэтому кожные рецепторы оказываются включенными в анализ движений. При этом они оказывают влияние на проприоцептивную чувствительность мышц, которая является физиологической основой управления произвольными движениями.

В регуляции движений большое значение отводится вестибулярной сенсорной системе. Нервные импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата передаются к скелетной мускулатуре по проводящим путям спинного мозга. Импульсы от ядер вестибулярных нервов обеспечивают управление позой, ориентацию тела в пространстве и равновесие. Вестибулярные нервные центры находятся под влиянием ядер мозжечка. Высокая устойчивость вестибулярного аппарата имеет особое значение в условиях невесомости.

При определении пространственных параметров движения проприоцептивные ощущения корректируются зрительной оценкой расстояния или взаимного расположения частей тела.

Физиология обоняния. Первичный анализ запахов осуществляется обонятельными клетками, которые выстилают верхний носовой ход. Для возбуждения обонятельных клеток необходимо, чтобы молекулы пахучего вещества вошли в контакт с чувствительными волоковыми клетками – адсорбировались на них.

### 3. Зрительная сенсорная система

Зрительная сенсорная система представлена вспомогательной частью глаза, оболочкой глаза, оптической и световоспринимающей системами. К вспомогательной системе органа зрения относятся брови, веки, слезный аппарат. Брови – это волосы, растущие от внутреннего к внешнему углу глаза. Основная функция бровей – это отведение пота со лба.

Веки – это кожные складки с ресницами, защищают глаз от световых лучей, пыли. Веки подразделяются на верхнее и нижнее (*pflpebrae superior et inferior*) и ограничивают своими передними и задними краями глазную щель. Подвижность верхнего века больше, чем нижнего. Основу века составляет плотная соединительная ткань, которая покрыта снаружи тонкой кожей. В крае соединительно-тканной основы века помещаются жировые железы, секрет которых смазывает края век и ресницы. Конъюктива покрывает веки глаз и образует конъюнктивальный мешок.

Слезный аппарат. К слезному аппарату относятся слезная железа, слезный каналец, слезный мешок и носослезный проток. Слезная железа выделяет прозрачную жидкость, содержащую воду, фермент лизоцим и незначительное количество белковых веществ, которые через слезный каналец, слезный мешок и носослезный проток поступают в носовую полость. Слезы смачивают, очищают, дезинфицируют глаз.

Глазное яблоко имеет неправильную шаровидную форму. В глазном яблоке помещаются световые рецепторы и органы, способствующие фокусировке световых лучей. В глазном яблоке различают передний полюс, которому соответствует выпуклая часть роговицы, и задний, где выходит зрительный нерв.

В глазном яблоке выделяют фиброзную оболочку, сосудистую оболочку и сетчатую оболочку. Фиброзная оболочка (белочная) представляет собой соединительно тканый слой глазного яблока. Она служит опорой и защитой для других оболочек и частей глаза от механического и химического воздействия, является вместилищем всех частей глазного яблока.

Сосудистая оболочка является средним слоем глазного яблока. Она содержит сплетение кровеносных сосудов и пигментных клеток, служит для обеспечения питания глаза.

Сетчатая оболочка, или сетчатка, самая внутренняя оболочка глаза, состоящая из фоторецепторов – палочек и колбочек. В сетчатке человека находится около 125 млн. палочек и около 6,5 млн. колбочек. Палочки воспринимают форму (зрение при слабом освещении), колбочки воспринимают цвет (цветовое зрение). В желтом пятне имеются только колбочки, а палочки располагаются по периферии сетчатки. Под действием света с длиной вол-

ны 505 нм родопсин палочек и колбочек распадается на ретинен и белок (скотопсин). В результате распада образуется энергия, которая улавливается биполярными клетками сетчатки. Родопсин постоянно ресинтезируется из скотопсина и витамина А.

Зрительный нерв – это нервные клетки коры, от которых начинаются волокна зрительного нерва, они соединены с отростками фоторецепторных нейронов. Зрительный нерв воспринимает возбуждение и передает в зрительную зону коры головного мозга, где происходит анализ возбуждения и формирование зрительных образов.

Оптическая система глаза состоит из роговицы, водянистой влаги, радужной оболочки (радужка), зрачка, хрусталика, стекловидного тела. Роговица – прозрачная передняя часть белочной оболочки – преломляет лучи света.

Водянистая влага – это прозрачная жидкость находящаяся за роговицей – пропускает лучи света.

Радужная оболочка – это передняя часть сосудистой оболочки – содержит пигмент, придающий цвет глазу.

Зрачок – это отверстие в радужной оболочке, окруженное мышцами – регулирует количество света, расширяясь и суживаясь.

Хрусталик – это двояковыпуклая эластичная прозрачная линза, окруженная ресничной мышцей – преломляет и фокусирует лучи света, обладает аккомодацией.

Стекловидное тело – это прозрачное тело в состоянии коллоида – заполняет глазное яблоко, пропускает лучи света.

Глаз воспринимает световые волны, которые представляют электромагнитные колебания, длиной от 400 до 800 нм. В состав аппарата зрительной рецепции входят оптическая система глаза и рецепторная система сетчатки. В оптическую систему глаза относят роговицу, переднюю камеру глаза, хрусталик, заднюю камеру глаза и стекловидное тело. Ясное видение сохраняется при условии полной прозрачности всех лучепреломляющих сред глаза. Преломляющая сила глаза составляет 60-70 диоптрий (диоптрия – это преломляющая сила линзы с фокусным расстоянием 1 м).

В зависимости от длины продольной оси глаза, а также от преломляющей силы оптических сред (в основном хрусталика) изображение видимых предметов может оказаться на сетчатке, впереди сетчатки, или позади сетчатки. При уменьшенной длине продольной оси глаза фокусное расстояние увеличивается. Изображение оказывается за сетчаткой. Для того, чтобы изображение стало резким, человек вынужден удалять от глаз видимый предмет, для этого использует двояковыпуклые линзы. Это состояние называется дальнозоркость или гиперметропия.

При удлиненной продольной оси глаза изображение видимых предметов оказывается перед сетчаткой. Для ясного видения необходимо приблизить рассматриваемый предмет, чтобы сфокусировать изображение на сетчатке. Данное положение называется близорукость или миопия. Близорукость корректируется ношением очков с двояковогнутыми линзами.

В нормальном глазу изображение предметов оказывается уменьшенным и перевернутым вследствие особого устройства оптической системы глаза. Нормальное, а не перевернутое видение предметов происходит благодаря их повторному переворачиванию в корковом отделе зрительного анализатора. Но это второе переворачивание является результатом абстракции, способности человека сопоставлять видимое с действительностью окружающего нас мира. Видимые предметы имеют четкие контуры, так как зрачок пропускает в глаз только центральный пучок лучей. Количество света, пропускаемого зрачком, регулируется круговой и радиальной мышцами радужной оболочки. Эти мышцы иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами. Симпатические нервы под влиянием эмоций боли, страха, гнева вызывают расширение зрачков. При увеличении светового потока, действующего на глаз, отмечается сужение зрачка за счет парасимпатических нервов.

Оптические системы глаза фокусируют изображение в одной точке сетчатки. Но в случае нарушения кривизны роговицы наблюдается астигматизм. При астигматизме отмеча-

ется неточность в определении расстояний между параллельными линиями или концентрическими кругами.

Передача зрительной информации происходит следующим образом: сначала выделяется контур предмета, затем в результате пространственной суммации формируется целостное восприятие предмета. Все эти процессы совершаются в клетках сетчатки. В корковом центре зрительного анализатора происходит кодирование зрительной информации, а также ее декодирование благодаря чему достигается высокая острота зрения, достигается бинокулярное зрение и воспроизводится пространство.

Острота зрения характеризуется способностью различать наименьшее расстояние между двумя точками, что зависит от точности фокусировки изображения на сетчатке. Острота зрения зависит от угла зрения (это угол, образованный между лучами, идущими от двух точек предмета к глазу). Нормальный глаз различает предмет под углом в одну минуту. Наибольшей остроты глаз достигает при ширине зрачка около 3 мм. Острота зрения зависит и от величины рефракции, а также от степени совпадения изображения с центральной ямкой, которая обеспечивает наиболее высокую остроту зрения (центральное зрение).

Бинокулярное зрение позволяет видеть предметы рельефными, а также определять расстояние до видимого предмета. Разно удаленные предметы вызывают неидентичные (диспаратные) изображения на сетчатке левого и правого глаза, что является основой для дальнейшего анализа и восприятия пространственных характеристик видимых предметов.

Глаз обладает исключительно высокой чувствительностью, так несколько квантов света вызывают в нем световое ощущение. Световоспринимающий аппарат глаза обладает высочайшей адаптационной способностью. При слабом освещении чувствительность глаза повышается в десятки тысяч раз. Это связано с ресинтезом родопсина.

Теория цветового зрения была разработана в начале XX в. Юнгом и Гельмгольцем. Согласно этой теории в колбочках содержатся вещества, чувствительные к трем основным цветам светового спектра – красному, зеленому и фиолетовому. Белый цвет оказывает воздействие на все цветовоспринимающие элементы, совместное возбуждение которых и дает ощущение белого цвета.

Дальтонизм – это нарушение цветового зрения : протанопия (красная слепота), дейтеранопия (зеленая слепота), тританопия (фиолетовая слепота).

### **Слуховой и вестибулярный анализаторы**

Орган слуха и равновесия состоит из наружного, среднего и внутреннего уха. Наружное и среднее ухо представляют звукоулавливающий и звукопроводящий аппарат. В состав внутреннего уха входят слуховой аппарат и орган равновесия. Улитковый нерв имеет рецепторы в кортиевоушном органе, воспринимающие звуковые волны с частотой колебания от 20 до 20000 Гц. Рецепторы предверного нерва, располагающиеся в ампулах полукружных каналов, воспринимают изменения ориентации головы и информируют организм о действии силы тяжести и ускорения, а также содействуют зрению, обеспечивая точную фиксацию глазного яблока при смещениях головы.

К наружному уху относятся ушная раковина и наружный слуховой проход. К среднему уху относятся барабанная полость с ее содержимым и слуховая труба. В барабанной полости располагаются слуховые косточки, состоящие из молоточка, наковальни и стремя. Слуховая труба сообщает барабанную полость с полостью носоглотки. Внутреннее ухо состоит из костного и перепончатого лабиринтов, которые образуют преддверие, три полукружных канала и улитку.

Пути прохождения звуковых волн. Звуковые волны, встречая сопротивление упругой барабанной перепонки, вместе с ней колеблют рукоятку молоточка, которая смещает все слуховые косточки. Основание стремечка давит на перилимфу преддверия внутреннего уха и приводит к смещению и давлению на волоски чувствительных клеток, которые находятся в контакте с первым чувствительным нейроном слухового анализатора. Слуховой анализатор осуществляет восприятие звуков, их анализ и синтез.

Ухо человека воспринимает звуковые колебания с частотой от 16 до 24000 Гц. Наибольшей возбудимостью оно обладает в диапазоне 1000 – 4000 Гц. Частоты выше 20000 Гц и ниже 16 Гц относятся к ультра- и инфразвуковым. Почему же человек не слышит звуки с частотой более 20000 Гц? Ведь собака, например, различает звуки с частотой 35000 Гц, а кошка - даже 70000 Гц. Причина этого – в морфологических особенностях органа слуха, а также в возможностях генерации нервных импульсов воспринимающими клетками слухового анализатора. Максимальная частота генерации нервных импульсов на звук у человека не превышает 800 имп/с. Восприятие звуков более высоких часто осуществляется на разных уровнях нервной системы (эффект обострения слуха), за счет высокой избирательности слухового нерва и центральных отделов слуховой системы. Анализ звуковых колебаний заканчивается в височных областях коры. Высшим корковым отделам слухового анализатора принадлежит решающая роль в анализе частоты и направления звука, а также фонемный анализ речевых сигналов. Направление звука определяется благодаря бинауральному слуху.

Вестибуляторная сенсорная система осуществляет функцию восприятия угловых и прямолинейных ускорений, преобразуя механическую энергию в нервные сигналы, координирующие изменения положения головы и тела. В эту систему входят преддверие и три полукружных канала. На костных гребешках расширенных частей полукружных каналов имеются рецепторные волосковые клетки, которые погружены в желеобразную массу – купулу. При вращении тела происходит перемещение волосковых клеток, что и формирует чувствительный нервный импульс. Возбуждение от чувствительных клеток вестибулярного аппарата передается к ядрам вестибулярного нерва.

Раздражение вестибулярных рецепторов вызывает ряд вегетативных и соматических реакций. Наблюдается учащение сердечных сокращений, числа дыхания, усиливается перистальтика кишечника. Возбуждение ядер вестибулярного нерва распространяется на центры рвоты, потоотделения, на ядра глазодвигательных нервов. Это проявляется вегетативными расстройствами: тошнотой, рвотой, усиленным потоотделением. Примером является морская качка.

## **Тема 7. Физиологические функции внутренней системы организма**

1. Понятие о системе крови
2. Плазма и ее состав
3. Физиология форменных элементов крови
4. Свертывание и переливание крови
5. Адаптивные изменения в системе крови при физических нагрузках

### **1. Понятие о системе крови**

В систему крови входят кровь, органы кроветворения и кроверазрушения, а также нейрогуморальный аппарат регуляции. Система крови обеспечивает перенос питательных и физиологически активных веществ, газов и макромолекул белка к органам и тканям организма (транспортная функция), выполняет защитную и терморегулирующую функции. Кровь – важнейший регулятор постоянства внутренней среды организма: через органы выделения она освобождает организм от избытка органических и минеральных веществ, продуктов промежуточного обмена.

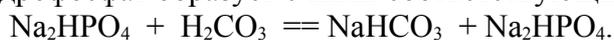
Буферные системы крови. Кровь выполняет буферную функцию в организме, т.е. смягчает агрессивное действие избытка кислых или щелочных продуктов. Эта способность крови зависит от особого физико-химического состава буферных систем, нейтрализующих кислые или щелочные продукты, накапливающиеся в организме. Обычный буферный раствор – это смесь слабой кислоты с ее солью, образованной сильными основаниями. В крови такую буферную систему представляет смесь угольной кислоты с бикарбонатами щелочных металлов – калия и натрия. Кровь имеет слабощелочную реакцию (рН крови колеблется от 7,3 до 7,4). В поддержании буферных свойств крови ведущая роль принадлежит буферной активности гемоглобина и эритроцитов, белков крови и фосфатному буферу. Гемоглобиновый буфер состоит из восстановленного гемоглобина (Hb) и его калиевой соли (KHbO<sub>2</sub>).

В капиллярах тканей оксигемоглобин отдает кислород, превращаясь в слабодиссоциирующую кислоту, связывающую избыток  $\text{CO}_2$ , поступающего в эритроцит. Гемоглобин в тканях способствует нейтрализации кислых продуктов промежуточного обмена. В капиллярах легких кровь обогащается кислородом. Гемоглобин превращается в оксигемоглобин – кислоту более сильную, чем угольная. Оксигемоглобин вытесняет ионы  $\text{K}^+$  из бикарбонатов, образуя  $\text{KnbO}_2$ . Образующаяся при этом угольная кислота, распадается на углекислый газ и воду. Углекислый газ переходит в полость легочных альвеол и удаляется с выдыхаемым воздухом.

Нарушенное ионное равновесие между эритроцитом и плазмой восстанавливается переходом анионов  $\text{HCO}_3^-$  из плазмы в эритроцит. Освобождающиеся при этом ионы  $\text{Na}^+$  связываются с ионами  $\text{Cl}^-$ , которые диффундировали из эритроцита в плазму крови. Способность артериальной крови к нейтрализации кислых продуктов приводит к тому, что ее щелочной резерв падает, а кислотный резерв – увеличивается.

Буферные свойства белков основаны на их афмотерности, в кислой среде белки проявляют слабощелочные свойства и нейтрализуют кислоты, а в щелочной среде они реагируют как слабые кислоты. Белковые фракции крови осуществляют и креаторные связи между клетками и тканями организма. Например, фактор роста нервной ткани переносится к нервным клеткам, стимулируя в них обменные процессы.

Фосфатный буфер крови состоит из смеси гидрофосфата ( $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ ) и дигидрофосфата ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ ). Дигидрофосфат слабо диссоциирует и проявляет кислые свойства. Гидрофосфат обладает выраженными щелочными свойствами. При накоплении в крови избытка кислот гидрофосфат образует с ними соответствующие соли и дигидрофосфат натрия:



При напряженной мышечной работе буферные системы оказываются не в состоянии нейтрализовать накапливающиеся в крови продукты неполного обмена (в частности, молочную кислоту). Реакция крови сдвигается в кислую сторону. Это явление называется метаболическим ацидозом. Последствия ацидоза ликвидируются в восстановительном периоде.

Регуляция системы крови – включает в себя кроветворение, поддержание постоянства объема циркулирующей крови, постоянство ее морфологического состава, постоянство физико-химических свойств плазмы. Изменение массы циркулирующей крови воспринимается рецепторами передних ядер гипоталамуса. Эфферентные влияния гипоталамуса включают механизмы кровообращения и кроверазрушения, механизмы депонирования крови и гемодинамические механизмы перераспределения крови. Наиболее быстрый эффект регуляции вызывает работа сердца, почек, изменение просвета сосудистого русла и скорости кровотока. Механизмы кроверазрушения действуют медленнее. Постоянство состава форменных элементов крови поддерживается благодаря действию краткосрочных и долгосрочных механизмов. Изменение скорости кровотока, количества циркулирующей и депонированной крови приводит к срочным изменениям в количестве форменных элементов. Рецепторы кроветворных органов костного мозга, селезенки и лимфатических узлов воспринимают эти изменения. При длительных изменениях в составе крови (кроветворение и кроверазрушение) происходит включение долгосрочных механизмов регуляции. Например, у жителей гористой местности постоянная гипоксия стимулирует долгосрочные механизмы образования эритроцитов. К долгосрочным и постоянно действующим механизмам относятся и регуляторная роль группы Т- лимфоцитов, которая регулирует количественные соотношения клеток крови, воздействуя на исходный ряд предшественников эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов.

В регуляции кроветворной функции (гемопоза) важная роль принадлежит селезенке. Селезенка регулирует созревание эритроцитов, моноцитов и лимфоцитов. Стимулирующее действие на гемопозз оказывают гормоны гипофиза, надпочечников, мужские половые гормоны (андрогены). Эритропозз усиливается фолиевой кислотой и витамином  $\text{B}_{12}$ . В синтезе гемоглобина участвует витамин  $\text{B}_6$ , а витамин С способствует всасыванию железа в желудке, что ускоряет в итоге синтез гемоглобина.

Постоянство физико-химического состава плазмы крови поддерживается благодаря высокой чувствительности его регуляторов, особенно гипоталамуса, что приводит к включению внешних и внутренних факторов регуляции осмотического давления (это удовлетворение жажды и солевого голода, изменение массы циркулирующей крови, усиление или ослабление выделений, потоотделения).

Постоянное количество сахара в крови поддерживается благодаря импульсации из глюкорецепторов тканей печени, сосудов и других органов. При увеличении количества сахара в крови усиливается образование гликогена и жира из глюкозы, часть сахара выводится с мочой. При недостатке сахара гормональные системы, расторможенные через систему гипоталамус – гипофиз, усиливают образование сахара из гликогена, ускоряют всасывание его в кишечнике, задерживают выделение с мочой.

Подобные механизмы сохранения постоянства состава крови включаются при накоплении в организме избытка продуктов неполного обмена, избытка биологически активных веществ или избытка фармакологических средств.

## 2. Плазма крови и ее состав

Физико-химические свойства плазмы. Кровь состоит из жидкой плазмы и форменных элементов – эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов. После центрифугирования в специальном капилляре – называемым гематокрит – определяем объемное содержание плазмы и форменных элементов. На долю форменных элементов крови приходится 40-50%, а остальной объем занимает плазма крови.

Общее количество крови в организме составляет 6-8% от массы тела, т.е. от 5 до 6 дм<sup>3</sup>. Однако в нормальных условиях жизнедеятельности только половина (50%) крови циркулирует по кровяному руслу. Остальная кровь депонируется в венозных сосудах органов брюшной полости, нижних конечностей, в селезенке, печени. В коже и подкожной жировой клетчатке кровь циркулирует в 10-20 раз медленнее, чем в других органах.

В плазме крови содержится 90-92% воды и 8-10% сухого остатка, состоящего из белков, органических соединений и минеральных солей. Около 40% плазмы составляет небелковый азот, т.е. азот, входящий в состав продуктов гидролитического расщепления белка и продуктов, подлежащих выведению из организма (мочевина, кретин, креатинин, аммиак). В плазме крови содержится от 170 до 200 мг% холестерина, 20-30 мг% молочной кислоты, от 80 до 110 мг% глюкозы.

Ионный состав плазмы представлен ионами натрия (350 мг%), хлора (320-350 мг%), кальция (10-12 мг%), калия (18-20 мг%) и др. Плазма содержит незначительное количество ферментов – амилаз, липаз, оксидаз, принимающих участие в окислительно-восстановительных реакциях.

Наиболее важное значение в жизнедеятельности организма играют белки плазмы – глобулины и альбумины. Методом электрофореза может быть определено как общее содержание альбуминов и глобулинов, так и разновидности глобулинов – альфа-, бета-, гамма-глобулины. Белки плазмы крови выполняют функции регуляторов водного обмена между кровью и тканями. От количества белков зависят вязкость и буферные свойства крови. Они участвуют в синтезе белковых комплексов, выполняющих защитные функции.

Белки играют важную роль в поддержании осмотического давления плазмы, которое составляет 770 кПа. Создаваемая ими часть осмотического давления – онкотическое давление – сравнительно невелико и составляет 3,8 кПа. Вследствие больших размеров молекул белка они не могут проходить через стенку кровеносного сосуда и поэтому удерживают в сосудистом русле воду. Следует отметить, что поддержание нормального осмотического, в частности онкотического давления, является необходимым условием сохранения гомеостаза.

Биологическая роль плазмы – это значение белков. Так глобулины составляют основу защитных свойств крови, потому что из гамма глобулинов синтезируются антитела, которые связываются с чужеродными белками (микробы теряют способность к размножению, а токсины нейтрализуются).

Антитела синтезируются в В-лимфоцитах. Синтез глобулинов происходит в печени и органах ретикуло-эндотелиальной системы. Интерферон действует на внедрившихся в клетку вирусы, разрушая их генетическую структуру (профилактика гриппа). Белок плазмы крови фибриноген является важнейшим фактором свертывания крови, т.е. образования желеобразного белкового сгустка, препятствующего кровопотери.

### **3. Физиология форменных элементов крови**

Роль эритроцитов в переносе газов. Основной физиологической функцией является связывание и перенос кислорода от стенок легочных альвеол к органам и тканям организма. Это осуществляется благодаря особенностям строения эритроцита и гемоглобина.

Эритроцит является высокоспециализированной безъядерной клеткой крови. Ядро исчезает в процессе созревания эритроцита. Мембрана или поверхностная оболочка эритроцита непроницаема для белков коллоидов, но проницаема для кислорода, ионов натрия, хлора, гидроксильных групп угольной кислоты и воды. Эта избирательная проницаемость мембраны и играет важную роль в выполнении дыхательной функции эритроцита. Гидратация связанного эритроцитом углекислого газа приводит к накоплению избытка ионов угольной кислоты и свободному выходу их в плазму крови. Вследствие этого эритроцит поглощает новые порции углекислого газа, тем самым освобождая ткани от его избытка. Высокая проницаемость мембраны эритроцита для анионов хлора приводит к увеличению в плазме свободных катионов натрия, которые образуют с ионами угольной кислоты бикарбонат, являющийся важнейшей составной частью буферной системы крови.

Эритроцит на 90% состоит из гемоглобина и на 10% представлен минеральными солями, глюкозой, протеинами и липидами. В диаметре эритроцит составляет 7,0 – 7,5 мкм, а общая поверхность эритроцитов составляет 3000 квадратных метра при их нормативном содержании. Через эритроциты проходит до 2000 литров воды в сутки.

Функции лейкоцитов и тромбоцитов. Различают зернистые (гранулоциты) и незернистые (агранулоциты). Агранулоциты представлены лимфоцитами и моноцитами. Гранулоциты неодинаково окрашиваются кислыми и основными красителями и поэтому делятся на нейтрофилы, базофилы и эозинофилы.

Нейтрофилы составляют 60-70% всех лейкоцитов. Основная функция нейтрофилов – это защита от микробов и их токсинов, перенос антител.

Базофилы составляют не более 0,5% всех лейкоцитов. Базофилы продуцируют гепарин, входящий в антисвертывающую систему крови, участвуют в синтезе гистамина.

Эозинофилы разрушают токсины белковой природы. Количество их составляет 1-4%. Моноциты превращаются в гигантские фагоциты – макрофаги. Лимфоциты составляют 25 – 30% . Т-лимфоциты задействованы в иммунологической системе крови. В Т-лимфоцитах происходит синтез веществ, которые активизируют фагоцитоз и воспалительные реакции. Защитная функция лейкоцитов реализуется совместно с ретикуло-эндотелиальной системой. Тромбоциты (бляшки Биццоцери) важны для свертывания крови.

### **4. Свертывание и переливание крови.**

Свертывание крови. Процесс свертывания крови условно разбит на три стадии. В первой стадии происходит образование протромбиназы. Вторая стадия это превращение протромбина в тромбин. Третья стадия это образование из фибриногена крови фибрина.

Свертывание крови активируется симпатической нервной системой.

Предупреждение тромбообразования осуществляется антисвертывающей системой (АСС). Гепарин обладает выраженным АС действием.

Переливание крови. В крови имеются склеивающие факторы - агглютинины, от наличия которых и определены группы крови. В 1 группе крови нет агглютининов и поэтому она может быть перелита реципиентам со 2, 3, 4 –ой группой крови. В эритроцитах 4 группы крови имеются агглютиногены, которые склеиваются под влиянием агглютининов всех групп крови. Кровь 4 группы можно перелить только реципиенту с 4 группой крови. В эритроцитах крови 2 группы имеется агглютиноген А, а в плазме содержится агглютинин  $\beta$  . В

эритроцитах крови 3 группы содержится агглютиноген В, а в плазме – агглютинин  $\alpha$ . Кровь 2 и 3 групп можно перелить только реципиентам одноименных групп крови и реципиенту с 4 группой крови.

Важное значение при переливании крови имеет совместимость крови по резус – фактору, который содержится в эритроцитах у 85% людей. В эритроцитах людей, имеющих отрицательный резус – фактор, открыт антирезус-фактор. Наличие резус-фактора в крови учитывается при вступлении в брак. Опасность таит брак резус-положительного отца с резус-отрицательной матерью. Резус-фактор является доминантным по отношению к антирезус-фактору признаком. Зачатие резус-положительного плода у резус-отрицательной матери приводит к накоплению в ее крови антирезусных веществ, которые приводят к гемолизу эритроцитов у будущего ребенка. Однако для нанесения вреда первому ребенку их концентрация оказывается недостаточной. Рождение второго ребенка чревато опасностями. Накапливающиеся в крови матери антирезусные вещества вызывают гемолиз эритроцитов и могут сопровождаться чрезвычайно опасными последствиями для новорожденного.

### **5. Адаптивные изменения в системе крови при физических нагрузках**

При мышечной нагрузке отмечается лейкоцитоз, преимущественно за счет лимфоцитов и нейтрофилов. При напряженной физической работе резко уменьшается число эозинофилов. Систематическая мышечная деятельность мобилизует естественные защитные факторы организма, его иммунологическую устойчивость. При этом образуются защитные комплексы крови – интерферон, пропердин. Мышечная работа ускоряет переход части лимфоцитов в костный мозг, что способствует стимуляции кроветворной функции.

## **Тема 8. Физиология гормональной регуляции функций организма (физиология желез внутренней секреции)**

1. Эндокринная система
2. Система гипоталамус – гипофиз – надпочечники
3. Физиологическая роль гормонов щитовидной и паращитовидных желез
4. Внутрисекреторная функция поджелудочной железы
5. Внутрисекреторная функция половых желез
6. Функции эпифиза
7. Роль эндокринной системы в адаптации к физическим нагрузкам
8. Регуляция эндокринной функции организма

### **1. Эндокринная система**

Железы внутренней секреции или эндокринные железы вырабатывают биологически активные вещества – гормоны. Морфологической особенностью этих желез является отсутствие специализированных выводных протоков. Гормоны эндокринной системы выделяются прямо в кровь, лимфу или спинномозговую жидкость. В систему желез внутренней секреции помимо специализированных желез входят неспецифические органы – стенки желудочно-кишечного тракта, нервная система. В желудке и 12-пестной кишке синтезируются гормоны - регуляторы функций желудка, поджелудочной железы и печени (гастрин, бомбезин, мотилин, энтерогастрон, секретин, панкреозимин). В печени синтезируется соматомедин, стимулирующий соматотропный гормон (соматотропин). Простагландины, образующиеся практически во всех тканях организма, являются посредниками в передаче гормональных влияний на процессы внутриклеточного обмена. Тканевые гормоны-регуляторы клеточного роста кейлоны – обладают способностью блокировать синтез ДНК и тем самым подавлять деление клеток.

По биологическому составу гормоны могут быть разделены на три группы: стероидные, белково-пептидные и производные аминокислот. Выраженной видовой специфичностью обладают только гормоны белково-пептидной группы – гормоны гипофиза.

Характерной особенностью гормональной регуляции физиологических функций является высокая чувствительность тканей-мишеней к определенным гормонам. Она обеспечи-

вается рецепторами клеточных мембран, обладающих избирательной чувствительностью. Поэтому, несмотря на то, что в кровь выбрасываются и доставляются клеткам десятки разных гормонов, избирательная чувствительность гормональных рецепторов клетки делает ее восприимчивой только к строго определенным гормонам.

## **2. Система гипоталамус – гипофиз – надпочечники**

В данной системе гипоталамус выполняет роль высшего подкоркового эндокринного регулятора, вырабатывая как усиливающие, так и угнетающие функцию гипофиза нейропептиды (либерины и статины). Гипофиз связан с гипоталамусом сетью кровеносных сосудов, по которым поступают сигналы от гипоталамуса.

В гипофизе вырабатывается гормон роста – соматотропин и группа тропных гормонов, обеспечивающих пусковое влияние на надпочечник, половые железы, щитовидную железу. При гиперфункции гипофиза рост людей превышает 2 м. Например, император Рима Максимилиан имел рост 2,5 м, а крестьянин Махнов – 2,85 м, а самый высокий человек в мире - имел рост 3,2 м. Это гигантизм, который сопровождается акромегалией – разрастанием костей лица, рук, стопы. При гипофункции гипофиза происходит задержка роста, люди могут иметь рост от нескольких десятков сантиметров до 1 м. В Египте жила карлица ростом 38 см.

Гипофиз выделяет группу гонадотропных гормонов (фолликулостимулирующий, пролактин), стимулирующих секреторную функцию половых желез. Гипофиз выделяет тиротропный гормон тиротропин, который увеличивает продукцию гормонов щитовидной железы; выделяет адренокортикотропный гормон (АКТГ), который усиливает синтез гормонов в коре надпочечников; выделяет вазопрессин (или антидиуретический гормон АДГ), который усиливает реабсорбцию воды в почках; выделяет окситацин, усиливающий родовую деятельность; выделяет меланофорный (пигментостимулирующий) гормон интермедин, усиливающий пигментообразующую функцию кожи.

Физиология надпочечников. Атрофия надпочечников приводит к адиссоновой или бронзовой болезни, когда отмечается нарушение обменных процессов, а кожа лица и открытых частей тела приобретает цвет старой бронзы. Надпочечники играют роль важнейшего регулятора сложных взаимоотношений организма и среды в стрессовых ситуациях.

Надпочечники состоят из коркового и мозгового слоев. В корковом слое надпочечников образуются гормоны глюкокортикоиды (кортизон, кортикостерон, дегидрокортикостерон) которые регулируют углеводный обмен. Корковые стероидные гормоны стимулируют физическую работоспособность, снижают утомляемость скелетных мышц. Кортизон обладает высокой противовоспалительной активностью.

Гормоны минералокортикоиды регулируют водный и минеральный обмен. Альдостерон увеличивает реабсорбцию натрия и выведение калия с мочой. Предшественником гормонов надпочечников является холестерин, который находится в крови.

Гормоны мозгового слоя надпочечников (адреналин и норадреналин) оказывают выраженное стимулирующее влияние на мышечную работоспособность за счет усиления углеводного обмена и усиления работы сердечно-сосудистой и дыхательных систем.

## **3. Физиологическая роль гормонов щитовидной и паращитовидных желез**

Щитовидная железа является важнейшим регулятором белкового обмена. Ее гормоны увеличивают активность протеолитических ферментов, регулируют рост и развитие организма. Щитовидная железа синтезирует тиреоглобулин, из которого образуются два гормона тироксин и трийодтиронин, в состав которых входит йод. Щитовидная железа продуцирует гормон тиреокальцитонин – который регулирует кальциевый обмен, и является хранителем кальция в костной ткани.

При недостаточности функции щитовидной железы у взрослых людей развивается микседема (слизистый отек), вследствие нарушения белкового обмена (обмен уменьшается

на 30-40%), а у детей кретинизм. При недостаточности йода в питьевой воде развивается эндемический зоб.

При гиперфункции щитовидной железы развивается тиреотоксикоз, его разновидностью является базедова болезнь.

Паращитовидные железы, расположенные на щитовидной железе контролируют кальциевый обмен в организма.

#### **4. Внутрисекреторная функция поджелудочной железы**

Гормонами поджелудочной железы являются инсулин, глюкагон, липокаин. Инсулин увеличивает способность клеточных мембран пропускать углеводы. Содержание свободного сахара в крови при этом уменьшается, происходит его депонирование в виде гликогена или использование в окислительных энергетических процессах клеточного метаболизма. Инсулин повышает активность окислительных ферментов – глюкокиназ.

Глюкагон оказывает влияние на депонированный гликоген, количество сахара в крови при этом увеличивается (гипергликемия).

Липокаин участвует в регуляции фосфолипидного обмена. Он предупреждает ожирение печени, ускоряет окисление жирных кислот в печени, стимулирует образование лецитина.

При гипофункции поджелудочной железы развивается сахарный диабет. При этом сахар практически не усваивается клетками организма, развивается гипергликемия с последующим выведением сахара из организма. Недостаток сахара приводит к судорогам, потере сознания и смерти.

Введение избыточного количества инсулина увеличивает проницаемость клеточных мембран для сахара, что приводит к уменьшению сахара в крови и развитию инсулинового шока.

#### **5. Внутрисекреторная функция половых желез**

Преждевременное половое созревание тормозится вилочковой (зобной) железой. Вилочковая железа функционирует как эндокринная до наступления периода половой зрелости. У половозрелого человека вилочковая железа продуцирует Т-лимфоциты. К мужским половым гормонам андрогенам относятся тестостерон, андростендиол. Тестостерон регулирует сперматогенез, развитие вторичных половых признаков, оказывает влияние на уровень белкового и углеводного обмена, в частности, уменьшает синтез гликогена в печени. К женским половым гормонам эстрагенам относят эстрол, эстриол, эстрадиол, которые выступают регуляторами овариально-менструального цикла.

#### **6. Функции эпифиза**

Внутрисекреторная функция эпифиза связана с регуляцией темпов полового созревания. Гомон эпифиза мелатонин тормозит развитие половых желез у детей. Разрушение эпифиза приводит к преждевременному половому созреванию. Предшественник мелатонина – серотонин, обнаруженный в небольшом количестве в эпифизе, быстрее синтезируется в светлое время суток.

#### **7. Роль эндокринной системы в адаптации к физическим нагрузкам**

Роль гормональной системы в формировании общего адаптационного синдрома Г.Селье – это комплекс неспецифических реакций организма на действие раздражителя. ОАС протекает в несколько фаз или стадий. Первая стадия общего адаптационного синдрома – стадия тревоги. Для стадии тревоги характерно нарушение функций организма, декомпенсация в работе органов и систем. На этой стадии адаптации повышается секреция адреналина, мобилизуются углеводные и жировые ресурсы организма. Одновременно происходит снижение функциональных резервов защитных систем организма, в основном, со стороны крови и ретикулоэндотелиальной системы. При этом отмечается угнетение внутри секреторной функции щитовидной и половых желез. В стадии тревоги в тимусе и селезенке наблюдается уменьшение ДНК и РНК – нуклеиновых кислот, ответственных за биосинтетические процессы. При нарушении функции тимуса отмечается снижение количества лимфоцитов в

крови. Понижаются функции щитовидной и половых желез, что сопровождается ухудшением анаболических процессов. Повышенная секреция кортикоидных гормонов может привести к образованию язв на стенках желудка и двенадцатиперстной кишки.

С биологической точки зрения стадия тревоги может рассматриваться как опережающее отражение агрессивного влияния факторов внешней среды. Организм пытается предупредить их повреждающее действие до того, как оно станет необратимым по своим последствиям. При этом неизбежны и побочные реакции со стороны организма (язвы слизистой стенки желудка и 12-ти перстной кишки) за счет усиленной секреции гормонов.

Во второй стадии – стадии резистентности наблюдается устойчивое состояние в условиях воздействия неблагоприятных факторов внешней среды, т.е. восстановление нарушенного равновесия. Таким образом создаются все условия для сохранения гомеостаза. Во второй стадии отмечается усиленный синтез белка в тканях и органах, что приводит к нормализации веса тела. В этой стадии усиливается секреция гормонов коркового слоя надпочечников, где происходит накопление большого количества их предшественников (холестерина, липоидов). При этом действие факторов, вызвавших стадию тревоги, уменьшается, становится мягким, более физиологичным. Повышение устойчивости организма приводят к биохимическим изменениям, могут появляться новые ферменты. Например, в процессе адаптации к малым концентрациям ядовитых веществ (металлов ртути и свинца) появляются ферменты – активаторы их дезинтоксикации – металлопротеины, которые способны связывать высокотоксичные металлы. Однако, при нарастании силы воздействия повреждающего фактора происходит срыв адаптации, что приводит к третьей стадии – стадии истощения. В этой стадии происходит сбой работы системы гипоталамус – гипофиз – надпочечники – половые железы, а также изменяется работы поджелудочной и щитовидной желез.

### **8. Регуляция эндокринной функции организма**

Высшим подкорковым регулятором эндокринной функции является гипоталамус. Железы внутренней секреции имеют обширную эфферентную вегетативную иннервацию. Аффферентная импульсация из эндокринных желез поступает в центры вегетативной регуляции гипоталамуса. Эндокринные влияния изменяются рефлексивно: импульсы с проприорецепторов, болевое раздражение, эмоциональные факторы, психические и физические напряжения влияют на секрецию гормонов. Эти влияния реализуются через симпатическую и парасимпатическую нервную систему.

Все железы внутренней секреции включены в систему нервно-гуморальной регуляции. Например, регуляция внутри секреторной функции гипофиза. Передняя доля гипофиза находится как под контролем симпатической нервной системы, так и под влиянием релизинг-факторов гипоталамуса.

Под влиянием нейросекретов гипоталамуса (либеринов) передняя доля гипофиза усиливает секрецию гонадо-, кортико-, тирео-, соматотропных и других гормонов. В гипоталамусе вырабатываются и вещества, тормозящие биосинтез гормонов гипофиза (статины). Гипоталамус обладает высокой чувствительностью к уровню гормонов в крови. Увеличение их содержания в крови тормозит выделение либеринов и стимулирует образование статинов.

Регуляция функций поджелудочной, щитовидной, половых желез имеет принципиально единую схему нейрогуморального управления, осуществляемого по системному принципу. Однако, в механизмах влияния гормонов на внутриклеточные процессы обмена можно выделить три типа взаимодействия. 1. Группа стероидных и тиреоидных гормонов свободно проходят через клеточную мембрану. Гормоны вступают в контакт с белками рецепторами ядра клетки и запускают синтез белков ферментов. 2. Часть гормонов (инсулин, соматомедин) увеличивает проницаемость клеточной мембраны для питательных и биологически активных веществ, ограничивая этим свое регулярное воздействие на внутриклеточные процессы. 3. Группа гормонов (катехоломины, пептидные гормоны) взаимодействуют с рецепторными белками мембраны. В результате этого изменяются свойства наружной клеточной мембраны, а также свойства ферментов, находящихся внутри клетки. В первую очередь это

относится к аденилатциклазе – ферменту, активизирующему синтез циклического аденозинмонофосфата (ц-АМФ).

Аденилатциклаза выступает в качестве первичного передаточного звена, через которое открывается доступ гормона к ферментам клетки. Циклическая АМФ активизирует фермент протеинкиназу, которая катализирует присоединение фосфата к внутриклеточным белкам-ферментам. То есть это конечное звено в цепи передатчиков влияний гормонов на обменные процессы в клетке.

Специфичность действия гормонов на клеточный метаболизм связывается с особой ролью простагландинов. На каждую клетку организма одновременно действуют несколько гормонов. Простагландины выступают своеобразными регуляторами в выборе гормона, необходимого клетке. Простагландины могут подавлять действие аденилатциклазы по отношению к гормону, в котором клетка не нуждается.

Если в крови накапливается избыточное количество гормонов, простагландины пропускают к аденилатциклазе только те гормоны, действие которых вызывает положительный адаптивный эффект. Например, при реакциях напряжения (стресса) происходит мобилизация гликогена печени вследствие повышенной потребности тканей к глюкозе. Избирательность действия гормона адреналина, мобилизующего этот процесс, обеспечивается простагландинами.

Адреналин, попадая в печень, соединяется со своим рецептором на мембранах печеночных клеток. В ответ на это активизируется синтез циклической АМФ. Она действует на клеточные киназы. Конечная цепочка активированных киназой ферментативных процессов в клетке завершается образованием глюкозы из гликогена. Глюкоза поступает в кровь и разносится к клеткам. Энергетические возможности организма повышаются за счет освободившейся глюкозы.

Биологическое значение передачи гормональных воздействий заключается в ступенчато нарастающем эффекте воздействия небольших доз гормонов через посредников, имеющих в достаточном количестве во всех клетках организма.

## **Тема 9. Физиологические методы исследования функциональных систем организма человека**

1. Двигательная система
2. Сердечно-сосудистая система
3. Дыхательная система
4. Сенсорные системы
5. Психофизиологические методы

### **1. Двигательная система**

Для оценки состояния двигательной системы с учетом изложенных выше соображений, наиболее часто применяются следующие методики.

Мышечная сила определяется с помощью динамометра. Существуют стандартные динамометры – кистевые и стантовые. Они могут применяться для других мышц путем несложной модификации. Показатель мышечной силы выражается в килограммах.

Мышечная выносливость оценивается как максимальное время (в секундах) удержания усилия, равного 0,5 или 0,75 мышечной силы. Для этих целей используется либо стандартный динамометр, переделанный таким образом, что при прекращении сдавливания его стрелка возвращается к нулю, либо предложенный В.В. Розенблатом манометрический динамометр.

Для тестирования свойства сенсомоторной системы оценивать положение частей тела за счет собственных механизмов (без зрительного контроля) используется методика определения точности воспроизведения положения. Суть методики заключается в следующем. Испытуемый под зрительным контролем фиксирует руку в определенной позиции и закрывает глаза. Исследователь меняет положение руки испытуемого и просит его вернуть конеч-

ность в исходное (нулевое) положение. Величина ошибки может выражаться либо в размерных, либо в безразмерных единицах. Динамика ошибок в процессе работы укажет на состояние мышечно-суставного чувства.

Координация движений – важный и точный показатель состояния двигательной системы. Для его оценки используются самые разнообразные приборы, в том числе лабораторного изготовления. На кафедре физиологии человека и животных Ростовского университета подобный прибор изготовлен и используется для учебных и исследовательских целей. Данный прибор позволяет оценивать способность испытуемого осуществлять координированные движения двумя руками под зрительным контролем. Испытуемый с максимальной скоростью проходит определенный маршрут на рабочей поверхности прибора. Выходы из «коридора» маршрута фиксируются электронным устройством. В случае ошибки в движении по маршруту подаются световой и звуковой сигналы. При прохождении всего маршрута фиксируется количество ошибок и время прохождения. Оба эти показателя могут оцениваться как отдельно, так и интегрировано (например, отношение количества ошибок ко времени).

Тремор относится к интегративным показателям состояния двигательной системы и отражает процессы координации в основных звеньях управления моторикой. В неврологии выделяется несколько разновидностей тремора, проявление которого связано с патологическими изменениями в тех или иных структурах центральной нервной системы. Однако известно, что тремор может возникать и у здоровых людей под влиянием чрезмерной или длительной физической нагрузки. Широко применяется показатель тремора пальцев, вытянутой руки испытуемого в позе стоя с закрытыми глазами. При этом оценивается его выраженность (амплитуда) и частота. Технически эта методика может быть реализована с использованием сейсмодатчика, соединенного с усилителем и регистрирующим прибором. Другой вариант оценки тремора использован в целом ряде приборов, в том числе изготавливаемой в НИИ нейрокибернетики Ростовского университета исследовательской системе «СКИФ». Здесь величина тремора определяется по способности фиксировать кистью шуп прибора в отверстиях разного диаметра в задаваемый интервал времени (15-100 с). Как видим, в этом варианте оценивается уровень координации значительной части мышц всей верхней конечности. Показателем тремора является количество касаний шупом краев отверстий разного диаметра.

Для выявления особенностей циклических движений конечностей и туловища в физиологии труда и спорта применяется разработанный еще в прошлом веке и с успехом применяющийся в настоящее время метод хроноциклографии. Суть метода заключается в фотографировании на неподвижный кадр перемещения исследуемого объекта. Для этого на конечностях и на теле испытуемого укрепляются электролампочки, питаемые от носимого источника. Таким образом, на фотокадре мы получаем траекторию движения источника света, соответствующую траектории движения кисти, предплечья, частей туловища и т.д. Метод хроноциклографии, наряду с другими применяющимися в биомеханике, позволяет объективно оценивать динамику формирования двигательного стереотипа (при обучении), его стабильность и нарушения, связанные, например, с утомлением.

Методика электромиографии применяется в практической физиологии редко, вследствие ее сложности и трудности реализации в условиях производственной среды и спортивной практике.

## **2. Сердечно-сосудистая система**

Наиболее часто для оценки состояния сердечно-сосудистой системы используются показатели артериального давления (АД), пульса (ЧСС) и электрокардиограммы (ЭКГ). Измерение АД с помощью тонометра позволяет определить базовые величины систолического (САД) и диастолического (ДАД) давления. Эти показатели могут анализироваться отдельно. Так, известно, что величина САД зависит от ударного объема сердца (УОК) и общего периферического сопротивления сосудов. Диастолическое давление отражает в основном состояние тонуса артериальных сосудов, т.е. их сопротивление току крови. Таким образом, уровень разницы между САД и ДАД указывает на состояние нагнетательной функции сердца, в

частности на уровень систолического выброса (ударный объем сердца). Часто используемым расчетным параметром гемодинамики является величина среднего артериального давления (СрАД). Этот показатель можно определить по формулам, предложенным разными авторами.

1. По вецнеру и Богеру/1936, 1937/:

$$\text{СрАД}=0,427 \times \text{ПД} + \text{ДАД} \quad (1)$$

Где ПД (пульсовое давление)=САД-ДАД

2. По Симоньи с соавт./Брин В.Б., Зонис Б.Я., 1984/

$$\text{СрАД}=\text{ДАД}+0,400 \times \text{ПД} \quad (2)$$

В практике иногда применяется показатель среднего динамического давления (АДср), характеризующий динамическую энергию движения крови:

$$\text{АДср}=\text{ДАД}+(\text{САД}-\text{ДАД}/3) \quad (3)$$

Частота сердечных сокращений (пульс) – показатель работы сердца, которым пользовались еще в древности. Техника его определения весьма проста и требует минимальных затрат времени. Однако, несмотря на весьма высокую диагностическую ценность показателя пульса, следует указать, что оценка только средней частоты сердечного ритма сегодня уже не вполне удовлетворяет исследователей. Гораздо больше информации о состоянии сердца можно получить, исследуя временную структуру пульса. Для этих целей применяются самые разные пульсометры, позволяющие регистрировать в реальном времени каждое сокращение сердца. Таким образом, исследователь получает возможность оценивать не только средний текущий пульс, но и спектральные и другие характеристики этого динамического ряда. Для этих целей может применяться весь набор статистических показателей. Кроме пульсометров, динамику ЧСС можно оценивать и по ЭКГ, где в качестве исходного параметра берется длительность R-R интервала. В практической физиологии труда и спорта, особенно в последнее время, все чаще используется регистрация электрических показателей работы сердца. Это связано с внедрением радиоэлектрокардиографов, позволяющих регистрировать ЭКГ дистанционным путем. Кроме того, во многих лабораториях разработаны устройства длительной регистрации ЭКГ на базе кассетных минимагнитофонов со встроенными усилителями биосигналов. Удобство этого метода заключается не только в возможности регистрировать ЭКГ непосредственно на рабочем месте в разные периоды рабочего цикла, но и в том, что записанная информация может быть непосредственно введена в ЭВМ для анализа.

В последние годы получены многочисленные результаты, касающиеся изменения временных и амплитудных характеристик PQRST – цикла ЭКГ при физической и нефизической работе. Таким образом, метод ЭКГ прочно вошел в арсенал методов физиологии человека при спортивной и трудовой деятельности.

Ряд интегральных показателей деятельности сердечно-сосудистой системы в настоящее время используется для оценки регуляторных влияний на системы кровообращения. Наиболее известные из них:

1. Вегетативный индекс Кердо (ВИ)

$$\text{ВИ}=(1-\text{ДАД}/\text{ЧСС}) \times 100 \quad (4)$$

При равновесии симпато-парасимпатических влияний на сердечно-сосудистую систему индекс Кердо равен нулю. Сдвиг в сторону положительных значений означает превалирование симпатического, а в сторону отрицательных – парасимпатического тонуса.

2. Индекс напряжения по Р. Баевскому (ИНБ).

$$\text{ИНБ}=\text{АМо}/2\text{МО}-\Delta\text{х} \quad (5)$$

Где – АМо – амплитуда моды в гистограмме распределения R-интервалов;

Мо – мода распределения;

Δх – разброс значений R-R интервалов.

Динамика ИНБ характеризует напряжение центральных регуляторных систем и дает представление о балансе нервного и гуморального факторов, обеспечивающих адаптивное поведение сердечно-сосудистой системы.

### 3. Дыхательная система

Для оценки состояния дыхательной системы используются показатели легочной вентиляции (спирометрия) и показатель насыщенности крови кислородом (оксигеметрия).

Спирографы, приборы для измерения дыхательных объемов, бывают двух видов: открытыми, где дыхательный объем сообщается с атмосферой, и закрытыми, имеющими сообщение только с дыхательными путями. Простейшим открытым спирографом является водяной. Он широко распространен, прост в устройстве и эксплуатации. В последнее время получили распространение сухие портативные спирометры, в том числе и оснащенные анализаторами газов, что позволяет использовать их для определения газообмена.

В спирометрах закрытого типа кроме дыхательных объемов и показателей легочной вентиляции предусмотрено определение скорости потребления кислорода.

С помощью спирометров и спирографов определяют первичные дыхательные объемы: 1 – дыхательный объем (ДО); 2 – (РОВ<sub>вд</sub>), Кроме того, расчетным путем (исходя из данных антропометрии) определяется остаточный объем (ОО), т.е. объем воздуха, остающегося в дыхательных путях после максимального выдоха.

Расчетным путем определяется общая емкость легких, как сумма ДО, РОВ<sub>вд</sub>, РОВ<sub>выд</sub> и ОО. Чаще используется показатель жизненной емкости легких (ЖЕЛ):

$$\text{ЖЕЛ} = \text{ДО} + \text{РОВ}_{\text{вд}} + \text{РОВ}_{\text{выд}} \quad (6)$$

Реже используются такие расчетные показатели, как емкость вдоха (сумма ДО и РОВ<sub>вд</sub>) и функциональная остаточная емкость (сумма РОВ<sub>выд</sub> и ОО).

Определение частоты дыхания осуществляется либо визуально (по количеству дыхательных движений), либо по записи на спирографе. В последнем случае оказывается возможным оценить равномерность дыхания и соотношение фаз вдоха и выдоха.

Показатели легочной вентиляции служит минутный объем дыхания (МОД) – количество воздуха, проходящего через легкие в течение одной минуты:

$$\text{МОД} = \text{ДО} * f \quad (7)$$

где  $f$  – количество дыхательных движений в минуту.

При эксплуатации спирографов закрытого типа, где предусмотрен учет потребляемого кислорода, возможно определение и такого показателя эффективности легочной вентиляции, как вентиляционный эквивалент кислорода (ВЭО<sub>2</sub>):

$$\text{ВЭО}_2 = \text{МОД} / \text{ПО}_2 \quad (8)$$

где  $\text{ПО}_2$  – скорость потребления кислорода.

Весьма перспективными являются методы безмасочной регистрации. Одним из примеров такого подхода является опыт эксплуатации разработанного на кафедре физиологии Тверского университета безмасочного пневмографа /Миняев В.И. с соавт., 1993/. Принцип действия этого устройства заключается в регистрации экскурсий периметра грудной клетки и живота. Преобразованные сигналы поступают на ЭВМ, включенную в состав исследовательского комплекса. Система калибруется по стандартному спирографу. Специально разработанная программа для ЭВМ позволяет получать сведения о более чем 20 временных, объемных и выше, а так же оценивать удельный вклад в дыхательный объем и объем вентиляции грудного и абдоминального компонентов.

Интегральным показателем состояния дыхательной и кислорододоставляющей систем является степень насыщения крови кислородом. В используемых для этих целей оксигеметрах, учитывается оптическая плотность крови (Калакутский, 1999). Известно, что чем более насыщена кровь кислородом, тем она светлее. Существуют пальцевые и ушные оксиметры. Испытуемому на мочку уха укрепляется клипса, с одной стороны которой находится миниатюрная лампочка, дающая устойчивый поток света, а с другой – фотоэлемент. Проходящий через мочку уха световой поток ослабляется в разной степени в зависимости от оптической плотности крови. Прибор градуирован в единицах  $\text{HbO}_2$ , что позволяет проводить сравнительный анализ насыщения крови кислородом в разные периоды и фазы рабочего цикла.

#### 4. Сенсорные системы

Функциональное состояние отдельных сенсорных систем используется в физиологии труда и спорта в тех случаях, когда налицо их чрезмерная нагрузка. Кроме того. Некоторые параметры сенсорных систем могут отражать состояние центральной нервной системы, и в этом случае они изучаются безотносительно к оценке какой-либо сенсорной функции. В соответствии с той ролью, которую играет зрение во взаимодействии человека и окружающей среды, наиболее часто исследуется функциональное состояние зрительной сенсорной системы.

Острота центрального зрения это способность глаза воспринимать две близко расположенные точки как отдельные. В качестве показателя нормального зрения принята величина, равная одной минуте углового расстояния. Описано много методик определения остроты зрения и все они основаны на принципе различения объектов, размер которых градуирован в угловых градусах. У нас в стране наиболее распространены буквенные таблицы или таблицы с кольцами, имеющими разрыв в определенной позиции (кольца Ландольта). Таблицы могут предъявляться испытуемому либо с расстояния 5 м, либо с другого расстояния (как правило, 30-35 см). В первом варианте абсолютные размеры символов больше, во втором меньше, но их размерность в градусах одинакова.

Границы поля зрения определяются с помощью периметров различных модификаций, как для белого, так и для монохроматических цветов. Используя периметр, следует помнить о том, что размер, освещенность, контрастность, скорость движения объекта в поле зрения должны быть постоянны во всех пробах. В противном случае, результаты могут быть искажены, поскольку указанные факторы могут частично изменять поле зрения.

Дифференциальный порог световой чувствительности определяется, как способность различать минимальную разницу в освещенности двух близко расположенных одинаковых объектов. Динамика этого показателя дает возможность диагностировать степень утомления зрительной системы, особенно в условиях работы, связанной со значительным зрительным напряжением (наборщики в типографии, сборщики мелких деталей и т.п.),

Лабильность зрительной системы определяется путем оценки критической частоты слияния мельканий (КЧСМ). Суть методики в том, что испытуемый фиксирует взгляд на светящейся точке, частота мельканий которой возрастает. При некоторой частоте мелькания перестают ощущаться, и испытуемый видит непрерывное свечение. Фиксация этого момента осуществляется испытуемым путем нажатия на соответствующую кнопку прибора. Имеется много разновидностей приборов для определения КЧСМ. В каждом из них яркость светящейся точки различна, а значит, и показатели КЧСМ могут различаться. Известно, что чем выше интенсивность светового раздражителя, тем показатель КЧСМ выше. Поэтому очень важно на всех этапах исследования сохранять постоянной яркость светящейся точки. Методика КЧСМ может быть реализована с помощью уже упомянутого прибора СКИФ.

Оценка функционального состояния слуховой сенсорной системы проводится по показателям абсолютного и дифференциального порогов и критической частоты слияния звуковых сигналов (КЧЗС) 1000-герцовой частоты. Это наиболее распространенные пробы. В отдельных случаях пороги исследуются и на других частотах в пределах слухового поля. Как правило, детальное исследование слуховых порогов для разных частот проводится для профессий, которые связаны с повышенным и разнообразным по спектру шумом производственной среды, когда велик риск развития профессиональной тугоухости. Общепринятая методика определения порога слышимости достаточно проста и легко реализуется на рабочем месте. Испытуемому через наушники (отдельно для правого и левого уха) подаются чистые тоны, начиная от подпороговой интенсивности. О моменте возникновения слуховых ощущений испытуемый сигнализирует либо словесно – «слышу», либо путем выполнения заранее обусловленной двигательной реакции (например, нажатие на кнопку). Для формирования звуковых раздражителей часто используются стандартные приборы – генераторы звуковых сигналов. Специализированным прибором для аудиометрии является автоматический самопишущий аудиометр Бекеша. Здесь испытуемый сам устанавливает свой слуховой порог, реагируя кнопкой прибора на возникновение или исчезновение слуховых ощущений.

Определение порога различения проводится также с помощью звукогенератора для разных частот. Как правило, используются два поддиапазона частот: низкие (100-300 Гц) и высокие (6000-8000 Гц). В данном случае определяют, при какой разнице в высоте двух звуковых сигналов испытуемый слышит их раздельно.

Определение КЧЗС проводится по той же схеме, что и для световых сигналов.

Следует отметить, что показатели динамики КЧСМ и КЧЗС в процессе работы могут характеризовать не только состояние соответствующих сенсорных систем, но служить критериями состояния центральной нервной системы в целом.

Исследование других анализаторных систем проводится лишь в отдельных случаях, когда производственная среда предъявляет повышенные требования к ним. Например, у работников, занятых в производстве с высоким уровнем вибрации, оценивается динамика кожной чувствительности (тактильной с помощью экстензиометров, тепловой и холодной с помощью термоэкстензиометров). Для представителей профессий и видов спорта, связанных с перемещением тела в пространстве разработаны методики оценки состояния вестибулярного аппарата.

## **5. Психофизиологические методы**

В последнее время все шире стали применяться психофизиологические методы оценки состояния и работоспособности человека. Эти методы возникли на стыке физиологии и психологии и в равной мере используются и физиологами и психологами. С помощью именно психофизиологических тестов оказывается возможным, в условиях производственной среды, исследовать восприятие, память, внимание, лабильность нервных процессов, помехоустойчивость, мышление. В физиологии спорта исследование указанных показателей проводится не только для оценки влияния спортивной нагрузки на человека, но и в целях профессиональной ориентации, профотбора и обучения.

Определение времени сенсомоторных реакций на световые и звуковые сигналы (ВР) позволяет оценивать динамику скорости нервных процессов, их переключения, уровень зрительно-моторной координации, общий уровень работоспособности и активности ЦНС, способность к прогнозированию. Суть методики заключается в возможно быстрых двигательных ответах испытуемого на световой или звуковой сигналы. Имеется много вариантов исследования сенсомоторных реакций. Наиболее распространенный из них – простая зрительно- (или слухо-) моторная реакция. На пульте испытуемого расположен экран, при засвечивании которого испытуемый должен как можно быстрее нажать на кнопку ответа. Время, прошедшее от момента засвечивания экрана до нажатия на кнопку, и есть время простой зрительно-моторной реакции. Если речь идет о слухо-моторной реакции, то звуковой сигнал подается либо через динамик, либо через наушники. Реальное время сенсомоторных реакций зависит от многих факторов как личностного, так и динамического характера. Так, известно, что люди, относящиеся к разным типам высшей нервной деятельности, априори отличаются скоростью реагирования, причем в основе этих отличий лежат именно свойства ЦНС, а не периферических приборов сенсорных и двигательных систем. Время реакции изменяется в зависимости от функционального состояния, и это позволило методу изучения сенсомоторных реакций прочно войти в арсенал физиологов и психологов труда и спорта. Кроме простой реакции, широко используется метод оценки сложной (или с выбором) зрительно-моторной реакции. В этом случае на экране перед испытуемым могут появляться различные световые сигналы, на один из них он должен реагировать, на другие – нет. В другом варианте испытуемый должен реагировать нажатием на кнопку при одном сочетании нескольких сигналов и не реагировать на другое сочетание. Естественно, что время ответа на сложный сенсорный сигнал значительно больше, чем на простой. Если время простой зрительно-моторной реакции колеблется от 180 до 210 мс, то при сложном сигнале время реакции удлиняется до 300-350 мс и больше. Задача испытуемого может быть усложнена и в части двигательных ответов. Например, испытуемый должен на одно сенсорное поле реагировать левой кнопкой, а на другое – правой. Несколько методик изучения сенсомоторных реакций реализованы в уже упоминавшемся приборе «СКИФ».

Методы оценки динамики характеристик внимания (устойчивость, концентрация, распределение и переключение внимания, объем внимания) реализуются в двух основных вариантах – тестовом или блоковом и аппаратурном. Имеется несколько широко распространенных тестов, позволяющих без особых материальных и временных затрат достаточно детально описывать поведение указанных параметров внимания. Таблица Анфимова представляет собой бланк, на котором напечатаны буквы русского алфавита (40 знаков в одной строке, всего 40 строк). Последовательность букв в ней такова, что полностью исключается наличие во всей таблице сколько-нибудь грамматически связанного текста. Задача испытуемого – в течение заданного промежутка времени, отслеживая буквы от строчки к строчке, вычеркивать обусловленные заранее отдельные буквы или их сочетания. Общее количество просмотренных букв и ошибочных зачеркиваний укажет на состояние таких параметров внимания, как объем и концентрация. Таблица с кольцами Ландольдта – это бланк с напечатанными на нем построчно кольцами, имеющими разрыв в определенной позиции. Принято располагать разрыв в кольце по образцу циферблата часов (1 час, 3 часа, 5 часов и т.д.). Задачей испытуемого, также как и в предыдущем тексте, является выявление колец с определенным разрывом. Путем несложных подсчетов оказывается возможным характеризовать текущее состояние параметров внимания. Тестовая таблица для оценки распределения и переключения внимания представляет собой поле, состоящее из 49 квадратов, внутри которых изображены в беспорядке цифры красного (от 1 до 25) и черного (от 1 до 24) цветов. Испытуемый должен назвать и показать цифры по очереди – одну с начала, другую с конца ряда числе, указывая при этом их цвет. Например, красная – 1, черная – 24, красная – 2, черная – 23 и т.д. Оценивается скорость поиска и точность ответов. Уровень избирательности внимания и помехоустойчивость может определяться с помощью следующей методики. Испытуемый получает бланк со сплошным буквенным текстом, среди которого имеются слова. Задача испытуемого – как можно быстрее, считывая текст, подчеркнуть эти слова. Например, во фрагменте текста БСОЛНЦЕВТРГ-ЦОЦЭРАЙОНЗГ имеется два слова – «солнце» и «район». Именно их и должен найти и подчеркнуть испытуемый. Время работы со всем текстом (522 буквы) – 2 минуты. Оценивается количество выделенных слов и ошибки (пропуски). Следует отметить, что все вышеописанные тесты могут быть реализованы аппаратурно, в частности, на дисплее ЭВМ, в условиях лабораторного эксперимента. В практической же физиологии удобнее пользоваться заранее изготовленными бланками.

Сконструированные и описанные многими авторами электромеханические и электронные аттенциометры (attention (англ.) – внимание) предполагают автоматизированный учет следящих и управляющих действий испытуемого, решающего самые разнообразные частные задачи на внимание. Практически во всех этих вариантах приборов предполагается сложная моторная деятельность, т.е. с их использованием решаются задачи не только оценки параметров внимания, но и координации движений, их быстродействия и точности.

Из известных форм памяти – кратковременная (непосредственная и оперативная) и долговременная, в физиологии труда чаще всего изучается оперативная и непосредственная. Изучение долговременной памяти проводится для целей профориентации, профотбора и обучения.

Для оценки оперативной памяти используется следующая методика. Испытуемый получает заранее подготовленный бланк и прослушивает следующую инструкцию: «Сейчас я буду зачитывать числа – 10 рядов по 5 чисел в каждом. Ваша задача – запомнить эти 5 чисел в том порядке, в каком они зачитаны, а затем в уме сложить первое число со вторым, второе с третьим, третье с четвертым, четвертое с пятым и полученные четыре суммы записать в соответствующей стороне бланка. Например. Вам предъявляется следующий ряд цифр: 3, 1, 5, 2, 7. Складываем две первых, получаем 4, далее 6, 7, и 9. Именно эти суммы Вы и вписываете в правую сторону таблицы. Интервал между зачитанием каждого ряда – 15 секунд. Вся процедура занимает 4-5 минут».

Для оценки объема и точности кратковременной памяти используется методика «Память на числа». Задача испытуемого заключается в том, чтобы запомнить и воспроизвести

как можно больше двухзначных чисел, демонстрируемых в течение 20 секунд в виде таблицы. Объем памяти оценивается по количеству правильно воспроизведенных чисел.

## Тема 10. Функции зрительного анализатора

1. Аккомодация
  2. Зрачковый рефлекс
  3. Рецепторный аппарат зрительного анализатора
  4. Роль движения глаз для зрения
  5. Роговично-сетчатый потенциал и электроретинограмма (ЭРГ)
  6. Нейрофизиология и психофизика восприятия света и темноты
  7. Обработка сигналов в центральных отделах зрительной системы.
- Центральные зрительные пути

### 1. Аккомодация

Для ясного видения предмета необходимо, чтобы лучи от его точек попадали на поверхность сетчатки, т.е. были здесь сфокусированы (рис. 3.3). Когда человек смотрит на далекие предметы, их изображение сфокусировано на сетчатке, и они видны неясно, их изображение на сетчатке расплывчато, так как лучи от них собираются за сетчаткой. Видеть одновременно одинаково ясно предметы, удаленные от глаза на разное расстояние, невозможно. В этом легко убедиться: переводя взгляд с близкого на далекие предметы, вы перестаете его ясно видеть.

Приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов называется аккомодацией (аккомодацию глаза не следует смешивать с аккомодацией возбудимой ткани). При аккомодации происходит изменение кривизны хрусталика и, следовательно, его преломляющей способности. При рассматривании близких предметов хрусталик делается более выпуклым (рис. 3.4), благодаря чему лучи, расходящиеся от светящейся точки, сходятся на сетчатке.

Механизм аккомодации сводится к сокращению ресничных мышц, которые изменяют выпуклость хрусталика. Хрусталик заключен в тонкую прозрачную капсулу, переходящую по краям в волокна цинновой связки, прикрепленной к ресничному телу. Эти волокна всегда натянуты и растягивают капсулу, сжимающую и уплощающую хрусталик. В ресничном теле находятся гладкомышечные волокна. При их сокращении тяга цинновых связок ослабляется, а значит, уменьшается давление на хрусталик, который вследствие своей эластичности принимает более выпуклую форму. Таким образом, ресничные мышцы являются аккомодационными мышцами. Они иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва. Введение в глаз атропина вызывает нарушение передачи возбуждения к этой мышце и, следовательно, ограничивает аккомодацию глаз при рассмотрении близких предметов. Наоборот, парасимпатомиметические вещества — пилокарпин и эзерин — вызывают сокращение этой мышцы.

Если ближайшая точка ясного видения находится на расстоянии 10 см от глаза человека, то линза с фокусным расстоянием в 10 см, т.е. в 10 D, превратит лучи, идущие от ближайшей ясно видимой точки, в параллельные. Следовательно, при помощи линзы устранится необходимость в аккомодации. Поэтому можно заменить максимальное аккомодационное усилие человека, поместив у него перед глазом линзу силой в 10 D, отсюда следует, что максимальная сила аккомодации равна 10 D.

Близорукость. Если продольная ось глаза слишком длинная, то главный фокус будет находиться не на сетчатке, а перед ней, в стекловидном теле. В этом случае параллельные лучи сходятся в одну точку не на сетчатке, а где-то ближе нее, а на сетчатке вместо точки возникает круг светорассеяния. Такой глаз называется близоруким — миопическим. У близорукого дальняя точка ясного видения находится не в бесконечности, а на конечном (и довольно близком) расстоянии. Чтобы ясно видеть вдаль, близорукий должен поместить перед

глазами вогнутые стекла, которые уменьшают преломляющую силу хрусталика и тем самым отодвинут сфокусированное изображение на сетчатку.

Дальнозоркость. Противоположностью близорукости является дальнозоркость — гиперметропия. В дальнозорком глазу продольная ось глаза короткая, и поэтому параллельные лучи, идущие от далеких предметов, собираются сзади сетчатки, а на ней получается неясное, расплывчатое изображение предмета. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован путем аккомодационного усилия, т.е. увеличения выпуклости хрусталика. Поэтому дальнозоркий человек напрягает аккомодационную мышцу, смотря не только вблизи, но и вдаль.

У дальнозорких людей ближайшая точка ясного видения отстоит от глаза дальше, чем у лиц с нормальным зрением. Поэтому аккомодационные усилия при рассматривании близких предметов являются недостаточными. В результате для чтения дальнозоркие люди должны надевать двояковыпуклые очки, усиливающие преломление лучей.

Астигматизм. К аномалиям рефракции следует отнести также астигматизм, т.е. неодинаковое преломление лучей в разных направлениях (например, по горизонтальному и вертикальному меридиану). Все люди в небольшой степени являются астигматиками, поэтому астигматизм следует отнести к несовершенству строения глаза как оптического инструмента. Астигматизм обусловлен тем, что роговая оболочка не является строго сферической поверхностью: в различных направлениях она имеет различный радиус кривизны. При сильных степенях астигматизма эта поверхность приближается к цилиндрической, что дает искаженное изображение на сетчатке. Исправляется астигматизм помещением перед глазами специальных цилиндрических стекол. Если, например, роговая оболочка преломляет слабее в вертикальном направлении, то стекло должно преломлять в этом направлении сильнее.

## 2. Зрачковый рефлекс

Зрачком называется отверстие в центре радужной оболочки, через которое лучи света проходят внутрь глаза. Зрачок способствует четкости изображения предметов на сетчатке, пропуская только центральные лучи и устраняя так называемую сферическую аберрацию.

Мускулатура радужной оболочки способна изменять величину зрачка и тем самым регулировать поток света, попадающий в глаз. Оптимальным в условиях дневного зрения является диаметр зрачка 2,4 мм ( $2,4 \cdot 10^{-3}$  м). На ярком свете зрачок уменьшается в диаметре до 1,8 мм ( $1,8 \cdot 10^{-3}$  м). В темноте зрачок расширяется (до 7,5 мм, т.е.  $7,5 \cdot 10^{-3}$  м в диаметре), что приводит к ухудшению качества изображения на сетчатке, но увеличивает световую чувствительность зрительной системы. Связь между интенсивностью освещения и диаметром зрачка логарифмическая. Реакция зрачка на изменение освещенности носит адаптивный характер, так как несколько (хотя и в небольшом диапазоне) стабилизирует уровень освещения сетчатки. Если прикрыть глаз от света, то зрачок расширяется, если открыть его, то зрачок быстро суживается. Это сужение происходит рефлекторно («зрачковый рефлекс»).

В радужной оболочке имеется два вида мышечных волокон, окружающих зрачок: одни — кольцевые (*m. sphincter iridis*), иннервируемые парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, другие — радиальные (*m. dilatator iridis*), иннервируемые симпатическими нервами. Сокращение первых вызывает сужение зрачка, сокращение вторых — его расширение. Соответственно этому ацетилхолин и эзерин вызывают сужение, а адреналин — расширение зрачка. При эмоциях, сопровождающихся возбуждением симпатической системы (страх, ярость), а также во время боли зрачки расширяются. Поэтому расширение зрачка — важный симптом ряда патологических состояний (например, болевого шока, гипоксии), что является признаком опасного для жизни состояния.

Сужение зрачка наступает при рассматривании близко находящихся предметов, когда происходит аккомодация и сведение зрительных осей обоих глаз (конвергенция). Зрачки обоих глаз у здоровых людей бывают расширены или сужены одинаково. При освещении одного глаза зрачок другого тоже суживается, такая реакция называется содружественной.

В некоторых случаях размеры зрачков обоих глаз различны (анизокория). Это может происходить вследствие поражения симпатического нерва на одной стороне, что влечет за

собой сужение зрачка (миоз) и одновременно сужение глазной щели (симптом Горнера). Расширение зрачка (мидриаз) одного глаза может быть вызвано параличом n. oculomotorius или раздражением n. sympathicus.

### 3. Рецепторный аппарат зрительного анализатора.

Сетчатка представляет собой внутреннюю оболочку глаза, имеющую сложную многослойную структуру (рис. 3.6). Здесь расположены два вида различных по своему функциональному значению фоторецепторов — палочки и колбочки и несколько видов нервных клеток с их многочисленными отростками.

Под влиянием световых лучей в фоторецепторах происходят фотохимические реакции, состоящие в изменении светочувствительных зрительных пигментов. Это вызывает возбуждение фоторецепторов и затем синаптическое возбуждение связанных с палочками и колбочками нервных клеток. Последние образуют собственно нервный аппарат глаза, который передает зрительную информацию в центры головного мозга и участвует в ее анализе и переработке. Таким образом, сетчатка является как бы частью мозга, вынесенной на периферию.

Электрические явления в сетчатке и зрительном нерве

Фотохимические изменения в рецепторах представляют собой начальное звено в цепи трансформации световой энергии в нервное возбуждение. Вслед за ними в рецепторах, а затем в нейронах сетчатки генерируются электрические потенциалы, отражающие параметры действующего света.

Электроретинограмма. Суммарный электрический ответ сетчатки глаза на свет носит название электроретинограммы и может быть зарегистрирован от целого глаза или же непосредственно от сетчатки. Для записи электроретинограммы один электрод помещают на поверхности роговой оболочки, а другой прикладывают к коже лица вблизи глаза или мочке уха.

На электроретинограмме большинства животных, регистрируемой при освещении глаза в течение 1—2 с, различают несколько характерных волн (рис. 3.8). Первая волна а представляет собой небольшое по амплитуде электроотрицательное колебание. Оно переходит в быстро нарастающую и медленно убывающую электроположительную волну b, имеющую значительно большую амплитуду. После волны b нередко наблюдается медленная электроположительная волна с. В момент прекращения светового раздражения появляется еще одна электроположительная волна d. Электроретинограмма человека имеет аналогичную форму с тем лишь отличием, что на ней между волнами а и b отмечается кратковременная волна х.

Волна а отражает возбуждение внутренних сегментов фоторецепторов (поздний рецепторный потенциал) и горизонтальных клеток. Волна b возникает в результате активации глиальных (мюллеровских) клеток сетчатки ионами калия, выделяющимися при возбуждении биполярных и амакриновых нейронов; волна с — клеток пигментного эпителия, а волна d — горизонтальных клеток.

Амплитуда всех волн электроретинограммы увеличивается пропорционально логарифму силы света и времени, в течение которого глаз находился в темноте. Только волна d (реакция на выключение) тем больше, чем длительнее действовал свет.

Электроретинограмма хорошо отражает также такие свойства светового раздражителя, как его цвет, размер и длительность действия. Поскольку на ней в интегральном виде отражена активность практически всех клеточных элементов сетчатки (кроме ганглиозных клеток), этот показатель широко используется в клинике глазных болезней для диагностики и контроля лечения при различных заболеваниях сетчатки.

Электрическая активность путей и центров зрительного анализатора. Возбуждение ганглиозных клеток сетчатки приводит к тому, что по их аксонам — волокнам зрительного нерва — в мозг устремляются электрические сигналы. В пределах же самой сетчатки передача информации о действии света происходит безымпульсным путем (распространением и трансинаптической передачей градуальных потенциалов). Ганглиозная клетка сетчатки —

это первый нейрон «классического» типа в прямой цепи передачи информации от фоторецепторов к мозгу.

Различают три основных типа ганглиозных клеток: отвечающие на включение света (on-реакция), его выключение (off-реакция) и на то и другое (on-off-реакция) (рис. 3.9). Отведение импульсов от одиночного волокна зрительного нерва микроэлектродом при точечном световом раздражении разных участков сетчатки позволило исследовать рецептивные поля ганглиозных клеток, т.е. ту часть поля рецепторов, на стимуляцию которой нейрон отвечает импульсным разрядом. Оказалось, что в центре сетчатки рецептивные поля маленькие, а на периферии сетчатки они значительно больше по диаметру. Форма их круглая, причем построены эти поля в большей части случаев концентрически: возбуждательный центр и тормозная периферическая кольцевая зона, или наоборот. Центр рецептивного поля обладает максимальной световой чувствительностью, а на краях его чувствительность снижается. При увеличении размера светового пятнышка, вспыхивающего в пределах центра рецептивного поля, величина ответа ганглиозной клетки увеличивается (пространственная суммация). Возбуждение двумя стимулами близко расположенных ганглиозных клеток приводит к их взаимному торможению: ответы каждой клетки делаются меньше, чем при одиночном раздражении. В основе этого эффекта, обеспечиваемого амакриновыми клетками сетчатки, лежит горизонтальное или боковое торможение. Рецептивные поля соседних ганглиозных клеток частично перекрываются, так что одни и те же рецепторы могут вносить вклад в генерацию ответов нескольких нейронов. Благодаря круглой форме рецептивные поля ганглиозных клеток сетчатки производят так называемое точечное описание сетчаточного изображения: оно отображается очень тонкой мозаикой, состоящей из точек — возбужденных нейронов.

Такой же характер имеет и картина возбуждения в нейронных слоях подкоркового зрительного центра — наружного коленчатого тела, куда приходят волокна из сетчатки. Рецептивные поля этих нейронов также круглые, но меньшего размера, чем в сетчатке. Фазический характер их ответов также выражен больше, чем в сетчатке. На уровне наружного коленчатого тела происходит взаимодействие афферентных сигналов, идущих из сетчатки, с эфферентными сигналами из коры, а также из слуховой и других сенсорных систем, опосредованными нейронами ретикулярной формации. Эти взаимодействия происходят в сложных синаптических структурах наружного коленчатого тела, куда, помимо перечисленных волокон, подходят также отростки клеток, осуществляющих торможение. Все эти взаимодействия обеспечивают дополнительную обработку зрительной информации — выделение в ней наиболее существенных компонентов и процессы избирательного зрительного внимания. Считается также, что в наружном коленчатом теле происходит важное для глубинного стереоскопического зрения послойное разделение сигналов, приходящих из правой и левой сетчаток.

Для оценки характера и направленности процессов переработки зрительных сигналов на разных уровнях анализатора используют регистрацию суммарных вызванных потенциалов, которые у животных можно одновременно исследовать во всех отделах системы, а у человека — в зрительной коре большого мозга (рис. 3.10). Сравнение вызванных ответов в сетчатке глаза на электроретинограмме и в коре позволяет во многих случаях провести точный дифференциальный диагноз и установить локализацию патологического процесса в зрительной системе человека.

Разряды нейронов наружного коленчатого тела по их аксонам поступают в затылочную часть коры головного мозга, где расположена первичная проекционная область зрения. Здесь у приматов и человека происходит значительно более специализированная и сложная, чем в сетчатке и наружном коленчатом теле, переработка информации. Нейроны зрительной коры большого мозга имеют не круглые, а вытянутые (по горизонтали, вертикали или в одном из косых направлений) рецептивные поля небольшого размера. Благодаря этому они оказались способными осуществлять так называемые детекторные функции: выделять из всего изображения лишь отдельные его фрагменты той или иной ориентации и расположения и избирательно на них реагировать. Кроме того, разные клетки зрительной коры раз-

личаются по тонкости анализа изображений; одни из них, имеющие простые рецептивные поля, реагируют лишь на строго локальные и маленькие линии, другие (со сложными рецептивными полями) отвечают на такие изображения в большей, чем простые нейроны, части поля зрения.

В каждом небольшом участке зрительной коры по ее глубине сконцентрированы нейроны с одинаковой ориентацией и локализацией рецептивных полей в поле зрения. Они образуют колонку нейронов, проходящую вертикально через все слои коры. Колонка — пример функционального объединения корковых нейронов, осуществляющих сходную взаимодополняющую функцию.

#### **4. Роль движения глаз для зрения**

При рассматривании любых предметов важную роль играют движения глаз. Движения глаза осуществляются при помощи 6 мышц, прикрепленных к глазному яблоку несколько впереди от его экватора. Это 2 косые и 4 прямые мышцы — наружная, внутренняя, верхняя и нижняя (рис. 3.11). Из них только наружная мышца поворачивает глаз прямо наружу, а внутренняя — прямо внутрь. Верхняя же и нижняя прямые мышцы поворачивают глаз не только вверх или вниз, но и немного внутрь, поэтому, чтобы повернуть глаз прямо вверх или вниз, к сокращению прямых мышц должно присоединиться сокращение косых мышц.

Движение глаз совершается одновременно и содружественно. Рассматривая более близкие предметы, необходимо сводить, а рассматривая более далекие предметы, — разводить зрительные оси. Сведение осей при рассматривании близких предметов, осуществляемое напряжением обеих внутренних прямых мышц, называется конвергенцией. Разведение зрительных осей при помощи наружных прямых мышц называется дивергенцией.

Важная роль движений глаза в процессе зрения прежде всего определяется тем, что для непрерывного получения зрительной информации необходимо движение изображения по сетчатке. Как показали электрофизиологические исследования, импульсы в зрительном нерве возникают лишь в момент включения и выключения светового изображения. При непрерывном воздействии света на зрительные рецепторы импульсация в соответствующих волокнах зрительного нерва быстро прекращается, и зрительное ощущение при неподвижных глазах и объектах исчезает. Если на роговице глаза укрепить маленькую присоску с источником светового раздражения, смещающимся вместе с глазом при его движении, так, чтобы раздражение действовало все время на одни и те же элементы сетчатки, то в этом случае человек будет видеть свет только в течение 1 – 2 с после его включения.

С помощью этого метода обнаружено, что глаз при рассматривании любого предмета производит не ощущаемые человеком непрерывные скачки. Вследствие этого изображение на сетчатке непрерывно смещается с одной точки на другую, раздражая тем самым новые фоторецепторы и вызывая вновь импульсацию в ганглиозных клетках и отходящих от них нервных волокнах. Продолжительность каждого отдельного скачка равна сотым долям секунды, а размер его не превышает  $20^\circ$ . Скорость скачка колеблется от  $200^\circ$  до  $400^\circ$  в секунду. Длительность интервалов между отдельными скачками, т.е. продолжительность фиксации взора на рассматриваемом предмете или светящейся точке, составляет в среднем 0,2 – 0,5 с, но может быть и больше. Чем сложнее объект, который рассматривает глаз, тем сложнее кривая его движения. Глаз человека как бы ощупывает контуры изображения, задерживаясь и возвращаясь к тем участкам, которые по тем или иным причинам привлекают особое внимание. Таким образом, человек получает более подробную информацию о деталях изображения.

Кроме скачков, глаз непрерывно мелко дрожит и дрейфует (медленно смещается с точки фиксации взора). Эти движения также играют роль в дезадаптации зрительных нейронов.

#### **5. Роговично-сетчатый потенциал и электроретинограмма (ЭРГ)**

С помощью макроэлектродов от всего глаза можно отводить два функционально различных типа электрических потенциалов: постоянный – между роговицей и более отрицательной сетчаткой – и электроретинограмму (ЭРГ). Первый обусловлен главным образом

разностью потенциалов между склеральной стороной клеток пигментного эпителия и внутренними сегментами фоторецепторов. Другими словами, он отражает суммарный электрический ток, проходящий через плазматические мембраны пигментных клеток и фоторецепторов, поэтому меняется в зависимости от уровня адаптации сетчатки.

ЭРГ – это колебания отводимого от всего глаза напряжения, вызываемые увеличением или уменьшением количества падающего на сетчатку света. ЭРГ включает несколько «волн»: a, b, c и d (рис. 3.18). Волна a возникает, по-видимому, за счет суммации рецепторных потенциалов; более медленная b-волна отражает изменения главным образом мембранных потенциалов биполярных и глиальных (мюллеровых) клеток, c-волна – мембранных потенциалов клеток пигментного эпителия при «включении света» (on – эффект), а d-волна – мембранных потенциалов фоторецепторов и биполярных клеток при «выключении света» (off – эффект). Если длительность светового стимула превышает 0,3 с, c-волна появляется еще в ходе его действия и off – эффект накладывается на нее. При коротких световых вспышках b и d-волны совпадают.

ЭРГ обрабатываемого узора регистрируется при рассматривании узора, светлые и темные участки которого периодически меняют яркость на противоположную (например, при обращении цвета светлых и темных шахматных полей на телеэкране). Средняя яркость такого стимула неизменна, поэтому ЭРГ в данном случае генерируется в основном ганглиозными клетками сетчатки, т.е. нейронными элементами, особенно сильно реагирующими на изменения контраста и контрастные границы. Если ганглиозные клетки дегенерируют, ЭРГ обрабатываемого узора исчезает. Такой симптом в медицине обычно связан со слепотой или с резким ухудшением остроты зрения.

### **6. Нейрофизиология и психофизика восприятия света и темноты**

Когда в ясный день на солнце набегают облака, мы замечаем уменьшение освещенности, к которому вскоре адаптируемся. Даже при стократном изменении силы света воспринимаемые относительные светлота и цвета окружающих объектов изменяются весьма незначительно. В условиях фотопического зрения восприятие контраста и цвета сравнительно независимо от средней освещенности. Другими словами, вид предмета определяется отражательной способностью его поверхностей, а не абсолютным количеством отраженного от них света. Данный механизм важен для понимания удивительной неизменности видимого нами мира.

Если при постоянном уровне адаптации освещается определенная область сетчатки, наблюдается приблизительно логарифмическая зависимость между воспринимаемой субъективной светлотой светового пятна и его измеренной яркостью (уравнения (1) и (2)). С помощью микроэлектродных записей показано, что такой же зависимостью описывается частота импульсации нейронов с on-центрами (рис. 3.16, B). У нейронов с off-центрами она также приблизительно соответствует логарифмической функции предшествующего снижения стимуляции при «выключении света». В целом отмечается линейная зависимость между субъективной светлотой и средней частотой импульсации нейронов on-системы и между субъективной темнотой и средней частотой импульсации нейронов off-системы. Зная это простое правило корреляции нейронной активности и восприятия, можно объяснить целый ряд элементарных зрительных феноменов.

#### **Нейрофизиологическая основа одновременного контраста**

Рассмотрим первый пример корреляции между зрительным восприятием и возбуждением on- и off-нейронов. Серое пятно на белом фоне кажется темнее, чем на черном (рис. 3.20). Вдоль границы между темным и светлым наблюдаются полосы Маха (пограничный контраст): ближайшая к ней светлая часть кажется светлее, а ближайшая темная — темнее, чем более удаленные от границы. Исходя из функциональной организации РП ганглиозных клеток сетчатки, можно предложить следующее объяснение этого простого примера одновременного контраста (рис. 3.21). Одновременный контраст — важный механизм, обеспечивающий частичную функциональную компенсацию описанных физиологических недостатков диоптрического аппарата и в результате повышающий остроту зрения.

Снижение остроты зрения — не единственное отрицательное последствие неадекватного освещения читаемой книги или рабочего места. Из-за кажущейся нерезкости изображения рефлекторно включаются механизмы аккомодации, которые, разумеется, оказываются в данном случае неэффективными. Когда система аккомодации непрерывно напряжена, легко может возникнуть головная боль. Поэтому важно обеспечить надлежащее освещение рабочего места и избегать при этом источников света с неустойчивой яркостью.

Световая и темновая адаптация, послеобразы, влияние сверхъярких стимулов

Когда средняя освещенность изменяется, чувствительность зрительной системы приспособляется к новым условиям. Когда человек выходит из ярко освещенной комнаты на темную улицу, в первый момент он не способен различать окружающие предметы, однако через некоторое время становятся видимыми по крайней мере их очертания.

Во время темповой адаптации абсолютная чувствительность зрительной системы медленно возрастает, однако острота зрения всегда становится значительно хуже, чем при дневном свете. Определить временной ход такой адаптации можно, периодически измеряя пороговые значения силы света. Низкая скорость адаптации хорошо согласуется с постепенным снижением освещенности среды при наступлении сумерек. В ходе темновой адаптации палочковая система становится намного чувствительнее колбочковой. После долгого пребывания в полной темноте (более 45 мин) абсолютный порог зрительной чувствительности достигает уровня 1—4 фотонов в секунду на фоторецептор. В скотопических условиях слабые световые стимулы лучше различаются не центральной ямкой, а окружающей ее частью сетчатки. Поэтому тусклые звезды видны только тогда, когда их изображения проецируются на эту область; если смотреть прямо на них, они «исчезают».

У животных, хорошо приспособленных к ночному образу жизни, чувствительность адаптированной к темноте сетчатки усиливается в 5—20 раз за счет слоя отражающих клеток (*tapetum lucidum*), расположенного между пигментным эпителием и сосудистой оболочкой склеры. Этот слой отражает фотоны, проходящие мимо рецепторов, и возвращает их к последним. Его пигмент желтовато-зеленый, поэтому глаза кошек и собак «светятся» именно таким цветом.

Процесс, обратный описанному, называется световой адаптацией; он протекает значительно быстрее. Когда адаптированный к темноте человек входит в ярко освещенную комнату, его зрительная система приспособляется к новым условиям освещения за несколько секунд. Если разница в освещенности слишком велика, может наступить временное ослепление с ухудшением восприятия формы.

Механизмы световой и темновой адаптации. Помимо сдвига равновесия между выцветшим и невыцветшим пигментом фоторецепторов процессы световой и темновой адаптации включают важные нейронные механизмы. Зрение «переключается» с колбочковой системы на палочковую с помощью горизонтальных клеток. Кроме того, во время темновой адаптации увеличивается функциональный размер центров РП сетчатковых нейронов (рис. 3.22). Еще один нейронный компонент световой и темновой адаптации — зависимость размера зрачка от средней освещенности.

Локальная адаптация и послеобразы. Локальная адаптация соответствует случаю, когда при постоянной средней освещенности среды в разных частях сетчатки она неодинакова. Если центр фигуры, изображенной на рис. 3.24, фиксировать в течение примерно 30 с, то, переводя взгляд на белый или серый фон, можно в течение нескольких секунд наблюдать негативный послеобраз. То, что было на исходной фигуре темным, кажется светлым, и наоборот. Участки сетчатки, на которые во время фиксации попадают темные фрагменты изображения, становятся чувствительнее соседних, воспринимавших его светлые детали.

Послеобразы сохраняются довольно долго, если ограниченная зона сетчатки освещалась очень сильно или достаточно долго. Локальная адаптация к цветным узорам приводит к появлению послеобразов, окрашенных в дополнительные цвета.

«Когда вернулся в гостиницу поужинать, в мою комнату вошла и встала недалеко от меня полная горничная с ослепительно белым лицом, черными волосами и в алом платье, Я

внимательно смотрел на нее в наступающих сумерках. Затем, когда она вышла, я увидел на белой стене против меня черное лицо, окруженное светлым ореолом, а одежда этой совершенно новой фигуры казалась прекрасного сине-зеленого цвета» (Goethe, Zur Farbenlehre, 1, 52).

После воздействия яркой вспышки света можно наблюдать быструю последовательность позитивных (светлых) периодических послеобразов, разделенных негативными темными интервалами. Особенно легко наблюдать их чередование, следя за узкой движущейся полоской света. Возбуждение ганглиозных клеток сетчатки с on- и off-центрами хорошо коррелирует с периодичностью этих послеобразов. Периодичность возбуждения частично обусловлена обратной связью в пределах сетчатки за счет интерплексиформных клеток. Воздействие сверхярких стимулов. При внезапном сильном засвете сетчатки (например, ночью, фарами движущегося навстречу автомобиля) может возникнуть позитивный послеобраз такой интенсивности, что зрительное восприятие формы временно нарушится. При таком внезапном ослеплении срабатывает рефлекс смыкания век, дуга которого проходит через нервные соединения сетчатки с подкорковыми зрительными центрами и нейронами лицевого ядра. Сильное ослепление увеличивает секрецию слезной жидкости.

### **7. Обработка сигналов в центральных отделах зрительной системы.**

#### **Центральные зрительные пути**

Зрительная информация передается в головной мозг по аксонам ганглиозных клеток сетчатки, которые образуют зрительный нерв. У человека последний состоит примерно из 1 млн. волокон – миелинизированных, слабо миелинизированных и немиелинизированных аксонов. Правый и левый зрительные нервы сливаются у основания черепа, образуя зрительный перекрест (хиазму). Здесь нервные волокна, идущие от носовых половин сетчаток, пересекаются и переходят на противоположную сторону головы, а волокна от височных половин сетчаток продолжают ипсилатерально, объединяясь с пересекающимся пучком аксонов контралатерального зрительного нерва в зрительный тракт. Он ведет к первым центральным станциям зрительного пути — латеральным колленчатым телам, верхним холмикам четверохолмия, ядру зрительного тракта (ЯЗТ), ядрам вспомогательного зрительного тракта, претектальной области ствола мозга и гипоталамусу. Эти связи выполняют следующие функции.

1. У человека наиболее важны и многочисленны связи сетчатки с латеральным колленчатым телом, которое состоит из двух магноцеллюлярных (крупноклеточных) и четырех парвоцеллюлярных (мелкоклеточных) слоев. Непересекающиеся аксоны ипсилатерального зрительного нерва оканчиваются в трех из этих слоев, а пересекающиеся (контралатерального зрительного нерва) — в трех других. Аксоны большинства клеток колленчатого тела проходят через зрительную лучистость к нервным клеткам первичной зрительной коры (поле 17, или VI, затылочной коры головного мозга). Та в свою очередь соединяется с вторичной зрительной корой (поле V2), третичной зрительной корой (поля V3, V3a) и с интегративными зрительными зонами затылочно-теменной и затылочно-височной коры головного мозга. Последние будут описаны ниже. Проекция зрительного пути в латеральном колленчатом теле участвует в распознавании объектов, цветовом зрении, восприятии движения и в стереоскопическом восприятии глубины.

2. Связи между сетчаткой и гипоталамусом служат для сопряжения эндогенного циркадианного ритма сна/бодрствования со сменой дня и ночи, а также для участия в управлении эндокринной системой. За счет связей гипоталамуса с эпифизом сетчатка влияет также на пигментацию кожи.

3. Часть связей между сетчаткой и претектальной областью служит для регуляции диаметра зрачка.

4. Аксоны зрительного нерва оканчиваются на нервных клетках в претектальных ядрах «вспомогательного зрительного тракта». Те соединены с центрами ствола мозга, управляющими взглядом, главным образом вертикальными и вергентными движениями глаз.

5. Проекция сетчатки в верхних холмиках четверохолмия служит для управления рефлексорными саккадическими движениями глаз. Аксоны нейронов верхних холмиков идут

в глазодвигательные центры ствола мозга и в зрительную часть подушки. Зрительные сигналы, проходящие, по этим таламическим зонам, достигают в конечном счете теменных зрительных ассоциативных зон.

6. Ганглиозные клетки сетчатки, аксоны которых оканчиваются на нейронах ядра зрительного тракта (ЯЗТ), относятся преимущественно к специфично реагирующим на движение (on-off-нейроны). Нейроны ЯЗТ соединены с вестибулярными ядрами ствола мозга и нижней оливой. По этому пути зрительные сигналы о движении достигают центральной вестибулярной системы и (по оливарно-мозжечковым лазающим волокнам) мозжечка. Обе проекции используются для глазодвигательной регуляции, особенно для управления горизонтальным ОКН. Непрямая проекция сетчатки в вестибулярные ядра служит также для восприятия соответственного перемещения в пространстве.

## **Тема 11. Характеристика обмена веществ (энергетических веществ)**

1. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ БЕЛКОВ
2. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ УГЛЕВОДОВ
3. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ УГЛЕВОДОВ

Нормальная деятельность организма возможна при непрерывном поступлении пищи. Входящие в состав пищи жиры, белки, углеводы, минеральные соли, вода и витамины необходимы для жизненных процессов организма.

Питательные вещества являются как источником энергии, покрывающем расходы организма, так и строительным материалом, который используется в процессе роста организма и воспроизведения новых клеток, замещающих отмирающие. Но питательные вещества в том виде, в каком они употребляются в пищу, не могут всосаться и быть использованными организмом. Только вода, минеральные соли и витамины всасываются и усваиваются в том виде, в каком они поступают.

Питательными веществами называются белки, жиры и углеводы. Эти вещества являются необходимыми составными частями пищи. В пищеварительном тракте белки, жиры и углеводы подвергаются как физическим воздействиям (измельчаются и перетираются), так и химическим изменениям, которые происходят под влиянием особых веществ - ферментов, содержащихся в соках пищеварительных желёз. Под влиянием пищеварительных соков питательные вещества расщепляются на более простые, которые всасываются и усваиваются организмом.

### **1. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ БЕЛКОВ**

"Во всех растениях и животных присутствует некое вещество, которое без сомнения является наиболее важным из всех известных веществ живой природы и без которого жизнь была бы на нашей планете невозможна. Это вещество я наименовал - протеин". Так писал еще в 1838 году голландский биохимик Жерар Мюльдер, который впервые открыл существование в природе белковых тел и сформулировал свою теорию протеина. Слово "протеин" (белок) происходит от греческого слова "протейос", что означает "занимающий первое место". И в самом деле, все живое на земле содержит белки. Они составляют около 50% сухого веса тела всех организмов. У вирусов содержание белков колеблется в пределах от 45 до 95%.

Белки являются одними из четырех основных органических веществ живой материи (белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, жиры), но по своему значению и биологическим функциям они занимают в ней особое место. Около 30% всех белков человеческого тела находится в мышцах, около 20% - в костях и сухожилиях и около 10% - в коже. Но наиболее важными белками всех организмов являются ферменты, которые, хотя и присутствуют в их теле и в каждой клетке тела в малом количестве, тем не менее управляют рядом существенно важных для жизни химических реакций. Все процессы, происходящие в организме: переваривание пищи, окислительные реакции, активность желез внутренней секреции, мышечная деятельность и работа мозга регулируется ферментами.

Разнообразие ферментов в теле организмов огромно. Даже в маленькой бактерии их насчитываются многие сотни. Белки, или, как их иначе называют, протеины, имеют очень сложное строение и являются наиболее сложными из питательных веществ. Белки - обязательная составная часть всех живых клеток. В состав белков входят: углерод, водород, кислород, азот, сера и иногда фосфор. Наиболее характерно для белка наличие в его молекуле азота. Другие питательные вещества азота не содержат. Поэтому белок называют азотосодержащим веществом.

Основные азотосодержащие вещества, из которых состоят белки, - это аминокислоты. Количество аминокислот невелико - их известно только 28. Все громадное разнообразие содержащихся в природе белков представляет собой различное сочетание известных аминокислот. От их сочетания зависят свойства и качества белков. При соединении двух или нескольких аминокислот образуется более сложное соединение - полипептид. Полипептиды, соединяясь, образуют еще более сложные и крупные частицы и в итоге - сложную молекулу белка.

Когда в пищеварительном тракте или в эксперименте белки расщепляются на более простые соединения, то через ряд промежуточных стадий ( альбумоз и пептонов) они расщепляются на полипептиды и, наконец, на аминокислоты. Аминокислоты в отличие от белков легко всасываются и усваиваются организмом. Они используются организмом для образования собственного специфического белка. Если же вследствие избыточного поступления аминокислот их расщепление в тканях продолжается, то они окисляются до углекислого газа и воды.

Большинство белков растворяется в воде. Молекулы белков в силу их больших размеров почти не проходят через поры животных или растительных мембран. При нагревании водные растворы белков свертываются. Есть белки (например, желатина), которые растворяются в воде только при нагревании. При поглощении пища сначала попадает в ротовую полость, а затем по пищеводу в желудок. Чистый желудочный сок бесцветен, имеет кислую реакцию.

Кислая реакция зависит от наличия соляной кислоты, концентрация которой составляет 0,5%. Желудочный сок обладает свойством переваривать пищу, что связано с наличием в нем ферментов. Он содержит пепсин - фермент, расщепляющий белок. Под влиянием пепсина белки расщепляются на пептоны и альбумозы. Железами желудка пепсин вырабатывается в неактивном виде, переходит в активную форму при воздействии на него соляной кислоты. Пепсин действует только в кислой среде и при попадании в щелочную среду становится неактивным.

Пища, поступив в желудок, более или менее длительное время задерживается в нем - от 3 до 10 часов. Срок пребывания пищи в желудке зависит от ее характера и физического состояния - жидкая она или твердая.

Вода покидает желудок немедленно после поступления. Пища, содержащая большее количество белков, задерживается в желудке дольше, чем углеводная; еще дольше остается в желудке жирная пища. Передвижение пищи происходит благодаря сокращению желудка, что способствует переходу в пилорическую часть, а затем в двенадцатиперстную кишку уже значительно переваренной пищевой кашицы. Пищевая кашица, поступившая в двенадцатиперстную кишку, подвергается дальнейшему перевариванию. Здесь на пищевую кашицу изливается сок кишечных желез, которыми усеяна слизистая оболочка кишки, а также сок поджелудочной железы и желчь. Под влиянием этих соков пищевые вещества - белки, жиры и углеводы - подвергаются дальнейшему расщеплению и доводятся до такого состояния, когда могут всосаться в кровь и лимфу.

Поджелудочный сок бесцветен и имеет щелочную реакцию. Он содержит ферменты, расщепляющие белки, углеводы и жиры. Одним из основных ферментов является трипсин, находящийся в соке поджелудочной железы в неактивном состоянии в виде трипсиногена. Трипсиноген не может расщеплять белки, если не будет переведен в активное состояние, т.е. в трипсин. Трипсиноген переходит в трипсин при соприкосновении с кишечным соком под

влиянием находящегося в кишечном соке вещества энтерокиназы. Энтерокиназа образуется в слизистой оболочке кишечника. В двенадцатиперстной кишке действие пепсина прекращается, так как пепсин действует только в кислой среде. Дальнейшее переваривание белков продолжается уже под влиянием трипсина.

Трипсин очень активен в щелочной среде. Его действие продолжается и в кислой среде, но активность падает. Трипсин действует на белки и расщепляет их до аминокислот; он также расщепляет образовавшиеся в желудке пептоны и альбумозы до аминокислот. В тонких кишках заканчивается переработка пищевых веществ, начавшаяся в желудке и двенадцатиперстной кишке. В желудке и двенадцатиперстной кишке белки, жиры и углеводы расщепляются почти полностью, только часть их остается непереваренной. В тонких кишках под влиянием кишечного сока происходит окончательное расщепление всех пищевых веществ и всасывание продуктов расщепления. Продукты расщепления попадают в кровь. Это происходит через капилляры, каждый из которых подходит к ворсинке, расположенной на стенке тонких кишок.

**ОБМЕН БЕЛКОВ.** После расщепления белков в пищеварительном тракте образовавшиеся аминокислоты всасываются в кровь. В кровь всасывается также незначительное количество полипептидов - соединений, состоящих из нескольких аминокислот. Из аминокислот клетки нашего тела синтезируют белок, причем белок, который образуется в клетках человеческого организма, отличается от потребленного белка и характерен для человеческого организма.

Образование нового белка в организме человека и животных идет непрерывно, так как в течении всей жизни взамен отмирающих клеток крови, кожи, слизистой оболочки, кишечника и т. д. создаются новые, молодые клетки. Для того чтобы клетки организма синтезировали белок, необходимо, чтобы белки поступали с пищей в пищеварительный канал, где они подвергаются расщеплению на аминокислоты, и уже из всосавшихся аминокислот будет образован белок. Если же, минуя пищеварительный тракт, ввести белок непосредственно в кровь, то он не только не может быть использован человеческим организмом, он вызывает ряд серьезных осложнений. На такое введение белка организм отвечает резким повышением температуры и некоторыми другими явлениями. При повторном введении белка через 15-20 дней может наступить даже смерть при параличе дыхания, резком нарушении сердечной деятельности и общих судорогах.

Белки не могут быть заменены какими-либо другими пищевыми веществами, так как синтез белка в организме возможен только из аминокислот. Для того чтобы в организме мог произойти синтез присущего ему белка, необходимо поступление всех или наиболее важных аминокислот.

Из известных аминокислот не все имеют одинаковую ценность для организма. Среди них есть аминокислоты, которые могут быть заменены другими или синтезированными в организме из других аминокислот; наряду с этим есть и незаменимые аминокислоты, при отсутствии которых или даже одной из них белковый обмен в организме нарушается.

Белки не всегда содержат все аминокислоты: в одних белках содержится большее количество необходимых организму аминокислот, в других - незначительное. Разные белки содержат различные аминокислоты и в разных соотношениях. Белки, в состав которых входят все необходимые организму аминокислоты, называются полноценными; белки, не содержащие всех необходимых аминокислот, являются неполноценными белками.

Для человека важно поступление полноценных белков, так как из них организм может свободно синтезировать свои специфические белки. Однако полноценный белок может быть заменен двумя или тремя неполноценными белками, которые, дополняя друг друга, дают в сумме все необходимые аминокислоты. Следовательно, для нормальной жизнедеятельности организма необходимо, чтобы в пище содержались полноценные белки или набор неполноценных белков, по аминокислотному содержанию равноценных полноценным белкам.

Поступление полноценных белков с пищей крайне важно для растущего организма, так как в организме ребенка не только происходит восстановление отмирающих клеток, как у

взрослых, но и в большом количестве создаются новые клетки. Обычная смешанная пища содержит разнообразные белки, которые в сумме обеспечивают потребность организма в аминокислотах. Важна не только биологическая ценность поступающих с пищей белков, но и их количество. При недостаточном количестве белков нормальный рост организма приостанавливается или задерживается, так как потребности в белке не покрываются из-за его недостаточного поступления.

К полноценным белкам относятся преимущественно белки животного происхождения, кроме желатины, относящейся к неполноценным белкам. Неполноценные белки - преимущественно растительного происхождения. Однако некоторые растения (картофель, бобовые и др.) содержат полноценные белки. Из животных белков особенно большую ценность для организма представляют белки мяса, яиц, молока и др.

#### 4. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ УГЛЕВОДОВ

Углеводы или сахариды - одна из основных групп органических соединений организма. Они представляют собой первичные продукты фотосинтеза и исходные продукты биосинтеза других веществ в растениях ( органические кислоты, аминокислоты), а также содержатся в клетках всех других живых организмов. В животной клетке содержание углеводов колеблется в пределах 1-2%, в растительной оно может достигать в некоторых случаях 85-90% от массы сухого вещества. Углеводы состоят из углерода, водорода и кислорода, причем у большинства углеводов водород и кислород содержатся в том же соотношении, что и в воде ( отсюда их название - углеводы). Таковы, например, глюкоза  $C_6H_{12}O_6$  или сахароза  $C_{12}H_{22}O_{11}$ . В состав производных углеводов могут входить и другие элементы. Все углеводы делятся на простые (моносахариды) и сложные (полисахариды).

Среди моносахаридов по числу углеродных атомов различают триозы (3C), тетрозы (4C), пентозы (5C), гексозы (6C) и гептозы (7C). Моносахариды с пятью и более атомами углерода, растворяясь в воде, могут приобретать кольцевую структуру. В природе наиболее часто встречаются пентозы ( рибоза, дезоксирибоза, рибулоза) и гексозы ( глюкоза, фруктоза, галактоза). Рибоза и дезоксирибоза играют важную роль в качестве составных частей нуклеиновых кислот и АТФ. Глюкоза в клетке служит универсальным источником энергии. С превращением моносахаридов связаны не только обеспечение клетки энергией, но и биосинтез многих других органических веществ, а также обезвреживание и выведение из организма ядовитых веществ, проникающих извне или образующихся в процессе обмена веществ, например, при распаде белков.

Ди- и полисахариды образуются путем соединения двух и более моносахаридов, таких, как глюкоза галактоза манноза, арабиноза или ксилоза. Так, соединяясь между собой с выделением молекулы воды, две молекулы моносахаридов образуют молекулу дисахарида. Типичными представителями этой группы веществ являются сахароза ( тростниковый сахар), мальтаза (солодовый сахар), лактоза (молочный сахар). Дисахариды по своим свойствам близки к моносахаридам. Например, и те, и другие хорошо растворимы в воде и имеют сладкий вкус. К числу полисахаридов принадлежит крахмал, гликоген, целлюлоза.

Основная роль углеводов связана с их энергетической функцией. При их ферментативном расщеплении и окислении выделяется энергия, которая используется клеткой. Полисахариды играют главным образом роль запасных продуктов и легко мобилизуемых источников энергии (например, крахмал и гликоген), а также используются в качестве строительного материала (целлюлоза, хитин). Полисахариды удобны в качестве запасных веществ по ряду причин: будучи нерастворимы в воде, они не оказывают на клетку ни осмотического, ни химического влияния, что весьма важно при длительном хранении их в живой клетке: твердое, обезвоженное состояние полисахаридов увеличивает полезную массу продуктов запаса за счет экономии их объема. При этом существенно уменьшается вероятность потребления этих продуктов болезнетворными бактериями и другими микроорганизмами, которые, как известно, не могут заглатывать пищу, а всасывают вещества всей поверхностью тела. И на-

конец, при необходимости запасные полисахариды легко могут быть превращены в простые сахара путем гидролиза.

**ОБМЕН УГЛЕВОДОВ.** Углеводы, как уже говорилось выше, играют очень важную роль в организме, являясь основным источником энергии. Углеводы поступают к нам в организм в виде сложных полисахаридов - крахмала, дисахаридов и моносахаридов. Основное количество углеводов поступает в виде крахмала. Расщепившись до глюкозы, углеводы всасываются и через ряд промежуточных реакций распадаются на углекислый газ и воду. Эти превращения углеводов и окончательное окисление сопровождаются освобождением энергии, которая и используется организмом.

Расщепление сложных углеводов - крахмала и солодового сахара, начинается уже в полости рта, где под влиянием птialiна и мальтазы крахмал расщепляется до глюкозы. В тонких кишках все углеводы расщепляются до моносахаридов.

Углеводы всасываются преимущественно в виде глюкозы и только отчасти в виде других моносахаридов ( галактозы, фруктозы). Их всасывание начинается уже в верхних отделах кишечника. В нижних отделах тонких кишок в пищевой кашице углеводов почти не содержится. Углеводы через ворсинки слизистой оболочки, к которым подходят капилляры, всасываются в кровь, и с кровью, оттекающей от тонкого кишечника, попадают в воротную вену. Кровь воротной вены проходит через печень. Если концентрация сахара в крови человека равна 0,1%, то углеводы проходят печень и поступают в общий кровоток.

Количество сахара в крови все время поддерживается на определенном уровне. В плазме содержание сахара составляет в среднем 0,1%. В сохранении постоянного уровня сахара в крови большую роль играет печень. При обильном поступлении сахара в организм его избышек откладывается в печени и вновь поступает в кровь, когда содержание сахара в крови падает. В печени углеводы содержатся в виде гликогена. При употреблении в пищу крахмала уровень сахара в крови заметным изменениям не подвергается, так как расщепление крахмала в пищеварительном тракте длится продолжительное время и образовавшиеся при этом моносахариды всасываются медленно. При поступлении значительного количества (150-200г) обычного сахара или глюкозы уровень сахара в крови резко повышается. Такое повышение сахара в крови называется пищевой или алиментарной гипергликемией. Избыток сахара выводится почками, и в моче появляется глюкоза. Выведение сахара почками начинается в том случае, когда уровень сахара в крови составляет 0,15-0,18%. Такая алиментарная гипергликемия наступает обычно после употребления большого количества сахара и вскоре проходит, не вызывая каких-либо нарушений в деятельности организма.

Однако при нарушении внутрисекреторной деятельности поджелудочной железы наступает заболевание, известное под названием сахарной болезни или сахарного диабета. При этом заболевании уровень сахара в крови повышается, печень теряет способность заметно удерживать сахар, и начинается усиленное выделение сахара с мочой. Гликоген откладывается не только в печени. Значительное его количество содержится также в мышцах, где он потребляется в цепи химических реакций, протекающих в мышцах при сокращении.

При физической работе потребление углеводов усиливается, и их количество в крови увеличивается. Повышенная потребность в глюкозе удовлетворяется как расщеплением гликогена печени на глюкозу и поступлением последней в кровь, так и гликогеном, содержащимся в мышцах. Значение глюкозы для организма не исчерпывается ее ролью как источника энергии. Этот моносахарид входит в состав протоплазмы клеток и, следовательно, необходим при образовании новых клеток, особенно в период роста. Большое значение имеет глюкоза в деятельности центральной нервной системы. Достаточно, чтобы концентрация сахара в крови понизилась до 0,04%, как начинаются судороги, теряется сознание и т.д.; иначе говоря, при понижении сахара в крови в первую очередь нарушается деятельность центральной нервной системы. Достаточно такому больному ввести в кровь глюкозу или дать поесть обычного сахара, как все нарушения исчезают. Более резкое и длительное понижение уровня сахара в крови - глипогликемия, может повлечь за собой резкие нарушения деятельности организма и привести к смерти.

При небольшом поступлении углеводов с пищей они образуются из белков и жиров. Таким образом, полностью лишить организм углеводов не удастся, так как они образуются и из других пищевых веществ.

## 5. СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ ЖИРОВ

В состав жиров входят углерод, водород и кислород. Жир имеет сложное строение; его составными частями является глицерин ( $C_3H_8O_3$ ) и жирные кислоты, при соединении которых и образуются молекулы жира. Наиболее распространенными являются три жирных кислоты: олеиновая ( $C_{18}H_{34}O_2$ ), пальмитиновая ( $C_{16}H_{32}O_2$ ) и стеариновая ( $C_{18}H_{36}O_2$ ). От сочетания этих жирных кислот при их соединении с глицерином зависит образование того или другого жира. При соединении глицерина с олеиновой кислотой образуется жидкий жир, например, растительное масло. Пальмитиновая кислота образует более твердый жир, входит в состав сливочного масла и является главной составляющей частью человеческого жира. Стеариновая кислота входит в состав еще более твердых жиров, например, сала. Для того, чтобы человеческий организм мог синтезировать специфический жир, необходимо поступление всех трех жирных кислот.

В процессе пищеварения жир расщепляется на составные части - глицерин и жирные кислоты. Жирные кислоты нейтрализуются щелочами, в результате чего образуются их соли - мыла. Мыла растворяются в воде и легко всасываются. Жиры являются составной частью протоплазмы и входят в состав всех органов, тканей и клеток организма человека. Кроме того, жиры представляют собой богатый источник энергии.

Расщепление жиров начинается в желудке. В желудочном соке содержится такое вещество как липаза. Липаза расщепляет жиры на жирные кислоты и глицерин. Глицерин растворяется в воде и легко всасывается, а жирные кислоты не растворяются в воде. Желчь способствует их растворению и всасыванию. Однако в желудке расщепляется только жир, раздробленный на мелкие частицы, например жир молока. Под влиянием желчи действие липазы усиливается в 15-20 раз. Желчь способствует тому, чтобы жир распался на мельчайшие частицы.

Из желудка пища попадает в двенадцатиперстную кишку. Здесь на нее изливается сок кишечных желез, а также сок поджелудочной железы и желчь. Под влиянием этих соков жиры подвергаются дальнейшему расщеплению и доводятся до такого состояния, когда могут всосаться в кровь и лимфу. Затем, по пищеварительному тракту пищевая кашица попадает в тонкий кишечник. Там, под влиянием кишечного сока происходит окончательное расщепление и всасывание.

Жир под влиянием фермента липазы расщепляется на глицерин и жирные кислоты. Глицерин растворяется и легко всасывается, а жирные кислоты нерастворимы в кишечном содержимом и не могут всосаться. Жирные кислоты входят в соединение со щелочами и желчными кислотами и образуют мыла, которые легко растворяются и поэтому без затруднений проходят через кишечную стенку. В отличие от продуктов расщепления углеводов и белков продукты расщепления жиров всасываются не в кровь, а в лимфу, причем глицерин и мыла, проходя через клетки слизистой оболочки кишечника, вновь соединяются и образуют жир; поэтому уже в лимфатическом сосуде ворсинки находят капельки вновь образованного жира, а не глицерин и жирные кислоты.

**ОБМЕН ЖИРОВ.** Жиры, как и углеводы, являются в первую очередь энергетическим материалом и используются организмом как источник энергии. При окислении 1г жира количество освобождающейся энергии в два с лишним раза больше, чем при окислении такого же количества углеводов или белков. В органах пищеварения жиры расщепляются на глицерин и жирные кислоты. Глицерин всасывается легко, а жирные кислоты только после омыления. При прохождении через клетки слизистой оболочки кишечника из глицерина и жирных кислот вновь синтезируется жир, который поступает в лимфу. Образовавшийся при этом жир отличается от потребленного. Организм синтезирует жир, свойственный данному организму.

Так, если человек потребляет разные жиры, содержащие олеиновую, пальмитиновую стеариновую жирные кислоты, то его организм синтезирует специфический для человека жир.

Однако если в пище человека будет содержаться только какая-то одна жирная кислота, например олеиновая, если она будет преобладать, то образовавшийся при этом жир будет отличаться от человеческого и приближаться к более жидким жирам. При употреблении же в пищу преимущественно бараньего сала жир будет более твердый. Жир по своему характеру отличается не только у различных животных, но и в разных органах одного и того же животного. Жир используется организмом не только как богатый источник энергии, он входит в состав клеток. Жир является обязательной составной частью протоплазмы, ядра и оболочки. Остаток поступившего в организм жира после покрытия его потребности откладывается в запас в виде жировых капель. Жир откладывается преимущественно в подкожной клетчатке, сальнике, вокруг почек, образуя почечную капсулу, а также в других внутренних органах и в некоторых других участках тела. Значительное количество запасного жира содержится в печени и мышцах. Запасной жир является в первую очередь источником энергии, который мобилизуется, когда расход энергии превышает его поступление. В таких случаях жир окисляется до конечных продуктов распада.

Кроме энергетического значения, запасной жир играет и другую роль в организме; например, подкожный жир препятствует усиленной отдаче тепла, околопочечный - предохраняет почку от ушибов и т. д. Жира в организме может откладываться в запас довольно значительное количество. У человека он оставляет в среднем 10-20% веса. При ожирении, когда нарушаются обменные процессы в организме, количество отложенного жира доходит до 50% веса человека. Количество отложившегося жира зависит от ряда условий: от пола, возраста, условий работы, состояния здоровья и т.д. При сидячем характере работы отложение жира происходит более энергично, поэтому вопрос о составе и количестве пищи людей, ведущих сидячий образ жизни, имеет очень важное значение.

Жир синтезируется организмом не только из поступившего жира, но и из белков и углеводов. При полном исключении жира из пищи он все же образуется и в довольно значительном количестве может откладываться в организме. Основным источником образования жира в организме служат преимущественно углеводы.

## **Тема 12. Физиологические особенности системы пищеварения организма человека**

1. Характеристика переваривающей функции органов пищеварения.
2. Сущность полостного и пристеночного пищеварения
3. Характеристика мембранного пищеварения
4. Современная схема переваривания пищи

### **1. Характеристика переваривающей функции органов пищеварения.**

Слизкая оболочка органов пищеварительной системы развивается из энтодермы, мышечная оболочка – из мезенхимы, брюшина и ее производные – из вентральной мезодермы.

Энтодерма – первичная кишка, внутренний зародышевый листок. Из нее развивается слизистая оболочка органов пищеварительной и дыхательной систем, за исключением переднего отдела полости рта и анального отверстия.

Пищеварение – процесс механической и химической обработки пищи. Химическое расщепление питательных веществ на составляющие их простые компоненты, которые могут пройти сквозь стенки пищеварительного канала, осуществляется под действием ферментов, входящих в состав соков пищеварительных желез (слюнных, печени, поджелудочной и т.д.). Процесс пищеварения осуществляется поэтапно, последовательно. В каждом из отделов пищеварительного тракта своя среда, свои условия, необходимые для расщепления определенных компонентов пищи (белков, жиров, углеводов). Пищеварительный канал, общая длина которого составляет 8- 10 м., состоит из следующих отделов:

Ротовая полость – в ней располагаются зубы, язык и слюнные железы. В ротовой полости пища механически измельчается с помощью зубов, ощущается ее вкус и температура, формируется пищевой комок с помощью языка. Слюнные железы через протоки выделяют свой секрет – слюну, и уже в ротовой полости происходит первичное расщепление пищи. Фермент слюны пتيالлин расщепляет крахмал до сахара.

Глотка имеет воронковидную форму и соединяет ротовую полость и пищевод. Она состоит из трех отделов: носовой части (носоглотки), ротоглотки и гортанной части глотки. Глотка участвует в проглатывании пищи, это происходит рефлекторно.

Пищевод – верхняя часть пищеварительного канала, представляет собой трубку длиной 25 см. Верхняя часть трубки состоит из поперечно-полосатой, а нижняя – из гладкой мышечной ткани. Трубка выстлана плоским эпителием. Пищевод транспортирует пищу в полость желудка.

Желудок – расширенная часть пищеварительного канала, стенки состоят из гладкой мышечной ткани, выстланы железистым эпителием. Железы вырабатывают желудочный сок. Основная функция желудка – переваривание пищи. Пищеварительные железы: печень и поджелудочная железа. Печень вырабатывает желчь, которая поступает в кишечник во время пищеварения. Поджелудочная железа так же выделяет ферменты, расщепляющие белки, жиры, углеводы и вырабатывает гормон инсулин.

Кишечник начинается двенадцатиперстной кишкой, в которую открываются протоки поджелудочной железы и желчного пузыря.

Тонкий кишечник – самая длинная часть пищеварительной системы. Слизистая оболочка образует ворсинки, к которым подходят кровеносные и лимфатические капилляры. Через ворсинки происходит всасывание.

Толстый кишечник – имеет длину 1,5 м., он вырабатывает слизь, содержит бактерии, расщепляющие клетчатку. Конечный отдел – прямая кишка – заканчивается анальным отверстием, через которое удаляются непереваренные остатки пищи.

## **2. Сущность полостного и пристеночного пищеварения**

Полостное и пристеночное пищеварение в тонкой кишке

В тонкой кишке существует полостное пищеварение, с помощью которого осуществляются начальные этапы гидролиза пищевых продуктов, и пристеночное (мембранное) пищеварение, когда происходит окончательное переваривание белков, жиров и углеводов на уровне мембран энтероцитов.

Полостное пищеварение происходит с помощью ферментов пищеварительных секретов, поступающих в полость тонкой кишки (поджелудочный сок, желчь, кишечный сок). В результате полостного пищеварения крупномолекулярные вещества (полимеры) гидролизуются в основном до стадии олигомеров. Дальнейший их гидролиз идет в зоне, прилегающей к слизистой оболочке и непосредственно на ней.

Для оценки полостного пищеварения применяются методы определения в еональном содержимом ферментов энтерокиназы, щелочной фосфатазы, амилазы, липазы, трипсина, оказывающих свое действие в полости тонкой кишки. По мере усиления дистрофических и атрофических процессов в тонкой кишке при различных патологических процессах активность указанных ферментов закономерно снижается.

Пристеночное пищеварение в широком смысле происходит в слое слизистых наложений, находящемся над гликокаликсом, зоне гликокаликса и на поверхности микроворсинок. Слой слизистых наложений состоит из слизи, продуцируемой слизистой оболочкой тонкой кишки и слущивающегося кишечного эпителия. В этом слое находится много ферментов поджелудочной железы и кишечного сока.

Питательные вещества, проходя через слой слизи, подвергаются воздействию этих ферментов. Гликокаликс адсорбирует из полости тонкой кишки ферменты пищеварительных соков, которые осуществляют промежуточные стадии гидролиза всех основных питательных веществ. Продукты гидролиза поступают на апикальные мембраны энтероцитов, в которые

встроены кишечные ферменты, осуществляющие собственное мембранное пищеварение, в результате которого образуются мономеры, способные всасываться. Благодаря близкому расположению встроенных в мембрану собственных кишечных ферментов и транспортных систем, обеспечивающих всасывание, создаются условия для сопряжения процессов конечного гидролиза питательных веществ и начала их всасывания.

Для пристеночного (мембранного) пищеварения характерна следующая зависимость: секреторная активность эпителиоцитов убывает от крипты к вершине кишечной ворсинки. В верхней части ворсинки идет в основном гидролиз дипептидов, у основания - дисахаридов. Пристеночное пищеварение зависит от ферментного состава мембран энтероцитов, сорбционных свойств мембраны, моторики тонкой кишки, от интенсивности полостного пищеварения, диеты. На мембранное пищеварение оказывают влияние гормоны надпочечников (синтез и транслокация ферментов).

Оценка мембранного пищеварения может быть осуществлена с помощью ряда методик - пробы с пищевыми нагрузками, главным образом, углеводами и в последующем построении гликемических кривых.

Наиболее точным методом оценки полостного и мембранного пищеварения считается следующий. Проводится биопсия тонкой кишки, полученный кусочек сразу промывается физиологическим раствором (первая проба - С); далее он промывается последовательно в трех пробирках на приборе для встряхивания. Таким образом, десорбируются ферменты с мембран энтероцитов - пробы Д<sub>1</sub>, Д<sub>2</sub>, Д<sub>3</sub>. Затем кусочек гомогенизируется - проба Г. Во всех пяти пробах определяется активность ферментов амилазы и липазы и строится кривая активности в пяти порциях. Активность ферментов в первой порции (С) характеризует полостное пищеварение, в трех пробах Д - мембранное, а ферментативная активность гомогената учитывает количество фермента, прочно связанного с кишечными клетками.

Мембранное пищеварение осуществляется на структурах клеточной мембраны. Оно является заключительным этапом для внеклеточного пищеварения. При мембранном пищеварении мембранный гидролиз и всасывание объединены в единый процесс. В этом случае пищеварение осуществляют ферменты двух типов – панкреатического и собственно кишечного. Первые распределены, главным образом, на поверхности кишечного эпителия и осуществляют промежуточные стадии гидролиза, а вторые встроены в клеточную мембрану и обеспечивают образование конечных продуктов переваривания, а также взаимодействия пищеварения и транспорта внутрь клеток. Т.е., имеются ферментно-транспортные комплексы, осуществляющие одновременно переваривание и всасывание питательных веществ.

Мембранное пищеварение происходит на внешней поверхности клеток кишечного эпителия – энтероцитах, в специальной структуре, которая называется щеточной каймой. Эта структура образована множеством выростов – микроворсинок. На каждой клетке количество микроворсинок достигает 4000, расстояние между ними около 15-29 нанометров, что не позволяет микроорганизмам попадать в межворсинчатое пространство. Поэтому всасывание питательных веществ происходит практически в стерильных условиях. Огромное количество микроворсинок в 20-60 раз увеличивает всасывающую поверхность энтероцита.

У энтероцитов есть еще одна интересная особенность. Из мембран микроворсинок вырастают тонкие, извитые микронити и образуют особый защитный слой – гликокаликс. Этот слой в норме имеет высокую скорость обновления, обеспечивая эффективное функционирование щеточной каймы, как пористого реактора, так как при этом очищаются поры между ворсинками, отторгаются внедрившиеся в гликокаликсный слой крупные частицы и микроорганизмы. В то же время гликокаликс создает идеальные условия для полостного пищеварения. Патологические процессы в кишечнике раньше всего затрагивают именно гликокаликсный слой, затем в процесс вовлекаются микроворсинки, а потом и энтероцит. Высококачественные пищевые микроволокна способствуют лучшей сохранности и функциональной активности гликокаликса и, соответственно, энтероцита.

В физиологии принято различать полостное, пристеночное, мембранное пищеварение, осуществляемое собственными ферментами организма, и симбионтное пищеварение,

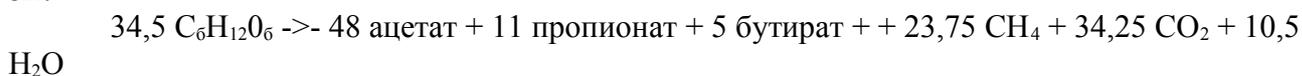
происходящее при содействии микрофлоры. Однако если первые три типа считаются присущими всем видам позвоночных, то последний обычно характерен для жвачных (в том числе, сельскохозяйственных животных), а также грызунов и зайцеобразных.

Симбионтное пищеварение типично для растительноядных животных, что вызвано необходимостью разложения гликанов, которые не могут перерабатываться собственным пищеварительным аппаратом, а расщепляются лишь с помощью бактерий-симбионтов. Поэтому естественно, что основным органом травоядных, в котором протекают процессы подготовки растительной пищи к дальнейшей утилизации ее компонентов, является преджелудок. В нем происходит не только всасывание метаболитов, образующихся под действием бактерий-симбионтов, но также поглощение самих этих бактерий, являющихся основным источником белка для травоядных.

В отличие от травоядных, у всеядных животных, включая человека, доминирует “эндогенное” пищеварение, связанное в первую очередь с функционированием собственных ферментов. Однако и у них осуществляется симбионтное пищеварение, но уже не в желудке, где кислая среда, оптимальная для активности многих гидролитических ферментов, препятствует развитию микроорганизмов, а в толстой кишке, прежде всего, в восходящем ее отделе. Высокой эффективности симбионтного пищеварения у всеядных животных, а также у человека, способствует наличие в толстом кишечнике поперечных складок (гаустр), за счет которых образуются “карманы” или камеры, где задерживаются субстраты микробиоты, а также ритмическое движение (моторная активность) толстой кишки, обеспечивающее перемешивание содержимого.

Микробиота не только осуществляет разложение непереваренных в верхних отделах ЖКТ остатков пищи, но и при ее участии образуются новые низкомолекулярные метаболиты — газообразные  $H_2$ ,  $CO_2$ ,  $CH_4$ ,  $NH_3$ , монокарбоновые кислоты  $C_2—C_6$  (их часто называют летучими жирными кислотами — ЛЖК), янтарная и молочная кислоты, аминокислоты (β-аланин, α-аминомасляная, глутаминовая кислоты и др.). Из них в количественном отношении лидируют монокарбоновые кислоты, что можно объяснить низким содержанием кислорода в пищеварительном тракте и небольшой глубиной окисления моносахаридов и других субстратов.

Соответственно вся микробиота нижних отделов ЖКТ представлена строгими и факультативными анаэробами, для которых получение энергии связано с неполным окислением (брожением) органических соединений, конечным результатом которого являются летучие жирные кислоты. Анаэробный метаболизм моносахаридов можно рассматривать в известном смысле как процесс окислительно-восстановительного диспропорционирования. В качестве примера приведем одно из типичных брутто-уравнений процесса брожения глюкозы:



Летучие жирные кислоты образуются не только при различных типах брожения углеводов, но также при распаде гликопротеидов, белков, липидов и нуклеиновых кислот. Важно, что весьма существенным источником исходных субстратов брожения является сам организм, а именно, гликопротеиды слизи, специфическая оболочка эпителия, отмершие и отделившиеся от основного пласта клетки эпителия и белки. Содержание последних в секретах достигает, в частности, у человека 25—30 г — количество, достаточное для удовлетворения 1/3 дневной потребности в белках.

ЛЖК в значительной мере восполняют энергетические потребности клеток эпителия толстой кишки человека (колоноцитов). Они всасываются в слизистую оболочку как в виде анионов, так и в форме нейтральных молекул, а затем утилизируются митохондриями эпителиоцитов в рамках цикла Кребса. Снижение энергообеспечения эпителия толстой кишки летучими жирными кислотами является одним из звеньев патогенеза аутоиммунных заболеваний (язвенный колит) и функциональных болезней (синдром раздраженной толстой

кишки). Эта функция ЛЖК еще более выражена у жвачных, грызунов, зайцеобразных и птиц.

Меньший вклад в энергоснабжение дают дикарбоновые кислоты (в частности, янтарная) и некоторые аминокислоты ("а-аминомасляная кислота, b-аланин, глутаминовая и e-аминокапроновая кислоты). Эти метаболиты также используются для нужд хозяина, в основном, в роли сигнальных молекул, т. е. молекул-регуляторов тех или иных процессов в организме.

Известно, что энергетическая потребность организма травоядных на 50—75% обеспечивается ЛЖК микробного происхождения, которые всасываются в системный кровоток. Более того, установлено, что пропионовая кислота является одним из основных исходных субстратов в глюконеогенезе, а уксусная и масляная кислоты — в липогенезе у жвачных.

В организме человека большая часть ЛЖК (>98%) утилизируется эпителием толстого кишечника, так что их концентрация в портальном кровотоке примерно в 500 раз, а в периферической крови в 1000 раз меньше, чем в содержимом кишечника. Рост концентрации некоторых низкомолекулярных метаболитов микробиоты в кровяном русле человека, вероятно, следует отнести к патофизиологическим проявлениям. В частности, при определенных патологиях ЖКТ наблюдается синдром гепатической энцефалопатии, когда на фоне повышенной проницаемости слизистой эпителия, толстой кишки рост концентрации ЛЖК в центральном кровотоке делает гематоэнцефалический барьер проницаемым для токсичных метаболитов, таких как фенолы, аммиак и меркаптаны.

Здесь проявляется важная закономерность, характерная для системы микробиота — хозяин. Их отношения в обычном состоянии несомненно носят характер симбиоза. В неблагоприятных условиях, вызванных различными воздействиями на организм (например, стресс) или на микробиоту (массивная антибиотикотерапия), симбиоз может превращаться в отношения взаимной агрессии. При этом оба участника обладают достаточным потенциалом, чтобы нанести друг другу существенный ущерб или "расчистить дорогу" для внедрения в организм настоящих патогенных микроорганизмов. В частности, эпителий может вырабатывать бактериостатические и бактерицидные ферменты (лизоцим, лактоферрин), в него начинают проникать активированные фагоцитирующие клетки (нейтрофилы). В свою очередь, это вызывает ответ в форме активации "ударного" ферментативного аппарата бактерий (нейраминидазы, гиалуронидазы), высвобождение эндотоксина и синтез прочих атрибутов вирулентности.

Помимо ЛЖК, в значительной мере восполняющих энергетические затраты клеток эпителия, микробиота поставляет хозяину витамины группы В, в частности, В<sub>12</sub>, витамин К и некоторые др. Большое значение для нормального функционирования эпителия и организма в целом имеет также синтез b-аланина, необходимого для получения пантотеновой кислоты (витамин В<sub>3</sub>). Следует отметить также участие микробиоты в рецикле некоторых макро-(железо) и микроэлементов (цинк, кобальт и др.).

Далее остановимся на влиянии на метаболизм эукариотических клеток сигнальных молекул бактериального происхождения, действующих посредством мембранных комплексов или входящих в цитоплазму и действующих на внутриклеточные мишени (см. Приложение 1). Ниже при рассмотрении адгезии микробных клеток к эпителию будет показано, что и от клеток эпителия и его микроокружения микробиота получает сигналы, необходимые ей для укоренения в надлежащих экологических нишах. Для восприятия внешних сигналов бактерии располагают специальными генами. Не вызывает сомнений, что адаптация бактерий к существованию в пищеварительном тракте животных и в других экологических нишах — следствие многочисленных мутаций и генных перестроек, закрепленных селекцией [36, 37].

В свою очередь, микроорганизмы посылают сигналы клеткам хозяина для обеспечения собственной химической защиты, что можно рассматривать как одно из проявлений антибиоза [3] или аллелопатии [38]. Однако в физиологических условиях организм преобразует эти сигналы для регуляции деятельности своих систем. Один из типов таких сигналов может быть обусловлен модификацией поверхности эукариотических клеток, приводящей к изменениям в интенсивности и направленности метаболизма.

По аналогии с механизмом действия стероидных гормонов можно представить механизм возникновения сходных сигналов бактериального происхождения. Стероидные гормоны, будучи небольшими гидрофобными молекулами, легко диффундируют через цитоплазматическую мембрану и далее, связываются с цитоплазматическими рецепторами, транспортируются в ядро [39]. Нельзя исключить, что подобную роль могут играть структурно близкие к эстрогенам нейтральные и кислые стероиды бактериального происхождения [40], или конъюгированные стероидные гормоны, которые выделяются с желчью [41] и подвергаются вначале действию бактериальных  $\beta$ -глюкоконидаз и сульфатаз [42], а затем вторичному метаболизму. Проникая в клетки, эти соединения могут оказывать влияние на экспрессию генов или изменять характер их действия [43], участвуя тем самым в дифференцировке клеток. При этом нельзя упускать из виду, что одно и то же соединение в гистологически разных тканях может оказывать разный эффект на одни и те же гены или действовать на разные гены.

Вероятно, существуют общие механизмы воздействия микробиоты на организм, основанные на том, что медиаторы, исходящие от микроорганизмов воспринимаются не только поверхностью клеток, но проникают через мембраны и воздействуют на внутриклеточные мишени. Носителями этих сигналов могут быть метаболиты (не только стероидной природы), надмолекулярные фрагменты бактерий, либо сами микроорганизмы, попадающие в цитоплазму клеток-эукариотов. Значение явления вхождения (интернализация) не ограничивается лишь влиянием на метаболизм, но затрагивает более глубокие процессы, в частности, пролиферацию и процессы дифференцировки тканей.

Важной иллюстрацией способности микробиоты поставлять хозяину сигнальные молекулы является образование  $\gamma$ -аминомасляной кислоты (ГАМК) в реакции декарбоксилирования глутамата. ГАМК является одним из основных тормозных нейромедиаторов. Ранее мы отмечали [20], что имеются данные, позволяющие предположить существование единой системы ГАМК (синтезированной в ГАМК-ергических синапсах центральной нервной системы и микробиотой), управляющей реакциями торможения. Кроме того, бактериальная ГАМК оказывает влияние на моторную деятельность толстой кишки. Снижение ее выработки микробиотой и поступления в нервные ткани толстой кишки приводит, как мы полагаем, к снижению порога болевой чувствительности. Способностью оказывать различные местные и системные эффекты обладают также бактериальные серотонин, гистамин, высокие концентрации которых обнаружены в ЖКТ [44]. Вместе с тем, следует отметить, что при нарушении равновесных отношений в системе микробио- хозяин возникает ситуация, когда сигналы микрофлоры начинают играть патофизиологическую роль. Ярким примером в этом отношении может служить инициирование бактериальными токсинами каскадов реакций, ведущих к развитию диареи (с участием аденилатциклазной системы, локализованной в плазматической мембране эпителиальных клеток). Таким образом, приведенные данные показывают, что микробиота дает значительную метаболическую регуляторную поддержку ЖКТ и всему организму. Вместе с тем, изложенными здесь аспектами симбиоза исчерпываются метаболические функции микробиоты. Достаточно упомянуть, что микрофлора активирует моторную активность толстой кишки [45], поддерживает водный и ионный гомеостаз организма. Функционирование микрофлоры организма человека в норме и при дисбиотических сдвигах микробиоты подробно рассматривается в монографии [47], а также более позднем обзоре [48].

### **3. Характеристика мембранного пищеварения**

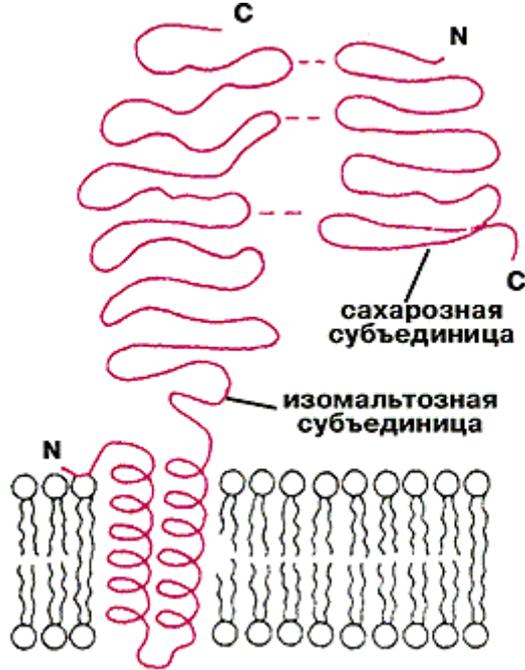
В результате открытия в 1958 г. мембранного пищеварения двухзвенная схема усвоения пищевых веществ была заменена на трехзвенную: полостное пищеварение - мембранное пищеварение - всасывание. Внутриклеточное пищеварение, присущее низшим организмам, у высших животных служит дополнительным механизмом расщепления некоторых малых молекул и играет определенную роль на ранних этапах онтогенеза. Для лучшего понимания процесса ассимиляции пищи в целом кратко охарактеризуем все известные типы пищеварения.

Полостное пищеварение происходит в ротовой полости, в желудке и тонкой кишке, где часто сочетается с мембранным, а иногда и с внутриклеточным. Осуществляется этот тип пищеварения ферментами, которые секретируются клетками и действуют за их пределами. Растворенные в водной фазе ферменты атакуют поглощенные организмом субстраты, разрушая преимущественно крупные молекулы и молекулярные комплексы, т.е. обеспечивают начальные этапы пищеварения.

Внутриклеточное пищеварение реализуется, когда нерасщепленные или частично расщепленные пищевые вещества проникают внутрь клеток, где гидролизуются содержащимися в цитоплазме ферментами. Существует два подтипа внутриклеточного пищеварения: везикулярный и молекулярный. В первом случае проникновение вещества происходит вместе с втянутым внутрь клетки участком плазматической мембраны. В результате этого процесса - эндоцитоза - образуется везикулярная структура, которая часто сливается с лизосомой, содержащей большой набор гидролитических ферментов. В такой вновь образовавшейся структуре - фагосоме - и происходит расщепление поступивших в клетку веществ. Непереваренные остатки фагосомы выбрасываются из клетки. Следует заметить, что эндоцитоз протекает очень медленно, а потому несуществен в обеспечении пищевых потребностей организма. При молекулярном пищеварении находящиеся в цитоплазме ферменты гидролизуют проникающие в клетку небольшие молекулы (димеры и олигомеры).

Мембранное пищеварение обнаружено на всех ступенях эволюционной лестницы. У человека и высших животных этот тип пищеварения осуществляется в тонкой кишке и реализуется ферментами, связанными со структурами мембран кишечных клеток. К этим ферментам относятся: панкреатические - ферменты, которые секретируются клетками поджелудочной железы, поступают вместе с ее соком в тонкую кишку, где адсорбируются на апикальной (внешней, обращенной в полость тонкой кишки) поверхности кишечных клеток; мембранные, или трансмембранные, - собственно кишечные ферменты, которые синтезируются в самих кишечных клетках и затем встраиваются в их апикальную мембрану. В отличие от адсорбированных панкреатических ферментов мембранные прочно связаны с липопротеиновой мембраной микроворсинок щеточной каймы кишечных клеток, что объясняется их молекулярной структурой. Как правило, ферментативно активные белки мембраны кишечных клеток - олигомеры с большой молекулярной массой (так, молекулярная масса щелочной фосфатазы составляет 120-130 кДа, олигосахаридаз - более 200 кДа), как и другие трансмембранные белки, относятся к амфипатическим белкам, т.е. состоят из гидрофильной (до 90-95% от основной массы) и гидрофобной частей. Гидрофильная часть выполняет каталитическую функцию, несет на себе углеводные остатки и существенно выдается над уровнем мембраны, гидрофобная - пронизывает мембрану и может частично выступать на ее внутренней поверхности. Активные центры ферментов обращены в полость тонкой кишки, т.е. ориенти-

рованы по отношению к мембране и водной среде.



Некоторые мембранные ферменты образуют комплекс из двух субъединиц (в данном случае сахарозно-изомальтазный). Гидрофильная его часть выдается над уровнем мембраны, и именно в ней находится активный центр фермента. Гидрофобная часть служит якорем и пронизывает мембрану клетки тонкой кишки.

Этим мембранное пищеварение принципиально отличается от внутриклеточного и полостного типов, но оно малоэффективно по отношению к крупным молекулам и тем более их комплексам. Панкреатические ферменты реализуют преимущественно промежуточные этапы гидролиза пищевых веществ (углеводов, белков, жиров и т.д.), мембранные - заключительные. Мембранное пищеварение объединяет процессы полостного пищеварения и всасывания, что облегчает проникновение расщепленных продуктов в клетку. Для лучшего понимания мембранного пищеварения, за счет которого расщепляется более 80 % всех химических связей в пищевых полимерах, подробнее рассмотрим строение апикальной части кишечной клетки, так как именно ее ферментным аппаратом обусловлен этот столь эффективный и жизненно важный механизм [8].

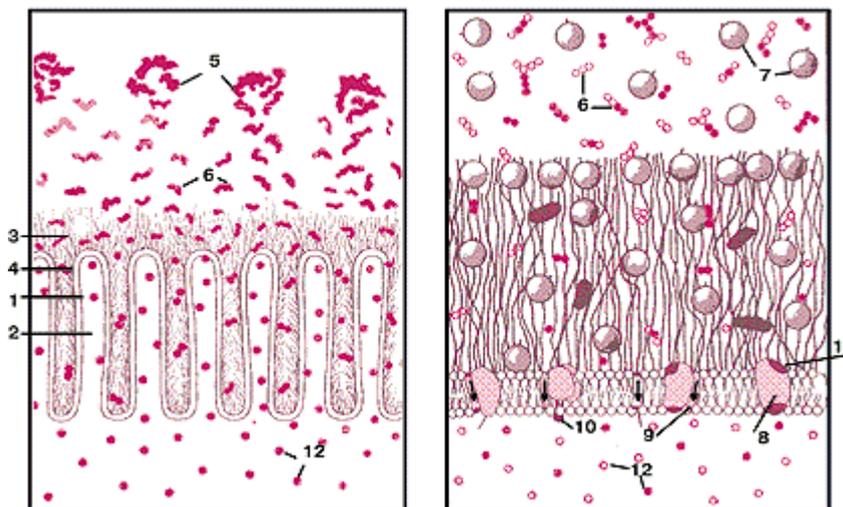


Схема взаимодействий полостного и мембранного пищеварений в тонкой кишке. Гидролиз высокомолекулярных пищевых субстратов происходит в полости и на внутренней поверхности тонкой кишки. Дальнейшая деполимеризация продуктов гидролиза протекает на липопротеиновой мембране за счет адсорбированных преимущественно панкреатических

ферментов (промежуточные этапы гидролиза) и собственно мембранных (заключительные этапы). 1 - мембрана, 2 - микроворсинки, 3 - апикальный гликокаликс, 4 - латеральный гликокаликс, 5 - высокомолекулярные субстраты, 6 - низкомолекулярные субстраты, 7 - панкреатические ферменты, 8 - мембранные ферменты, 9 - транспортная система мембраны, 10 - регуляторные центры ферментов, 11 - каталитические центры ферментов, 12 - продукты.

#### *Строение апикальной поверхности кишечной клетки*

Внешний слой слизистой оболочки тонкой кишки образован однослойным цилиндрическим эпителием, состоящим в основном из всасывающих (абсорбирующих) клеток, которые выполняют пищеварительные и транспортные функции, а также служат барьером между внешней и внутренней средами. Любопытно, что общее число этих клеток у человека составляет примерно  $10^{10}$ , а соматических -  $10^{15}$ . Получается, что каждая кишечная клетка “кормит” около 100 тыс. других клеток организма.

На апикальной поверхности кишечной клетки находится около 3-4 тыс. покрытых мембраной микроворсинок (плазматических выростов), за счет которых поверхность клетки увеличивается примерно в 40 раз. Микроворсинки образуют так называемую щеточную кайму, которая покрыта гликокаликсом (сетью из множества мукополисахаридных нитей, связанных кальциевыми мостиками) толщиной около 0.5 мкм. Расстояния между микроворсинками чрезвычайно малы (в среднем 1-2 мкм), а ячейки сети гликокаликса в сотни раз меньше. Благодаря этому зона щеточной каймы (в здоровом организме) препятствует проникновению бактерий, антигенов, токсических веществ и других высокомолекулярных соединений из кишечной среды во внутреннюю. Исключения составляют лишь молекулы, которые уже подверглись гидролизу в полости тонкой кишки и на ее поверхности.

#### **4. Современная схема переваривания пищи**

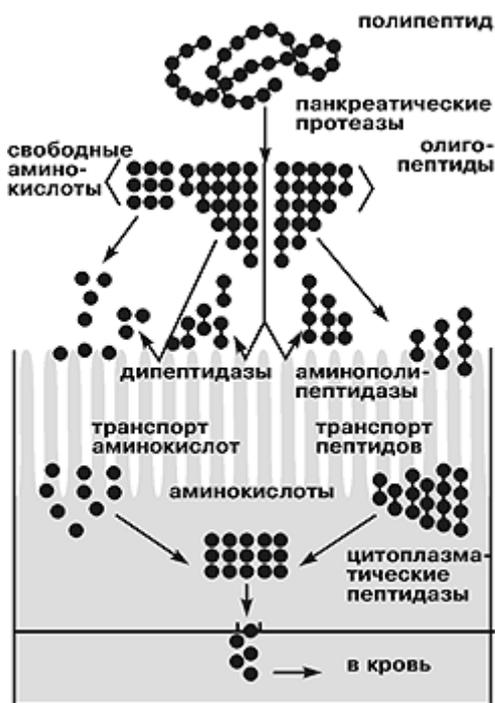
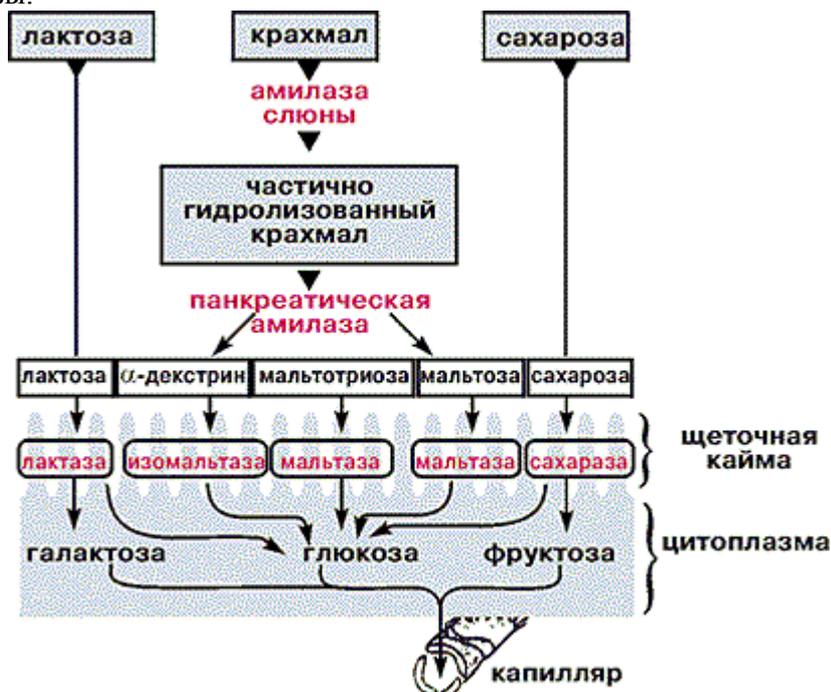
Последовательная обработка пищи происходит в результате ее постепенного перемещения по пищеварительному тракту через отделы (ротовую полость, пищевод, желудок, кишечник), структура и функции которых строго специализированы [9].

В ротовой полости пища подвергается не только механическому измельчению, но и частичной химической обработке: содержащаяся в слюне альфа-амилаза расщепляет углеводы. Далее, минуя пищевод, пищевой комок перемещается в желудок, где смешивается с кислым желудочным соком (обладающим ферментативной активностью, антибактериальными свойствами и способностью денатурировать клеточные структуры и молекулы белков) и образует жидкий или полужидкий химус. Состав желудочного сока соответствует количеству и качеству пищи, а секреторная активность координирована с моторикой желудка. Клетки слизистой оболочки желудка секреторируют ферменты пепсинового ряда, обеспечивающие начальные этапы гидролиза белков (в желудке разрушается около 10% пептидных связей в молекуле белка). Кроме того, под влиянием желудочной липазы происходит частичное расщепление жиров, особенно высокодиспергированных, которые содержатся в молоке и яичных желтках. Из фундального отдела желудка, где в поверхностных слоях пищевой массы происходит гидролиз белков и жиров, а в глубоких - за счет слюнной альфа-амилазы продолжается расщепление углеводов, химус перемещается в пилорический отдел, откуда после частичной нейтрализации эвакуируется в кишечник.

Рассказывая о типах пищеварения, мы косвенно упоминали о процессах, протекающих в тонкой кишке - одном из главных органов пищеварительной системы, где расщепляются белки, углеводы и жиры. Напомним, что здесь реализуются все три типа пищеварения (полостное, мембранное и внутриклеточное), и обсудим лишь некоторые дополнительные детали. После действия пепсинов из желудка в тонкую кишку поступает смесь из незначительного количества аминокислот, а в основном белков, поли- и олигопептидов. Их дальнейшую судьбу определяют ферменты поджелудочной железы, которые поступают в полость тонкой кишки в виде неактивных форм, активация которых происходит в двенадцатиперстной кишке. В результате совместного поэтапного действия этих ферментов (трипсина, хи-

молтрипсина, эластазы и карбоксипептидаз) образуется смесь свободных аминокислот и олигопептидов, состоящих из двух-шести аминокислотных остатков.

Углеводы (крахмал и гликоген) гидролизуются альфа-амилазой до альфа-декстринов, три- и дисахаридов (мальтозы, мальтотриозы, изомальтозы) без значительного накопления глюкозы.



Схемы переваривания и всасывания углеводов (слева) и белков в тонкой кишке.

В гидролизе жиров (триглицеридов животного и растительного происхождения) принимает участие желчь, которую вырабатывают клетки печени. Желчь эмульгирует жиры, что приводит к увеличению поверхности соприкосновения их с липазой, которая при взаимодействии с другим ферментом - колипазой - гидролизует триглицериды, последовательно отщепляя жирные кислоты с образованием ди-, моноглицеридов и незначительного количества жирных кислот и глицерина. В отсутствие колипазы желчные кислоты ингибируют активность липазы. Пищевые фосфолипиды скорее всего должны быть частично гидролизованы панкреатической фосфолипазой A2 прежде, чем триглицериды войдут в контакт с липазой.

Гидролиз пищевых веществ, хотя и незначительный, происходит и на подступах к внешнему слою слизистой оболочки тонкой кишки, а именно в слизи, которая обладает не только защитной, смазывающей и барьерной функциями, но и пищеварительной. В ее слое содержатся как панкреатические, так и мембранные ферменты, попавшие в слизь при слуцивании (десквамации) и деградации кишечных клеток. Заключительные этапы гидролиза белков, углеводов, жиров, нуклеиновых кислот, эфиров фосфорной кислоты, витаминов и т.д. осуществляются мембранными ферментами, встроенными в липопротеиновую апикальную мембрану кишечных клеток.

Дисахариды, поступающие с пищей (например, пищевой сахар) или образующиеся при гидролизе крахмала или гликогена, расщепляются мембранными ферментами до моносахаридов, которые транспортируются через апикальную мембрану кишечных клеток и далее во внутреннюю среду организма, в систему циркуляции [10].

Триглицериды расщепляются под действием не только липазы поджелудочного сока, но и мембранной моноглицеридлипазы. Жиры всасываются в виде жирных кислот и частичного 2-моноглицеридов.

Расщепление белков и продуктов их полостного гидролиза реализуется в дальнейшем кишечными пептидазами, которых значительно больше, чем олигосахаридаз [11]. Полипептиды, поступающие в зону щеточной каймы, расщепляются до олигопептидов, дипептидов и аминокислот, способных к всасыванию. Пептиды, состоящие более чем из трех аминокислотных остатков, гидролизуются преимущественно мембранными ферментами, а три- и дипептиды как мембранными, так и внутриклеточными ферментами цитоплазмы. Глицилглицин и некоторые пролиновые и оксипролиновые дипептиды, не имеющие существенного питательного значения, всасываются частично или полностью в нерасщепленном виде.

В целом за счет мембранного пищеварения расщепляется большая часть глюкозидных, пептидных и эфирных связей.

Есть основания полагать, что внутриклеточные пептидазы обеспечивают также расщепление мало гидролизуемых или не гидролизуемых мембранными ферментами пептидов, транспортируемых через мембрану кишечных клеток. Кроме того, они функционируют у новорожденных, участвуя в расщеплении белков, поступающих в кишечные клетки в этот период жизни. Возможно, они могут также функционировать и при некоторых формах патологии тонкой кишки, сопровождающейся нарушением целостности мембраны кишечных клеток. Существование в кишечных клетках как мембранных, так и внутриклеточных пептидаз повышает надежность клеточной системы протеолиза в целом и предохраняет организм от поступления во внутреннюю среду организма чужеродных белков и антигенов.

Наконец, анализ локализации субэпителиальных процессов гидролиза в тонкой кишке позволил предположить существование “соединительнотканного” пищеварения, которое связано с эндотелием сосудов, лейкоцитами и, возможно, фибробластами [12].

В толстой кишке пищеварение весьма незначительно, так как поступающий в этот отдел химус уже почти не содержит непереваренных пищевых веществ. Тем не менее в слизистой оболочке толстой кишки присутствуют пищеварительные ферменты, что свидетельствует о потенциальной возможности их участия в пищеварительных процессах (например, у больных с короткой тонкой кишкой). В полости толстой кишки присутствуют также в незначительных количествах пищеварительные ферменты и бактериальная флора, вызывающая сбраживание углеводов и гниение белков, в результате чего образуются органические кислоты, газы (углекислый газ, метан, сероводород) и ядовитые вещества (фенол, скатол, индол, крезол), которые после всасывания в кровь обезвреживаются в печени. Вследствие микробного брожения расщепляется и клетчатка. Видовой состав и соотношение отдельных групп микробов, обитающих в кишечнике человека и животных, значительно различаются. В толстой кишке обнаружено более 400 видов микробов. У взрослого человека преобладают облигатно-анаэробные палочки (около 90%), на долю факультативно-анаэробных микробов (кишечной палочки, молочных бактерий, стрептококков) приходится около 10%.

В толстой кишке происходит всасывание воды (до 95%), минеральных и органических компонентов химуса, а также электролитов, глюкозы, аминокислот и некоторых витаминов, продуцируемых кишечной флорой.

#### Библиографический список

1. Наумова У. И. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М.: Наука, 1981.
2. Уголев А. М. Пристеночное (контактное) пищеварение. М.-Л.: изд. АН СССР, 1963.
3. Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л.: Наука, 1972.
4. Морозов И. А., Лысиков Ю. А., Хвьяля С. И. Всасывание и секреция в тонкой кишке, М.: Медицина, 1988.
5. Петровская В. Г., Марко О. П. Микрофлора человека в норме и патологии. М.: Медицина, 1976.
7. Ленинджер А. Основы биохимии. Пер. с англ. М.: Мир, 1985, т. 3.
8. Бабин В.Н., Домарадский И.В., Дубинин А.В., Кондракова О.А., "Биохимические и молекулярные аспекты симбиоза человека и его микрофлоры". Российский химический журнал, М., 1994г, №6., с.66-78.
9. Н.Н. Иезуитова, Н.М. Тимофеева. Пищеварение у человека и высших животных. Природа. № 8, 1999 г.

### Тема 13. Характеристика мышечной системы

1. Физиология мышц
2. Классификация мышц.
3. Механизм мышечного сокращения.
4. Работа мышц.
5. Двигательная сенсорная система

#### 1. Физиология мышц

И.М. Сеченов в книге «Рефлексы головного мозга» пишет: «Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению – мышечному движению. Смеётся ли ребёнок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге – везде окончательным фактором является мышечное движение».

Скелетные мышцы приводят в движение кости, активно изменяют положение тела человека, участвуют в образовании стенок ротовой, брюшной полостей, таза, входят в состав стенок глотки, верхней части пищевода, гортани, осуществляют движения глазного яблока и слуховых косточек, дыхательные и глотательные движения. Скелетные мышцы удерживают тело человека в равновесии, перемещают его в пространстве. Общая масса скелетной мускулатуры у новорожденного ребенка составляет 20-22% массы тела; у взрослого человека достигает 40%; у пожилых и старых людей уменьшается до 25-30%. У человека около 400 поперечнополосатых мышц, сокращающихся произвольно под воздействием импульсов, поступающих по нервам из центральной нервной системы.

Пучки поперечно-полосатых мышечных волокон образуют скелетные мышцы, которые иннервируются мотонейронами—двигательными нейронами передних рогов спинного мозга. В зависимости от ряда морфофизиологических показателей (толщины волокон, содержания в них миоглобина, количества митохондрий, активности окислительных ферментов) различают красные, белые и промежуточные поперечно-полосатые мышечные волокна.

Красные волокна богаты саркоплазмой, миоглобином и митохондриями, активность окислительных ферментов в них высокая, однако они самые тонкие, количество миофибрилл в них невелико и они расположены группами. Более толстые промежуточные волокна беднее миоглобином и митохондриями. И наконец, самые толстые белые волокна содержат меньше всего саркоплазмы, миоглобина и митохондрий, но количество миофибрилл в них больше и располагаются они равномерно, в них ниже активность окислительных ферментов. Структура и функция волокон неразрывно связаны между собой. С функциональной точки зрения мышца состоит из двигательных единиц. Каждая двигательная единица — это группа мышечных волокон (миосимпластов), иннервируемых одним двигательным нейроном передних рогов спинного мозга, которые сокращаются одновременно. У человека двигательная единица, как правило, состоит из 150 (и более) мышечных волокон. Причем в различных мышцах число волокон, входящих в состав двигательной единицы, различно. Так, например, в наружной прямой мышце глаза человека двигательная единица включает в себя 13-20 мышечных волокон, в двуглавой мышце плеча — 750-1000, в медиальной головке икроножной мышцы — 1500-2000 (И. Рюэгг, 1985). Будучи иннервируемыми одним двигательным нейроном, все мышечные волокна одной двигательной единицы сокращаются одновременно, но различные двигательные единицы могут сокращаться как одновременно, так и последовательно.

Поперечно-полосатые мышечные волокна одной двигательной единицы идентичны по своему строению и функциональным особенностям. Различают две разновидности двигательных единиц: медленные и быстрые. Медленные двигательные единицы состоят из небольшого числа богатых митохондриями и окислительными ферментами красных мышечных волокон, которые хорошо кровоснабжаются (4-6 капилляров на одно мышечное волокно). Такие двигательные единицы развивают небольшую силу, сокращаются медленно, выполняют длительную работу умеренной мощности, практически не утомляясь.

Быстрые двигательные единицы, в свою очередь, подразделяются на две группы: легко утомляемые и устойчивые к утомлению. Легко утомляемые образованы большим количеством белых мышечных волокон, они сокращаются с большой скоростью, развивая при этом большую силу, однако быстро утомляются. Эти двигательные единицы способны выполнять большую работу в течение короткого времени. Быстрые, устойчивые к утомлению двигательные единицы сильные и сокращаются быстро. Они образованы промежуточными волокнами, которые по своим морфофункциональным особенностям занимают положение между медленными неустойчивыми (красные) и быстрыми утомляемыми (белые).

Скелетные мышцы человека содержат мышечные волокна всех типов, однако в зависимости от функции мышцы в ней преобладает тот или иной тип волокон. Например, в четырехглавой мышце бедра человека относительное количество «красных» волокон (медленных единиц) колеблется в пределах от 40 до 98%. В то же время соотношение тех и других в каждой мышце строго индивидуально и детерминировано генетически (D.R. Wilkie, 1976). Чем больше в мышцах «белых» (быстрых) волокон, тем человек лучше приспособлен к выполнению физической работы, требующей большой силы и скорости; чем больше «красных» (медленных) волокон, тем выносливее человек.

Из эпимизия в мышцу проникают кровеносные сосуды, разветвляющиеся во внутреннем перемизии и эндомизии, в последнем располагаются капилляры и нервные волокна. Мышцы и сухожилия богаты чувствительными нервными окончаниями, воспринимающими «мышечное и сухожильное чувство» -- информацию о тонусе мышечных волокон, степени их сокращения, растяжении сухожилий — и передающими ее по нервам в мозг. Эти рецепторы образуют нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена, окруженные соединительнотканной капсулой. Двигательные окончания аксонов образуют моторные бляшки (аксомышечные синапсы), напоминающие по своему строению синапсы.

Мышечные пучки формируют брюшко, переходящее в сухожильную часть. Проксимальный отдел мышцы — ее головка — начинается от кости; дистальный конец — хвост (сухожилие) — прикрепляется к другой кости. Исключением из этого правила являются мими-

ческие мышцы, мышцы дна полости рта и промежности, которые не прикрепляются к костям. Начало мышцы находится проксимальнее, чем точка ее прикрепления, которая располагается дистальнее. Начало сокращающейся мышцы остается неподвижным, это ее фиксированная точка. На другой кости, к которой прикрепляются мышцы, находится подвижная точка. При сокращении мышцы она изменяет свое положение. При некоторых движениях положения фиксированной и подвижной точек меняются.

Сухожилия различных мышц отличаются друг от друга. Так, мышцы конечностей имеют узкие и длинные сухожилия. Широкое и плоское сухожилие, сухожильное растяжение, или апоневроз, характерно для мышц, участвующих в формировании стенок полостей тела. Брюшко некоторых мышц разделено промежуточным сухожилием, например двубрюшная мышца. На протяжении некоторых мышц имеются промежуточные сухожилия, называемые сухожильными перемычками, например прямая мышца живота. Будучи относительно тонким, сухожилие мало растяжимо, обладает значительной прочностью и выдерживает огромные нагрузки. Так, например, сухожилие четырехглавой мышцы бедра способно выдержать растяжение силой в 600 кг, Ахиллово сухожилие — в 400 кг.

Форма мышцы связана с ее функцией. На конечностях чаще всего встречаются мышцы веретенообразной формы, т.к. они прикрепляются общими своими концами к длинным костям, выполняющим роль рычагов (например, двуглавая мышца плеча). Мышцы лентовидной формы либо в виде пластин участвуют в образовании стенок туловища (например, косые и поперечные мышцы живота). Пучки некоторых мышц расположены циркулярно (например, круговая мышца рта). Эти мышцы — сжиматели, они окружают ротовое, заднепроходное и другие естественные отверстия тела человека.

Мышцы имеют ряд вспомогательных образований. Каждая мышца или группа сходных по функциям мышц окружены своей собственной фасцией. Если мышцы лежат в несколько слоев, то между соседними мышцами располагаются листки фасции: между поверхностными — поверхностный, между глубокими — глубокий. Поверхностная фасция отделяет мышцы от подкожной клетчатки. Она целиком окутывает все мышцы какой-нибудь области (например, конечности). Мышечные перегородки разделяют группы мышц, выполняющих различную функцию.

Синовиальное влагалище отделяет движущееся сухожилие от неподвижных стенок фиброзного влагалища и устраняет их трение. Синовиальное влагалище представляет собой заполненную небольшим количеством жидкости полость, ограниченную висцеральным и париетальным листками.

Элементы биомеханики. При сокращении концы мышцы, прикрепленные к костям, приближаются друг к другу. Кости, соединенные суставами, действуют как рычаги. В биомеханике выделяют два типа рычагов: рычаг первого рода - точки приложения действующих на него сил (сопротивления и приложения силы) находятся по разные стороны от точки опоры; рычаг второго рода - обе силы прилагаются по одну сторону от точки опоры.

Изменяя положение костных рычагов, мышцы действуют на суставы. При этом каждая мышца действует на сустав только в одном направлении. У одноосного сустава (цилиндрический, блоковидный) имеются две действующие на него мышцы, являющиеся антагонистами; одна мышца — сгибатель, другая разгибатель. В то же время на каждый сустав в одном направлении действуют, как правило, две мышцы и более, являющиеся синергистами. У двухосного сустава (эллипсоидный, мышцелковый, седловидный) мышцы группируются соответственно двум его осям, вокруг которых совершаются движения. К шаровидному суставу, имеющему три оси движения (многоосный сустав), мышцы прилегают со всех сторон. Так, например, в плечевом суставе имеются мышцы сгибатели и разгибатели (движения вокруг фронтальной оси), отводящие и приводящие (движения вокруг сагиттальной оси) и вращатели, осуществляющие движения вокруг продольной оси: вовнутрь (пронаторы) и к наружи (супинаторы).

К группе мышц синергистов или антагонистов имеются главные, которые осуществляют конкретное движение, и вспомогательные, которые как бы моделируют движение и

создают его индивидуальный характер. При сокращении соответствующих мышц тело человека, не совершая тех или иных движений, удерживается в определенном положении. Исходя из этого различают три вида работы мышц: преодолевающую, уступающую и удерживающую.

Одна из функций человеческого организма — изменение положения частей тела, передвижение в пространстве. Движения происходят при участии костей, выполняющих функции рычагов, и скелетных мышц, которые вместе с костями и их соединениями образуют опорно-двигательный аппарат. Кости и соединения костей составляют пассивную часть опорно-двигательного аппарата, а мышцы, выполняющие функции сокращения и изменения положения костей представляют собой активную часть.

Скелет и образующие его кости, имеющие сложное строение и химический состав, обладают большой прочностью. Они выполняют в организме функции опоры, передвижения и защиты.

Опорная функция скелета состоит в том, что кости поддерживают прикрепляющиеся к ним мягкие ткани, участвуют в образовании стенок полостей, в которых помещаются внутренние органы. Без скелета тело человека, на которое действуют силы тяжести, не могло бы занимать определенное положение в пространстве.

К костям прикрепляются фасции, связки, являющиеся элементами мягкого остова, или мягкого скелета, который также принимает участие в удержании органов возле костей, образующих твердый скелет (остов). Кости скелета выполняют функции длинных и коротких рычагов, приводимых в движение мышцами. В результате части тела обладают способностью к передвижению. Скелет образует вместилища для жизненно важных органов, защищает их от внешних воздействий. Так, в полости черепа находится головной мозг, в позвоночном канале — спинной мозг; грудная клетка защищает сердце, легкие, крупные сосуды; костный таз — органы половой и мочевой систем и т. д.

## **2. Классификация мышц.**

У человека существует 3 вида мышц: поперечно-полосатые скелетные мышцы, особая поперечно-полосатая сердечная мышца и гладкие мышцы внутренних органов. Функциональной единицей мышцы является двигательная единица, состоящая из мотонейрона спинного мозга, его аксона (двигательного нерва) с многочисленными окончаниями и иннервируемых им мышечных волокон. Возбуждение мотонейрона вызывает одновременное сокращение всех входящих в эту единицу мышечных волокон.

Мышечное волокно представляет собой вытянутую клетку (ее диаметр около 10-100 мкм, а длина 10-12 см). В состав волокна входят его оболочка - сарколемма, жидкое содержимое - саркоплазма, ядро, митохондрии, рибосомы, сократительные элементы - миофибриллы, а также замкнутая система продольных трубочек и цистерн, расположенных вдоль миофибрилл и содержащих ионы  $Ca^{2+}$ , - саркоплазматический ретикулум. Поверхностная мембрана клетки через равные промежутки образует поперечные трубочки, входящие внутрь мышечного волокна, по которым внутрь клетки проникает потенциал действия при ее возбуждении.

Миофибриллы - тонкие волокна, содержащие 2 вида сократительных белков: тонкие нити актина и вдвое более толстые нити миозина. Они расположены так, что вокруг миозиновых нитей находится 6 актиновых нитей, в вокруг каждой актиновой — 3 миозиновых. Миофибриллы разделены 2-мембранами на отдельные участки - саркомеры, в средней части которых расположены преимущественно миозиновые нити, а актиновые нити прикреплены к 2-мембранам по бокам саркомера. Актин состоит из двух форм белка: 1) глобулярной формы - в виде сферических молекул и 2) палочковидных молекул тропомиозина, скрученных в виде двунитчатых спиралей в длинную цепь. На протяжении этой двойной актиновой нити каждый виток содержит по 14 молекул глобулярного актина, а также центры связывания ионов  $Ca^{2+}$ . В этих центрах содержится особый белок (тропонин), участвующий в образовании связи актина с миозином. Миозин составлен из уложенных параллельно белковых

нитей. На обоих концах его имеются отходящие в стороны шейки с утолщениями - головками благодаря которым образуются поперечные мостики между миофибриллами и актином.

Единой классификации скелетных мышц нет. Мышцы подразделяют по их положению в теле человека, по форме, направлению мышечных волокон, функции, по отношению к суставам. Бывают мышцы поверхностные и глубокие, медиальные и латеральные, наружные и внутренние.

По форме мышцы очень разнообразны. Наиболее часто встречаются веретенообразные мышцы, характерные для конечностей (прикрепляются к костям, выполняющим роль рычагов), и широкие мышцы, участвующие в образовании стенок туловища. Например, веретенообразной является двуглавая мышца плеча, а широкой — прямая мышца живота, наружная, внутренняя косые и поперечная мышцы живота широчайшая мышца спины. Пучки мышечных волокон веретенообразных мышц ориентированы параллельно длинной оси мышцы. Если мышечные пучки лежат по одну сторону от сухожилия под углом к нему, мышцу называют одноперистой, а если с обеих сторон от сухожилия, то мышца будет двуперистая. Иногда мышечные пучки сложно переплетаются и к сухожилию подходят с нескольких сторон. В таких случаях образуется многoperистая мышца.

Сложность строения мышц может заключаться в наличии у некоторых из них двух, трех или четырех головок, двух и нескольких сухожилий — “хвостов”. Так, мышцы, имеющие две головки и больше, начинаются на различных рядом лежащих костях или от различных точек одной кости. Затем эти головки соединяются и образуют общее брюшко и общее сухожилие. Такие мышцы имеют соответствующее их строению название: *biceps* — двуглавая, *triceps* — трехглавая, *quadriceps* — четырехглавая. От одного общего брюшка может отходить несколько сухожилий, прикрепляющихся к различным костям: например, на кисти, на стопе к фалангам пальцев — длинный сгибатель пальцев. У некоторых мышц образующие их пучки имеют циркулярное (круговое) направление. Такие мышцы обычно окружают естественные отверстия тела (ротовое и заднепроходное) и выполняют функцию сжимателей — сфинктеров.

Названия мышц имеют разное происхождение. В названиях мышц получили отражение их форма: ромбоидная, трапецевидная, квадратная; величина: большая, малая, длинная, короткая; направление мышечных пучков или самой мышцы: косая, поперечная; строение: двуглавая, трехглавая, двубрюшная и т. д.; их начало прикрепления: плечелучевая, грудино-ключично-сосцевидная мышцы; функция, которую они выполняют: сгибательная, разгибательная, вращательная, поднимательная.

### **3. Механизм мышечного сокращения.**

При произвольной внутренней команде сокращение мышцы человека начинается примерно через 0.05 с (50 мс). За это время моторная команда передается от коры больших полушарий к мотонейронам спинного мозга и по двигательным волокнам к мышце. Подойдя к мышце, процесс возбуждения должен с помощью медиатора преодолеть нервно-мышечный синапс, что занимает примерно 0.5 мс. Медиатором здесь является ацетилхолин, который содержится в синаптических пузырьках в пресинаптической части синапса. Нервный импульс вызывает перемещение синаптических пузырьков к пресинаптической мембране, их опорожнение и выход медиатора в синаптическую щель. Действие ацетилхолина на постсинаптическую мембрану чрезвычайно кратковременно, после чего он разрушается ацетилхолинэстеразой на уксусную кислоту и холин.

По мере расходования запасы ацетилхолина постоянно пополняются путем его синтеза в пресинаптической мембране. Однако, при очень частой и длительной импульсации мотонейрона расход ацетилхолина превышает его пополнение, а также снижается чувствительность постсинаптической мембраны к его действию. В результате чего нарушается проведение возбуждения через нервно-мышечный синапс. Выделившийся в синаптическую щель медиатор прикрепляется к рецепторам постсинаптической мембраны и вызывает в ней явления деполяризации. Небольшое подпороговое раздражение вызывает лишь местное возбуждение или небольшой амплитуды потенциал концевой пластинки (ПКП).

При достаточной частоте нервных импульсов ПКП достигает порогового значения и на мышечной мембране развивается мышечный потенциал действия. Он (со скоростью  $>5$  м/с) распространяется вдоль по поверхности мышечного волокна и заходит в поперечные трубочки внутрь волокна. Повышая проницаемость клеточных мембран, потенциал действия вызывает выход из цистерн и трубочек саркоплазматического ретикулума ионов  $Ca^{2+}$ , которые проникают в миофибриллы, к центрам связывания этих ионов на молекулах актина.

Под влиянием  $Ca^{2+}$  длинные молекулы тропомиозина проворачиваются вдоль оси и скрываются в желобки между сферическими молекулами актина, открывая участки прикрепления головок миозина к актину. Тем самым между актином и миозином образуются поперечные мостики. При этом головки миозина совершают гребковые движения, обеспечивая скольжение нитей актина вдоль нитей миозина с обоих концов саркомера к его центру, т.е. механическую реакцию мышечного волокна. Энергия гребкового движения одного мостика производит перемещение на 1 % длины актиновой нити. Для дальнейшего скольжения сократительных белков друг относительно друга мостики между актином и миозином должны распадаться и вновь образовываться на следующем центре связывания  $Ca^{2+}$ . Такой процесс происходит в результате активации в этот момент молекул миозина. Миозин приобретает свойства фермента АТФазы, который вызывает распад АТФ. Выделившаяся при распаде АТФ энергия приводит к разрушению имеющихся мостиков и образованию в присутствии  $Ca^{2+}$  новых мостиков на следующем участке актиновой нити. В результате повторения подобных процессов многократного образования и распада мостиков сокращается длина отдельных саркомеров и всего мышечного волокна в целом. Максимальная концентрация кальция в миофибрилле достигается уже через 3 мс после появления потенциала действия в поперечных трубочках, а максимальное напряжение мышечного волокна - через 20 мс. Весь процесс от появления мышечного потенциала действия до сокращения мышечного волокна называется электромеханической связью (или электромеханическим сопряжением). В результате сокращения мышечного волокна актин и миозин более равномерно распределяются внутри саркомера, и исчезает видимая под микроскопом поперечная исчерченность мышцы. Расслабление мышечного волокна связано с работой особого механизма - "кальциевого насоса", который обеспечивает откачку ионов  $Ca^{2+}$  из миофибрилл обратно в трубочки саркоплазматического ретикулума.

#### 4. Работа мышц.

Основное свойство мышечной ткани, образующей скелетные мышцы, — сократимость — приводит к изменению длины мышцы под влиянием нервных импульсов. Мышцы действуют на костные рычаги, соединяющиеся при помощи суставов, при этом каждая мышца действует на сустав только в одном направлении. У одноосного сустава (цилиндрический, блоковидный) движение костных рычагов совершается только вокруг одной оси. Мышцы располагаются по отношению к такому суставу с двух сторон и действуют на него в двух направлениях (сгибание — разгибание; приведение — отведение, вращение). Например, в локтевом суставе одни мышцы — сгибатели, другие — разгибатели. Мышцы, действующие на сустав в противоположных направлениях (сгибатели и разгибатели), являются антагонистами. На каждый сустав в одном направлении, как правило, действуют две или более мышцы. Такие содружественно действующие в одном направлении мышцы называют синергистами. У двуосного сустава (эллипсоидный, мышцелковый, седловидный) мышцы группируются соответственно двум его осям, вокруг которых совершаются движения. К шаровидному суставу, имеющему три оси движения (многоосный сустав), мышцы прилежат с нескольких сторон и действуют на него в разных направлениях. Так, например, в плечевом суставе имеются мышцы — сгибатели и разгибатели, осуществляющие движение вокруг фронтальной оси, отводящие и приводящие — вокруг сагиттальной оси и вращатели — вокруг продольной оси: внутрь — пронаторы и к наружи — супинаторы.

В группе мышц, выполняющих то или иное движение, можно выделить мышцы главные, обеспечивающие данные движения, и вспомогательные, о подсобной роли которых го-

ворит само название. Они дополняют, моделируют движение, придают ему индивидуальные особенности.

Для функциональной характеристики мышц используются такие показатели, как их анатомический и физиологический поперечники. Анатомический поперечник — это площадь поперечного сечения, перпендикулярного длиннику мышцы и проходящего через брюшко в наиболее широкой его части. Этот показатель характеризует величину мышцы, ее толщину. Физиологический поперечник представляет собой суммарную площадь поперечного сечения всех мышечных волокон, входящих в состав мышцы.

### **5. Двигательная сенсорная система**

Двигательная сенсорная система служит для анализа состояния двигательного аппарата его движения и положения. Информация о степени сокращения скелетных мышц, натяжении сухожилий, изменении суставных углов необходима для регуляции двигательных актов и поз. Двигательная сенсорная система состоит из следующих 3-х отделов: 1) периферический отдел, представленный проприорецепторами, расположенными в мышцах, сухожилиях и суставных сумках; 2) проводниковый отдел, который начинается биполярными клетками (первыми нейронами), тела которых расположены вне ЦНС - в спинномозговых узлах, один их отросток связан с рецепторами, другой входит в спинной мозг и передает проприоцептивные импульсы ко вторым нейронам в продолговатый мозг (часть путей от проприоцепторов направляется в кору мозжечка), а далее к третьим нейронам - релейным ядрам таламуса (в промежуточный мозг); 3) корковый отдел находится в передней центральной извилине коры больших полушарий.

К проприорецепторам относятся мышечные веретена, сухожильные органы и суставные рецепторы (рецепторы суставной капсулы и суставных связок). Все эти рецепторы представляют собой механорецепторы, специфическим раздражителем которых является их растяжение. Мышечные веретена прикрепляются к мышечным волокнам параллельно - один конец к сухожилию, а другой - к волокну. Каждое веретено покрыто капсулой, образованной несколькими слоями клеток, которая в центральной части расширяется и образует ядерную сумку. Внутри веретена содержится несколько (от 2 до 14) тонких внутриверетенных или так называемых интрафузальных мышечных волокон. Эти волокна в 2-3 раза тоньше обычных волокон скелетных мышц (экстрафузальных).

Интрафузальные волокна подразделяются на два типа: 1) длинные, толстые, с ядрами в ядерной сумке, которые связаны с наиболее толстыми и быстропроводящими афферентными нервными волокнами - они информируют о динамическом компоненте движения (скорости изменения длины мышцы) 2) короткие, тонкие, с ядрами, вытянутыми в цепочку, информирующие о статическом компоненте (удерживаемой в данный момент длине мышцы). Окончания афферентных нервных волокон намотаны на интрафузальные волокна рецептора. При растяжении скелетной мышцы происходит растяжение и мышечных рецепторов, которое деформирует окончания нервных волокон и вызывает появление в них нервных импульсов. Частота проприоцептивной импульсации возрастает с увеличением растяжения мышцы, а также при увеличении скорости ее растяжения. Тем самым нервные центры информируются о скорости растяжения мышцы и ее длине. Сухожильные органы расположены в месте перехода мышечных волокон в сухожилия. Сухожильные рецепторы (окончания нервных волокон) оплетают тонкие сухожильные волокна, окруженные капсулой. В результате последовательного крепления сухожильных органов к мышечным волокнам (а в ряде случаев - к мышечным веретенам), растяжение сухожильных механорецепторов происходит при напряжении мышц. Таким образом, в отличие от мышечных веретен, сухожильные рецепторы формируют нервные центры о степени напряжения мышц и скорости его развития.

Суставные рецепторы информируют о положении отдельных частей тела в пространстве и относительно друг друга. Эти рецепторы представляют собой свободные нервные окончания или окончания, заключенные в специальную капсулу. Одни суставные рецепторы посылают информацию о величине суставного угла, т. е. о положении сустава. Их импульсация продолжается в течение всего периода сохранения данного угла. Она тем большей

частоты, чем больше сдвиг угла. Другие суставные рецепторы возбуждаются только в момент движения в суставе, т. е. посылают информацию о скорости движения. Частота их импульсации возрастает с увеличением скорости изменения суставного угла. Сигналы, идущие от рецепторов мышечных веретен, сухожильных органов, суставных сумок и тактильных рецепторов кожи, называют кинестетическими, т. е. информирующими о движении тела. Их участие в произвольной регуляции движений различно.

Сигналы от суставных рецепторов вызывают заметную реакцию в коре больших полушарий и хорошо осознаются. Благодаря им человек лучше воспринимает различия при движениях в суставах, чем различия в степени напряжения мышц при статических положениях или поддержании веса. Сигналы же от других проприорецепторов, поступающие преимущественно в мозжечок, обеспечивают бессознательную регуляцию, подсознательный контроль движений и поз.

Точка приложения равнодействующих всех сил по отношению к телу человека — это центр его тяжести. Общий центр тяжести у мужчин расположен на уровне II крестцового позвонка, у женщин, — несколько ниже, у детей — выше; у новорожденного — на уровне VI грудного, у двухлетнего — I поясничного, у шестилетнего — III поясничного позвонка.

Мышцы головы делятся на две группы: мимические и жевательные. Однако следует подчеркнуть, что в ряде случаев они функционируют совместно (членораздельная речь, жевание, глотание, зевота). Мимические мышцы располагаются под кожей лица, в основном радиально или циркулярно вокруг ротового, носового отверстий, глазницы, наружного слухового прохода. Они начинаются от костей или фасций и вплетаются в кожу, осуществляя мимические движения. К мимическим относятся мышцы свода черепа, ушной раковины, окружности глазной и ротовой щелей, носовых отверстий.

Жевательные мышцы располагаются на боковых отделах черепа по четыре с каждой стороны, две из них (жевательная и височная) — более поверхностно, две (крыловидные) — в нижневисочной ямке. Все они начинаются на костях лица и прикрепляются к нижней челюсти, приводя ее в движение.

Мышцы спины. Спина занимает заднюю поверхность туловища от наружного затылочного выступа и верхней выйной линии наверху до крестцово-подвздошных сочленений, задних отделов гребней подвздошных костей и копчика внизу. Спереди область спины ограничена задними подмышечными линиями. Мышцы спины располагаются послойно. Различают поверхностные и глубокие мышцы.

Поверхностные мышцы. Это трапециевидная, широчайшая спины, большая и малая ромбовидные, поднимающая лопатку, верхняя и нижняя задние ромбовидные. Они прикрепляются к лопатке, ключице, плечевой кости и осуществляют их движение. Последние две прикрепляются к ребрам, участвуют в акте вдоха.

Глубокие мышцы. К глубоким относятся ременная мышца шеи и головы, мышца, выпрямляющая позвоночник, которые особо развиты у человека в связи с прямохождением. а также поперечно-остистая, межостистые и межпоперечные. Эти мышцы разгибают позвоночник и удерживают тело человека в вертикальном положении. Четыре подзатылочные мышцы (большая и малая прямые, верхняя и нижняя косые) осуществляют движение головы.

Мышцы шеи. Область шеи наверху ограничена линией, идущей по нижнему краю тела и ветви нижней челюсти до височно-нижнечелюстного сустава и вершины сосцевидного отростка височной кости, верхней выйной линии, наружному затылочному выступу, внизу — яремной вырезкой грудины, верхними краями ключицы и далее линией, соединяющей последние с остистым отростком VII шейного позвонка. Шея разделена позвоночником на два отдела: меньший задний и передний — собственно область шеи. Движения шеи чаще всего комбинированные, их совершает большое количество мышц, которые делятся на две большие группы: мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, и глубокие.

Мышцы, лежащие поверх гортани и кровеносных сосудов, делятся на три группы: поверхностные, надподъязычные и подподъязычные. Последние две группы осуществляют движения подъязычной кости.

К поверхностным мышцам относятся подкожная мышца шеи, которая у человека сильно редуцирована и является остатком мышцы, окутывающей все тело многих млекопитающих, и грудино-ключично-сосцевидная, наиболее развитая у человека в связи с прямохождением. При двухстороннем сокращении они запрокидывают голову, при одностороннем — наклоняют ее.

Надподъязычные мышцы расположены между нижней челюстью и подъязычной костью. Это двубрюшная, шилоподъязычная, челюстно-подъязычная и подбородочно-подъязычная. Они поднимают подъязычную кость.

Подподъязычные мышцы расположены под кожей впереди гортани, трахеи и щитовидной железы. Это грудино-подъязычная, грудино-щитовидная, лопаточно-подъязычная и щитоподъязычная. Они осуществляют движения гортани и опускают подъязычную кость.

Глубокие мышцы расположены на шейном отделе позвоночника (спереди и сбоку). К ним относятся лестничные, которые поднимают I и II ребра, длинные мышцы головы и шеи, участвующие в движении головы и шеи.

Мышцы груди. Область груди, расположенная на передней поверхности туловища, сверху ограничена яремной вырезкой грудины и верхними краями ключиц, внизу — линией, проходящей через основание мечевидного отростка, реберные дуги по направлению к XII грудному позвонку, с боков задними подмышечными линиями. Мышцы груди также располагаются послойно.

Поверхностные мышцы (большая и малая грудные, подключичная и передняя зубчатая) прикрепляются к лопатке, ключице и плечевой кости, они осуществляют их движения.

К глубоким мышцам груди относятся наружные и внутренние межреберные, подреберные, поднимающие ребра и поперечные. Они расположены целиком на груди и осуществляют движения ребер. В усиленном вдохе участвуют диафрагма, лестничные, грудино-ключично-сосцевидная, большие и малые грудные и другие мышцы; в усиленном выдохе — подреберные, поперечная груди, мышцы живота.

Мышцы живота. Под диафрагмой расположена брюшная полость, в которой залегают брюшные органы. Брюшная полость выстлана изнутри париетальным листком брюшины, который переходит на внутренности.

В связи с прямохождением брюшная стенка человека не несет тяжести внутренностей. Она лишена костного скелета, мощные мышцы, образующие брюшной пресс, компенсируют отсутствие скелета. Мышцы живота расположены послойно. Различают три группы: мышцы боковых стенок (наружная и внутренняя косые, поперечные), мышцы передней стенки (прямая, пирамидальная) и мышцы задней стенки (квадратная мышца поясницы). Мышцы живота — брюшной пресс — предохраняют внутренности, оказывают на них давление и удерживают в определенном положении, а также участвуют в движениях позвоночника и ребер.

Мышцы боковых стенок переходят в обширные апоневрозы. В результате перекреста волокон апоневрозов обеих сторон образуется белая линия живота, расположенная по его средней линии от мечевидного отростка грудины до лобкового симфиза. Почти на середине ее находится пупочное кольцо. Нижний край апоневроза наружной косой мышцы перекидывается между верхней передней подвздошной осью и лобковым бугорком, подворачиваясь внутрь в виде желоба. Этот край называется паховой (Пупартовой) связкой.

Щелевидный парный паховый канал длиной 4-5 см расположен в паховой области в толще мышц живота, направлен косо книзу и медиально, у мужчин через него проходит семенной канатик, у женщин — круглая связка матки.

Диафрагма служит верхней стенкой брюшной полости, она участвует в акте дыхания и вместе с мышцами живота — в осуществлении функции брюшного пресса. Диафрагма, которая имеется только у млекопитающих, представляет собой тонкую мышцу, изогнутую в виде купола, обращенного в грудную полость. Правая часть купола расположена несколько

выше, чем левая. Мышечные пучки, конвергируя от периферии к середине диафрагмы, переходят в ее сухожильный центр. Через диафрагму проходят аорта, пищевод, симпатические стволы, вены, нервы и т.д.

Дно малого таза (нижняя стенка брюшной полости) сформировано двумя группами мышц, образующих диафрагму таза и мочеполовую. Диафрагма таза образована мощной мышцей, поднимающей задний проход. Мышца каждой стороны треугольной формы состоит из множества пучков, начинающихся на внутренней поверхности таза. Обе мышцы спускаются вниз наподобие воронки, окружают конечный отдел прямой кишки и прикрепляются к копчику. Мышца формирует дно полости таза и укрепляет его, а также часть стенки мочевого пузыря, влагалища, суживает влагалище. В поверхностном слое лежит наружный сфинктер заднего прохода, расположенный непосредственно под кожей.

В мочеполовой диафрагме различают глубокое и поверхностное пространства промежности. В первом находятся парная глубокая поперечная мышца промежности, укрепляющая диафрагму, и сфинктер мочеиспускательного канала, являющийся по существу частью предыдущей мышцы. В поверхностном пространстве лежат парная луковично-губчатая мышца, которая окружает у мужчин луковичу полового члена и его губчатое тело, у женщин — наружное отверстие влагалища; седалищно-перистая мышца, способствующая эрекции полового члена или клитора; поперечная мышца промежности. Мышцы обеих диафрагм окутаны фасциальными листками. Большинство мышц промежности вплетаются в сухожильный центр, который образован пучками плотной волокнистой соединительной ткани.

Мышцы верхней конечности. Рука как орган труда выполняет многочисленные и разнообразные движения, которые осуществляет большое количество мышц. Многие из них начинаются на ребрах, груди и позвоночнике и прикрепляются к костям пояса верхней конечности и плечевой кости. Мышцы верхней конечности подразделяются на мышцы плечевого пояса и мышцы свободной верхней конечности.

Мышцы плечевого пояса со всех сторон окружают плечевой сустав. Поверхностный слой образован дельтовидной мышцей, глубокий — над и подосной, большой и малой круглыми, подлопаточной и клювовидно-плечевой мышцами.

Мышцы свободной верхней конечности. Мышцы плеча делятся на две группы: передние являются сгибателями (двуглавая и лучевая), задние -- разгибатели (трехглавая и локтевая). Мышцы предплечья также делятся на две группы: переднюю и заднюю. К первой относятся семь сгибателей кисти и пальцев: плечелучевая, лучевой и локтевой сгибатели запястья, длинная ладонная (часто отсутствует), поверхностный и глубокий сгибатели пальцев, длинный сгибатель большого пальца и два пронатора – круглый и квадратный. Сгибатели пальцев осуществляют чрезвычайно тонкие и высокодифференцированные движения, которые свойственны лишь человеку разумному. Благодаря специальным упражнениям можно достигнуть необычайной точности и сложности движений. Во вторую группу входит девять разгибателей кисти и пальцев: длинный и короткий лучевые разгибатели запястья, локтевой разгибатель запястья, разгибатель пальцев, разгибатели мизинцев и указательного пальца, длинный и короткий разгибатели большого пальца, длинная мышца, отводящая большой палец, и один супинатор. Все они располагаются в несколько слоев.

Мышцы кисти. В жизнедеятельности каждого человека кисть в целом, и особенно пальцы, имеют первостепенное значение, т.к. именно они непосредственно выполняют движения и соприкасаются с предметами. Все эти движения осуществляются большим количеством мышц предплечья и кисти. Последние (18) располагаются только на ладонной поверхности, на тыльной лишь проходят сухожилия разгибателей, лежащих на предплечье. Мышцы кисти делятся на три группы: мышца возвышения большого пальца (короткая отводящая, короткий сгибатель, приводящая и противопоставляющая большой палец); возвышения V пальца (короткая ладонная, отводящая, короткий сгибатель и противопоставляющая мизинец); средняя группа (четыре червеобразные, три ладонные и четыре тыльные межкостные).

Мышцы нижней конечности. Нижняя конечность человека, являясь органом опоры и передвижения, имеет наиболее мощную мускулатуру, на долю которой приходится более 50% всей массы мышц. Согласно делению конечности на сегменты различают мышцы таза и свободной нижней конечности (бедро, голени и стопы). Из всех мышц нижней конечности у человека наиболее развиты большая ягодичная, выполняющая функции разгибателя бедра и поддержания тела в вертикальном положении, четырехглавая мышца бедра, разгибающая голень и поддерживающая тело в вертикальном положении, и камбаловидная, которая, осуществляя подошвенное сгибание стопы, начальные этапы движения (предотвращает наклон тела вперед).

Мышцы таза окружают со всех сторон тазобедренный сустав. Все они начинаются от костей таза и прикрепляются к верхней трети бедренной кости. Мышцы таза делятся на две группы: внутреннюю, которая расположена в полости таза (подвздошная, большая и малая поясничные, грушевидная, внутренняя запирательная), и наружную, расположенную на боковой поверхности таза и в области ягодицы (большая, средняя и малая ягодичные, квадратная бедра, напрягатель широкой фасции, наружная запирательная и две близнецовые). Мышцы наружной группы лежат в несколько слоев. Они очень хорошо развиты у человека в связи с прямохождением (особенно большая ягодичная). Ягодичные мышцы регулируют равновесие тела при стоянии и ходьбе, у новорожденных и грудных детей они развиты слабо. По мере того как дети начинают ходить, развиваются ягодичные мышцы.

Мышцы свободной нижней конечности. Мышцы бедра развиты очень хорошо в связи с прямохождением. Они не только участвуют в передвижении тела, но и удерживают тело в вертикальном положении. Мышцы бедра делятся на три группы: передняя (разгибатели) — четырехглавая и портняжная, задняя (сгибатели) — полусухожильная, полуперепончатая, двуглавая; медиальная (приводящие) — гребенчатая, топкая, длинная, короткая и большая приводящие. В связи с прямохождением сгибание и разгибание в коленном суставе у человека облегчено.

Мышцы голени также участвуют в прямохождении и удержании тела в вертикальном положении. Подобно предплечью, утолщенные мышечные части лежат в проксимальном отделе, по направлению к стопе они переходят в сухожилия. На голени отсутствуют вращатели. Мышцы голени делятся на три группы: переднюю (тыльное сгибание стопы и разгибание пальцев) — передняя большеберцовая, длинный разгибатель пальцев, длинный разгибатель большого пальца; заднюю (подошвенное сгибание стопы и пальцев) — трехглавая, подошвенная, подколенная, длинные сгибатели пальцев и большого пальца стопы и задняя большеберцовая; латеральную (пронация и латеральное сгибание стопы) — две малоберцовые: короткая и длинная. На задней поверхности коленного сустава мышцы двуглавая и полуперепончатая (сверху) и обе головки икроножной (снизу) ограничивают подколенную ямку, имеющую форму ромба, в которой проходят сосуды и нервы.

В связи с прямохождением человеку постоянно приходится преодолевать силу тяжести, которая стремится согнуть нижние конечности в голеностопном суставе так, чтобы тело упало вперед. Поэтому у человека имеется большое количество мышц, осуществляющих подошвенное сгибание стопы (8), а малоберцовые мышцы являются сгибателями. Этому способствуют также развитие наружной лодыжки у человека и наличие мощного Ахиллова сухожилия.

Мышцы стопы. Движения пальцев стопы незначительны. Их осуществляют помимо мышц голени собственные мышцы, расположенные на тыле стопы (короткие разгибатели пальцев и большого пальца) и на подошве, последние преобладают. Подошвенные мышцы укрепляют свод стопы. Они делятся на три группы: медиальную, которая осуществляет движения большого пальца (отводящая, приводящая и короткий сгибатель); латеральную, приводящую в движение мизинец (отводящая и короткий сгибатель); среднюю (четыре червеобразные, короткий сгибатель пальцев, квадратная мышца подошвы, семь межкостных — три подошвенные и четыре тыльные). Фасция подошвы резко утолщается и образует подошвен-

ный апоневроз, идущий от пяточного бугра к основаниям пальцев, от которого идут две перегородки вглубь, разделяющие описанные группы мышц.

## Тема 14. Физиологические функции крови

1. Функции крови
2. Физико-химические свойства крови и плазмы
3. Интерстициальное пространство и микросреда клеток крови
4. Лимфа как внутренняя среда
5. Гистогематические барьеры.

### 1. Функции крови

Функции крови многообразны. Это, прежде всего, в обобщенном виде, функции транспорта или переноса газов и веществ, необходимых для жизнедеятельности клеток или подлежащих удалению из организма. К ним относятся: дыхательная, питательная, интегративно-регуляторная и экскреторная функции (см. главу 6).

Кровь выполняет в организме и защитную функцию, благодаря связыванию и нейтрализации токсических веществ, попадающих в организм, связыванию и разрушению инородных белковых молекул и чужеродных клеток, в том числе и инфекционного происхождения. Кровь является одной из основных сред, где осуществляются механизмы специфической защиты организма от чужеродных молекул и клеток, т.е. иммунитета.

Кровь участвует в регуляции всех видов обмена веществ и температурного гомеостаза, является источником всех жидкостей, секретов и экскретов организма. Состав и свойства крови отражают сдвиги, происходящие в других жидкостях внутренней среды и клетках, в связи, с чем исследования крови являются важнейшим методом диагностики.

Количество или объем, крови у здорового человека находится в пределах 6-8 % массы тела (4 — 6 литров). Это состояние носит название нормоволемия. После избыточного приема воды объем крови может повышаться (гиперволемия), а при тяжелой физической работе в жарких цехах и избыточном потоотделении — падать (гиповолемия).

Поскольку кровь состоит из клеток и плазмы общий объем крови также складывается из объема плазмы и объема клеточных элементов. Часть объема крови, приходящаяся на клеточную часть крови, получила название гематокрит (рис. 2.3.). У здоровых мужчин гематокрит находится в пределах 44-48%, а у женщин — 41-45%. Благодаря наличию многочисленных механизмов регуляции объема крови и объема плазмы (волюморцепторные рефлексy, жажда, нервные и гуморальные механизмы изменения всасывания и выделения воды и солей, регуляция белкового состава крови, регуляция эритропоэза и др.) гематокрит является относительно жесткой гомеостатической константой<sup>41</sup> и его длительное и стойкое изменение возможно лишь в условиях высокогорья, когда приспособление к низкому парциальному давлению кислорода усиливает эритропоэз и, соответственно, повышает долю объема крови, приходящуюся на клеточные элементы. Нормальные гематокрита и, соответственно, объема клеточных элементов называют нормоцитемией. Увеличение объема, занимаемого клетками крови, называют полицитемией, а уменьшение — олигоцитемией.

К функциям крови относят: (1) перенос кислорода от легких тканям и углекислого газа от тканей к легким (глава 8); (2) транспортных (аминокислот, нуклеозидов, витаминов, минеральных веществ) и энергетических (глюкоза, жиры) ресурсов к тканям; (3) перенос конечных продуктов обмена к органам выделения (почкам, потовым железам, коже и др.); (4) участие в регуляции температуры тела (глава 11); (5) поддержание постоянства кислотно-щелочного состояния организма (глава 13); (6) обеспечение водно-солевого обмена между кровью и тканями (глава 12); (7) обеспечение иммунных реакций (глава 2), кровяного и тканевого барьеров против инфекции; (8) обеспечение гуморальной регуляции функций различных систем тканей переносом к ним гормонов, биологически активных веществ (9) секрецию клетками крови биологически активных веществ; (10) поддержание тканевого гомеостаза и регенерации тканей.

Цельная кровь состоит из жидкой части (плазмы) и форменных элементов крови, к которым относят эритроциты, лейкоциты и кровяные пластинки — тромбоциты. На долю форменных элементов крови приходится около 45 % ее общего объема, остальные 55 % составляет плазма. Отношение объема форменных элементов крови к объему плазмы называется "гематокритное число" или гематокрит.

В плазме крови содержится и большое число различных микроэлементов, называемых так из-за очень малых концентраций. Как минимум 15 микроэлементов, содержащихся в плазме крови, например, медь, кобальт, марганец, цинк, хром, стронций и др., играют важную роль в процессах метаболизма клеток и обеспечении их функций, поскольку входят в состав ферментов, катализируют их действие, участвуют в процессах образования клеток крови и гемоглобина (гемопорезе) и др.

Из веществ органической природы в плазме крови находятся азотсодержащие продукты белкового катаболизма (мочевина, аминокислоты, мочевиная кислота, креатин, креатинин, индикан), получившие название остаточного или небелкового азота. Величина остаточного азота (в норме 14,3-28,6 ммоль/л) отражает не столько интенсивность катаболизма белка, сколько эффективность выделения продуктов белкового обмена через почки. При нарушениях экскреторной функции почек повышение остаточного азота крови является важным диагностическим показателем.

Необходимым для жизнедеятельности организма является содержание в плазме крови углеводов, из которых более 90% приходится на глюкозу. Содержание глюкозы в артериальной крови выше, чем в венозной, так как она непрерывно используется клетками тканей. У здорового человека в венозной крови содержится 3,6-6,9 ммоль/л глюкозы, причем колебания ее уровня преимущественно связаны с временем приема пищи и всасыванием из желудочно-кишечного тракта. В целом уровень глюкозы в крови зависит от соотношения следующих факторов: всасывания из желудочно-кишечного тракта, поступления из депо (гликоген печени), новообразования из аминокислот и жирных кислот (глюконеогенез), утилизации тканями и депонирования в виде гликогена. Гомеостазис глюкозы отражает особенности углеводного обмена в организме и регулируется вегетативной нервной системой и многочисленными сахар-регулирующими гормонами (инсулин, глюкагон, адреналин, глюкокортикоиды и др.). Важную роль в реализации питательной функции крови играют содержащиеся в плазме липиды и белки.

Белки плазмы крови. Общее число белков плазмы крови составляет около 200, из них 70 выделены в чистом виде. Общее содержание белка в крови колеблется в норме от 65 до 85 г/л. Основными плазменными белками являются альбумины (38-50 г/л), глобулины (20-30 г/л) и фибриноген (2-4 г/л). С помощью электрофореза, т.е. передвижения белковых частиц в электрическом поле, удается выделить так называемые белковые фракции, каждая из которых, кроме альбуминов, образована большим количеством разных по составу белковых молекул. Содержание в плазме основных белковых фракций приведено в табл.2.2. Выявление белковых фракций основано лишь на физико-химических свойствах белков, а не на физиологическом их значении, поэтому в одну и ту же фракцию попадают белки с разными функцио-

нальными свойствами. Наиболее же точную информацию о белковом составе плазмы можно получить определяя содержание индивидуальных белков.

Альбумины — самая однородная фракция белков плазмы. Основная их функция заключается в поддержании онкотического давления. Кроме того альбумины служат резервом аминокислот для белкового синтеза и выполняют тем самым питательную функцию. Благодаря большой поверхности мицелл и их высокому отрицательному заряду, альбумины обеспечивают стабильность коллоидного раствора и суспензионные свойства крови, адсорбируют на своей поверхности и транспортируют вещества не только эндогенного, но и экзогенного происхождения. Так, альбумины переносят неэстерифицированные жирные кислоты, билирубин, стероидные гормоны, соли желчных кислот, а также, пенициллин, сульфаниламиды, ртуть. Альбумины частично связывают гормон щитовидной железы тироксин и значительную часть ионов кальция.

Кровь — жидкая ткань, осуществляющая в организме транспорт химических веществ (в том числе кислорода), благодаря которому происходит интеграция биохимических процессов, протекающих в различных клетках и межклеточных пространствах, в единую систему. Это реализуется благодаря сокращениям сердца, поддержанию тонуса сосудов и большой суммарной поверхности стенок капилляров, обладающих избирательной проницаемостью. Кроме того, кровь выполняет защитную, регуляторную, терморегуляторную и другие функции.

Физико-химические свойства крови. Плотность цельной крови зависит главным образом от содержания в ней эритроцитов, белков и липидов. Цвет крови меняется от алого до тёмно-красного в зависимости от соотношения оксигенированной (алой) и неоксигенированной форм гемоглобина, а также присутствия дериватов гемоглобина — метгемоглобина, карбоксигемоглобина и т. д. Окраска плазмы зависит от присутствия в ней красных и жёлтых пигментов — главным образом каротиноидов и билирубина, большое кол-во которого при патологии придаёт плазме жёлтый цвет.

Кровь представляет собой коллоидно-полимерный раствор, в котором вода является растворителем, соли и низкомолекулярные органические вещества — растворёнными веществами, а белки и их комплексы — коллоидным компонентом. На поверхности клеток крови существует двойной слой электрических зарядов, состоящий из прочно связанных с мембраной отрицательных зарядов и уравнивающего их диффузного слоя положительных зарядов. За счёт двойного электрического слоя возникает электрокинетический потенциал, который играет важную роль стабилизации клеток, предотвращая их агрегацию. При увеличении ионной силы плазмы в связи с попаданием в неё положительных многозарядных ионов диффузный слой сжимается и барьер, препятствующий агрегации клеток, снижается.

Одним из проявлений микрогетерогенности крови является феномен оседания эритроцитов. Он заключается в том, что в крови вне кровеносного русла (если предотвращено её свёртывание), клетки оседают (седиментируют), оставляя сверху слой плазмы. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) возрастает при различных заболеваниях, в основном воспалительного характера, в связи с изменением белкового состава плазмы. Оседанию эритроцитов предшествует их агрегация с образованием определённых структур типа монетных столбиков. От того, как проходит их формирование, и зависит СОЭ.

Концентрация водородных ионов плазмы выражается в величинах водородного показателя, т.е. отрицательного логарифма активности водородных ионов. Средний рН крови равняется 7,4. Поддержание постоянства этой величины большое физиол. значение, поскольку она определяет скорости очень многих хим. и физ.-хим. процессов в организме. В норме рН артериальной К. 7,35-7,47 венозной крови на 0,02 ниже, содержание эритроцитов обычно имеет на 0,1-0,2 более кислую реакцию, чем плазма.

Одно из важнейших свойств крови — текучесть. Вязкость крови в крупных сосудах и капиллярах существенно различается, а приводимые в литературе данные по вязкости носят условный характер. Закономерности течения крови (реология крови) изучены недостаточно.

Неньютоновское поведение крови объясняется большой объёмной концентрацией клеток крови, их асимметрией, присутствием в плазме белков и другими факторами.

Измеряемая на капиллярных вискозиметрах (с диаметром капилляра несколько десятых миллиметра) вязкость крови в 4-5 раз выше вязкости воды.

При патологии и травмах текучесть крови существенно изменяется вследствие действия определённых факторов свёртывающей системы крови.

В основном работа этой системы заключается в ферментативном синтезе линейного полимера – фибрина, образующего сетчатую структуру и придающего крови свойства студня. Этот «студень» имеет вязкость, в сотни и тысячи превышающую вязкость крови в жидком состоянии, проявляет прочностные свойства и высокую адгезивную способность, что позволяет сгустку удерживаться на ране и защищать её от механических повреждений.

Образование сгустков на стенках кровеносных сосудов при нарушении равновесия в свёртывающей системе является одной из причин тромбозов. Образованию сгустка фибрина препятствует противосвёртывающая система крови; разрушение образовавшихся сгустков происходит под действием фибринолитической системы. Образовавшийся сгусток фибрина вначале имеет рыхлую структуру, затем становится более плотным, происходит ретракция сгустка.

Кровь вместе с лимфой и тканевой жидкостью образует внутреннюю среду организма. Они принимают участие в процессах обмена веществ и поддержании гомеостаза организма, то есть постоянства состава внутренней среды. К форменным элементам крови относятся эритроциты, лейкоциты, представленные гранулоцитами (полиморфно-ядерные нейтрофильные, эозинофильные и базофильные гранулоциты) и агранулоцитами (лимфоциты и моноциты), а также тромбоциты – кровяные пластинки. В крови также определяется незначительное число плазматических и так называемых ДНК- синтезирующих клеток.

Мембрана клеток крови является местом, где происходят важнейшие ферментативные процессы и осуществляются иммунные реакции. Мембраны клеток информацию о группе крови и тканевых антигенах. У многоклеточных организмов, стоящих на низких ступенях эволюции, состав крови относительно прост, поскольку все необходимые вещества могут быть перенесены в растворённом виде гемолимфой. В процессе эволюции перенос кислорода к тканям стала осуществлять кровь, что потребовало совершенствования её дыхательной функции, в частности накопления в больших количествах специальных белков – переносчиков кислорода. Это содержащие железо или медь хромопротеиды, которые получили название кровяных пигментов.

Исследование химического состава цельной крови широко используется для диагностики заболеваний и контроля за лечением.

Исходя из интересов практической лабораторной диагностики, разработано понятие нормы, или нормального состава,  $K_n$  – диапазон концентраций, не свидетельствующих о заболевании.

В старческом возрасте уменьшается содержание гемоглобина, снижено число ретикулоцитов, диаметр эритроцитов увеличивается. К 75 годам исчезают половые различия в концентрации гемоглобина. Понижается так же число трансферина и ухудшается транспорт железа.

Гормоны крови. Все продуцируемые эндокринными образованиями гормоны циркулируют в крови. Это очень большая группа веществ, которая не может быть чётко ограничена от медиаторов нервной системы, тканевых гормонов (распространяющих своё действие только не на те ткани, в которых они образуются), а также факторов свёртывания крови. Клетки, родственные с точки зрения гистогенеза, обычно производят и близкие по химической природе биологически активные вещества, которые в процессе эволюции, однако, приобрели различные физиологические функции.

- а) Объем крови взрослого человека в среднем 5 л:  
у мужчин — 5,2 л,

у женщин — 3,9 л.

б) Кровь относится к соединительной ткани.

Эритроциты в зависимости от размера называют микро- и макроцитами, основная масса их представлена нормоцитами. Эритроциты представляют собой в норме безъядерную двояковогнутую клетку диаметром 7-8мкм. Ультраструктура эритроцита однообразна. Его содержимое наполнено нежной грануляцией, которая идентифицируется с гемоглобином. Наружная мембрана эритроцита представлена в виде плотной полоски на периферии клетки. На более ранних стадиях развития эритроцита (ретикулоцит) в цитоплазме можно обнаружить остатки структур клеток-предшественников (митохондрии.)

Около 85% всех эритроцитов составляют дискоциты. Преобразование дискоцита в другие формы, вплоть до дистрофических, может быть вызвано различными причинами. Уменьшение эластичности мембраны приводит к появлению выростов на поверхности эритроцита. При уменьшении в клетках содержания АТФ деформация усиливается. Само по себе образование выростов не влияет на продолжительность жизни эритроцита *in vivo*.

Мембрана эритроцита на всём протяжении одинакова. Впадины и выпуклости могут возникать при изменении давления с наружи или изнутри, не вызывая при этом сморщивания клетки. Если клеточная мембрана эритроцита нарушается, то клетка принимает сферическую форму и может гемолизироваться.

Зрелые эритроциты неспособны к синтезу нуклеиновых кислот и гемоглобина. Для них характерен относительно низкий уровень обмена, что обеспечивает им длительный период жизни (приблизительно 120 дней). Начиная с 60-го дня после выхода эритроцита в кровяное русло постепенно снижается активность ферментов. Это приводит к нарушению гликолиза и, следовательно, уменьшению потенциала энергетических процессов в эритроците. Изменения внутриклеточного обмена связаны со старением клетки и в итоге приводят к её разрушению. Большое число эритроцитов (около 200 млрд.) ежедневно подвергаются деструктивным изменениям и погибает.

Лейкоциты (от греч. "лейкос" - белый и "китос" - вместилище) - белые кровяные клетки, имеющие ядро. Место образования лейкоцитов - красный костный мозг, селезенка, лимфатические узлы.

Лейкоциты крупнее эритроцитов, но содержатся в крови в гораздо меньшем количестве (около 7000 в 1 мл крови). Они играют важную роль в защите организма против болезней. Все лейкоциты имеют ядро. Несмотря на наличие ядра, продолжительность жизни лейкоцитов в кровяном русле составляет в норме всего лишь несколько дней. Существуют две основные группы лейкоцитов — гранулоциты (зернистые лейкоциты) и агранулоциты (незернистые лейкоциты).

Гранулоциты (зернистые, или полиморфноядерные, лейкоциты) образуются в костном мозге, но не из тех клеток, из которых образуются эритроциты. Все гранулоциты содержат разделенное на лопасти ядро и зернистую цитоплазму и обладают способностью к амёбOIDному движению. Гранулоциты можно далее подразделить на нейтрофилы, эозинофилы и базофилы.

Нейтрофилы (фагоциты) составляют 70% всех лейкоцитов. Они обладают способностью проходить между клетками, образующими стенки капилляров, и проникать в межклеточные пространства тканей (процесс, называемый диапедезом) и направляться к инфицированным участкам тела. Нейтрофилы — активные фагоциты, они поглощают и переваривают болезнетворные бактерии.

Эозинофилы содержат цитоплазматические гранулы, окрашиваемые эозином в красный цвет. Обычно они составляют всего лишь 1,5% общего числа лейкоцитов, но при аллергических состояниях (на пример, астме или сенной лихорадке) их количество возрастает. Как полагают, эозинофилы обладают антигистаминным действием. Содержание эозинофилов в крови контролируется гормонами коры надпочечников. (Грин и др.,1990)

Базофилы - самая малочисленная разновидность гранулоцитов периферической крови животных, составляют 0,5% популяции лейкоцитов. Они вырабатывают фармакологически

активные вещества - гепарин и гистамин; содержат гранулы, которые окрашиваются в синий цвет основными красителями типа метиленового синего. Базофилы участвуют в иммунологических реакциях организма, в частности в реакциях аллергического типа.

Агранулоциты (одноядерные лейкоциты) содержат ядро овальной формы и незернистую цитоплазму. Существуют два основных типа агранулоцитов: моноциты и лимфоциты.

Моноциты (4%) образуются в костном мозге и содержат ядро бобовидной формы. Активно фагоцитируют (поглощают) бактерий и другие крупные частицы. Способны мигрировать сквозь стенки капилляров в очаги воспаления, где действуют так же, как нейтрофилы.

Лимфоциты (24%) образуются в тимусе (вилочковой железе) и лимфоидной ткани из клеток предшественниц, поступающих из костного мозга. Имеют округлую форму и содержат очень мало цитоплазмы. Способность к амёбоидным движениям ограничена. Главная функция — индукция иммунных реакций или участие в них (образование антител, отторжение трансплантата, уничтожение опухолевых клеток). Продолжительность жизни варьирует от нескольких дней у грызунов до десяти и более лет у человека. Кровяные пластинки представляют собой фрагменты клеток, имеющие неправильную форму, окруженные мембранной и обычно лишённые ядра. Они образуются из крупных клеток костного мозга, называемые мегакариоциты. Играют важную роль в инициации свёртывания крови. В 1 мл крови содержится около 250 000 тромбоцитов.

В сосудистой крови пластинки существуют около 9—10 суток, после чего происходят их фагоцитоз, главным образом макрофагами селезенки.

Плазма - межклеточное вещество крови (55% объёма крови).

Состав плазмы: 90% - воды, 10% - белки, жиры, глюкоза, соли.

Состав плазмы поддерживается организмом на одном уровне.

Источник и место образования За счёт поглощения белков, жиров и углеводов, а также минеральных солей пищи и воды. Через лёгкие происходит выброс лишнего углекислого газа, через почки выводятся растворимые продукты обмена.

Функции плазмы: питательная ( доставка питательных веществ ), выделительная ( выведение продуктов диссимиляции, углекислого газа из организма ); защитная ( иммунитет, свертывание ); регуляторная ( гуморальная ). Изменения в её составе обычно ведут к заболеваниям:

Изменение концентрации глюкозы в крови ( гипер- или гипогликемия ) вызывает обморочное состояние и даже смерть. Изменения кислотности плазмы ( Ацидос и алкалоз ) сопровождаются крупными воспалительными процессами. Наблюдаются при диабете, отравлениях, голодании, заболеваниях желудочно - кишечного тракта. Изменение физиологического раствора ( 0,9% -ный раствор NaCl ). Клетки в нём не изменяют своего объёма ; при больших концентрациях соли в растворе клетки уменьшаются, при меньших - увеличиваются, при концентрации 0,3% происходит разрушение эритроцитов- гемолиз.

Тромбоциты - это фрагменты клеток, которые меньше половины эритроцита. Тромбоциты помогают "ремонттировать" кровеносные сосуды, прикрепляясь к поврежденным стенкам, а также участвуют в свертывании крови, которое предотвращает кровотечение и выход крови из кровеносного сосуда. Так как в крови содержится очень большое количество тромбоцитов, они всегда устремляются к месту кровотечения, чтобы создать там скопление. Способность крови свертываться, или коагулировать, и таким образом предотвращать смертельный исход от кровотечения при повреждении кровеносного сосуда, является результатом взаимодействия тромбоцитов и дюжины биохимических веществ, называемых факторами свертывания, среди которых важное место отводится протромбину.

Тромбоциты обладают иммуногенными свойствами и наряду с эритроцитами участвуют в переносе кислорода при выполнении очень тяжелой физической работы. Для образования сгустка необходимо, чтобы в крови были соли кальция, витамин К и и некоторые другие вещества. Если соли кальция удалены или в крови нет витамина К, кровь свертываться не будет. Обычно, когда хотят предохранить кровь от свертывания, например при ее переливании,

из крови удаляют один из указанных компонентов, чаще всего соли кальция. Такую кровь можно сохранять длительное время.

Место образования - красный костный мозг. Строение клетки - кровяные безъядерные тельца. Продолжительность функционирования - 5-7 дней. Место отмирания - селезенка. Содержание в 1мм<sup>3</sup> крови - 300-400 тыс.

Функции тромбоцитов. Тромбоциты участвуют в свертывании крови при повреждении кровеносного сосуда, способствуя преобразованию белка фибриногена в фибрин - волокнистый кровяной сгусток. Процесс свертывания идет 3-8 мин.

Группы крови. Под группами крови людей понимают различные сочетания групповых факторов – антигенов присущих эритроцитам различных лиц. Впервые термин «группа крови» был применён к групповой системе АВО, открытие которой К. Ландштейнером положило начало знаниям о групповой дифференцировке крови человека.

В системе АВО известны два антигена эритроцитов – А и В. В зависимости от наличия или отсутствия одного или обоих из них выделяют четыре группы крови. Групповые антигены каждой системы являются нормальными врождёнными признаками крови индивида, они не изменяются в течение его жизни и передаются по наследству. Групповые антигены всех систем в той или иной степени способны вызывать образование специфических иммуноантител. Такая изоиммунизация (чаще всего к антигену резус) может произойти при переливании разногруппной крови и при разных группах крови у матери и плода.

При разных группах крови у матери и плода и при наличии у матери антител к антигенам крови у плода или новорожденного развивается гемолитическая болезнь.

Переливание разногруппной крови, в связи с наличием у реципиента в крови антител к вводимым антигенам, приводит к появлению несовместимости и повреждению перелитых эритроцитов с тяжёлыми последствиями для реципиента. Вследствие этого основой переливания крови является учёт групповой принадлежности и совместимости крови донора и реципиента. Учёт групповой принадлежности крови имеет большое значение и при трансплантации органов и тканей.

Заболевания системы крови. Частота заболеваний самой системы крови относительно невелика. Однако изменения в крови возникают при многих патологических процессах. Среди болезней системы крови выделяют несколько основных групп. Из них наиболее часто встречается группа болезней, связанных с поражением эритропоэза. Этиология и патогенез этих нарушений различны. Они имеют приобретённый или наследственный характер. В некоторых случаях главным проявлением заболевания служит увеличение количества эритроцитов.

## 2. Физико-химические свойства крови и плазмы

Функции крови во многом определяются ее физико-химическими свойствами, среди которых наибольшее значение имеют осмотическое давление, онкотическое давление и коллоидная стабильность, суспензионная устойчивость, удельный вес и вязкость.

Осмотическое давление крови зависит от концентрации в плазме крови молекул растворенных в ней веществ (электролитов и не электролитов) и представляет собой сумму осмотических давлений содержащихся в ней ингредиентов. При этом свыше 60% осмотического давления создается хлористым натрием, а всего на долю неорганических электролитов приходится до 96% от общего осмотического давления. Осмотическое давление является одной из жестких гомеостатических констант и составляет у здорового человека в среднем 7,6 атм с возможным диапазоном колебаний 7,3-8,0 атм. Если жидкость внутренней среды или искусственно приготовленный раствор имеет такое же осмотическое давление, как нормальная плазма крови, подобную жидкую среду или раствор называют изотоническим. Соответственно, жидкость с более

высоким осмотическим давлением называется гипертонической, а более низким - гипотонической.

Осмотическое давление обеспечивает переход растворителя через полупроницаемую мембрану от раствора менее концентрированного к раствору более концентрированному, поэтому оно играет важную роль в распределении воды между внутренней средой и клетками организма. Так, если тканевая жидкость будет гипертонической, то вода будет поступать в нее с двух сторон – из крови и из клеток, напротив, при гипотоничности внеклеточной среды вода переходит в клетки и кровь.

Аналогичную реакцию можно наблюдать со стороны эритроцитов крови при изменении осмотического давления плазмы: при гипотоничности плазмы эритроциты, отдавая воду, сморщиваются, а при гипотоничности плазмы набухают и даже лопаются. Последнее, используется в практике для определения осмотической стойкости эритроцитов. Так, изотоничным плазме крови является 0,89% раствор NaCl. Помещенные в этот раствор эритроциты не изменяют формы. В резко гипотоничных растворах и, особенно, воде эритроциты набухают и лопаются. Разрушение эритроцитов носит название гемолиз, а в гипотоничных растворах — осмотический гемолиз. Если приготовить ряд растворов NaCl с постепенно уменьшающейся концентрацией поваренной соли, т.е. гипотоничные растворы, и помещать в них взвесь эритроцитов, то можно найти ту концентрацию гипотоничного раствора, при котором начинается гемолиз и единичные эритроциты разрушаются или гемолизируются. Эта концентрация NaCl характеризует минимальную осмотическую резистентность эритроцитов (минимальный гемолиз), которая у здорового человека находится в пределах 0,5-0,4 (% раствора NaCl). В более гипотонических растворах все более количество эритроцитов гемолизируется и та концентрация NaCl, при которой все эритроциты будут лизированы, носит название максимальной осмотической резистентности (максимальный гемолиз). У здорового человека она колеблется от 0,34 до 0,30 (% раствора NaCl).

Онкотическое давление и коллоидная стабильность белков плазмы крови. Онкотическим давлением называют осмотическое давление, создаваемое белками в коллоидном растворе, поэтому его еще называют коллоидно-осмотическим. Ввиду того, что белки плазмы крови плохо проходят через стенки капилляров в тканевую среду, создаваемое ими онкотическое давление обеспечивает удержание воды в крови. Если осмотическое давление, обусловленное солями и мелкими органическими молекулами, из-за проницаемости гистогематических барьеров одинаково в плазме и тканевой жидкости, то онкотическое давление в крови существенно выше. Кроме плохой проницаемости барьеров для белков, меньшая их концентрация в тканевой жидкости связана с вымыванием белков из внеклеточной среды током лимфы. Таким образом, между кровью и тканевой жидкостью существует градиент концентрации белка и, соответственно, градиент онкотического давления. Так, если онкотическое давление плазмы крови составляет в среднем 25-30 мм рт.ст., а в тканевой жидкости — 4-5 мм рт.ст., то градиент давления равен 20-25 мм рт.ст. Поскольку из белков в плазме крови больше всего содержится альбуминов, а молекула альбумина меньше других белков и его молярная концентрация, поэтому почти в 6 раз выше, то онкотическое давление плазмы создается преимущественно альбуминами. Снижение их содержания в плазме крови ведет к потере воды плазмой и отеку тканей, а увеличение — к задержке воды в крови.

Коллоидная стабильность плазмы крови обусловлена характером гидратации белковых молекул и наличием на их поверхности двойного электрического слоя ионов, создающего поверхностный или фи- потенциал. Частью фи- потенциала является электрокинетический (дзета) потенциал. Дзета-потенциал — это потенциал на границе между коллоидной частицей, способной к движению в электрическом поле, и окружающей жидкостью, т.е. потенциал поверхности скольжения частицы в коллоидном растворе. Наличие дзета-потенциала на границах скольжения всех дисперсных частиц формирует на них одноименные заряды и

электростатические силы отталкивания, что обеспечивает устойчивость коллоидного раствора и препятствует агрегации. Чем выше абсолютное значение этого потенциала, тем больше силы отталкивания белковых частиц друг от друга. Таким образом, дзета- потенциал является мерой устойчивости коллоидного раствора. Величина этого потенциала существенно выше у альбуминов плазмы, чем у других белков. Поскольку альбуминов в плазме значительно больше, коллоидная стабильность плазмы крови преимущественно определяется этими белками, обеспечивающими коллоидную устойчивость не только других белков, но и углеводов и липидов.

С коллоидной стабильностью белков плазмы связаны и суспензионные свойства крови, т.е. поддержание клеточных элементов во взвешенном состоянии. Величина суспензионных свойств крови может быть оценена по скорости оседания эритроцитов (СОЭ) в неподвижном объеме крови.

Таким образом, чем выше содержание альбуминов по сравнению с другими, менее стабильными коллоидными частицами, тем больше и суспензионная способность крови, поскольку альбумины адсорбируются на поверхности эритроцитов. Наоборот, при повышении в крови уровня глобулинов, фибриногена, других крупномолекулярных и нестабильных в коллоидном растворе белков, скорость оседания эритроцитов нарастает, т.е. суспензионные свойства крови падают. В норме СОЭ у мужчин 4-10 мм/ч, а у женщин — 5-12 мм/ч.

Вязкость — это способность оказывать сопротивление течению жидкости при перемещениях одних частиц относительно других за счет внутреннего трения. В связи с этим, вязкость крови представляет собой сложный эффект взаимоотношении между водой и макромолекулами коллоидов с одной стороны, плазмой и форменными элементами — с другой. Поэтому вязкость плазмы и вязкость, цельной крови существенно отличаются: вязкость плазмы в 1,8 — 2,5 раза выше, чем воды, а вязкость крови выше вязкости воды в 4-5 раз. Чем больше в плазме крови содержится крупномолекулярных белков, особенно фибриногена, липопротеинов, тем выше вязкость плазмы. При увеличении количества эритроцитов, особенно их соотношения с плазмой, т.е. гематокрита, вязкость крови резко возрастает. Повышению вязкости способствует и снижение суспензионных свойств крови, когда эритроциты начинают образовывать агрегаты. При этом отмечается положительная обратная связь — повышение вязкости, в свою очередь, усиливает агрегацию эритроцитов — что может вести к порочному кругу. Поскольку кровь — неоднородная среда и относится к неньютоновским жидкостям, для которых свойственна структурная вязкость, постольку снижение давления потока, например, артериального давления, повышает вязкость крови, а при повышении давления из-за разрушения структурированности системы — вязкость падает.

Еще одной особенностью крови как системы, обладающей наряду; ньютоновской и структурной вязкостью, является, эффект Фареуса-Линдквиста. В однородной ньютоновской жидкости, согласно икону Пуазейля, с уменьшением диаметра трубки повышается вязкость. Кровь, которая является неоднородной неньютоновской жидкостью, ведет себя иначе. С уменьшением радиуса капилляров менее 150 мк вязкость крови начинает снижаться. Эффект Фареуса-Линдквиста облегчает движение крови в капиллярах кровеносного русла. Механизм этого эффекта связан с образованием пристеночного слоя плазмы, вязкость которой ниже, чем у цельной крови, и миграцией эритроцитов в осевой ток. С уменьшением диаметра сосудов толщина пристеночного слоя не меняется. Эритроцитов в движущейся по узким сосудам крови становится по отношению к слою плазмы меньше, т.к. часть из них задерживается при вхождении крови в узкие сосуды, а находящиеся в своем токе эритроциты двигаются быстрее и время пребывания их в узком сосуде уменьшается.

Вязкость крови прямо пропорционально сказывается на величине общего периферического сосудистого сопротивления кровотоку, т.е. влияет на функциональное состояние сердечно-сосудистой системы.

Удельный вес крови у здорового человека среднего возраста составляет от 1,052 до 1,064 и зависит от количества эритроцитов, содержания в них гемоглобина, состава плазмы. У мужчин удельный вес выше, чем у женщин за счет разного содержания эритроцитов.

Удельный вес эритроцитов(1,094-1,107) существенно выше, чем у плазмы (1,024-1,030), поэтому во всех случаях повышения гематокрита, например, при сгущении крови из-за потери жидкости при потоотделении в условиях тяжелой физической работы и высокой температуры среды, отмечается увеличение удельного веса крови.

Состав плазмы крови. Плазма крови состоит из воды (около 90% массы), низкомолекулярных соединений органического и неорганического происхождения — солей или электролитов, углеводов, липидов, органических кислот и оснований, промежуточных продуктов обмена как содержащих азот, так и неазотистого происхождения, витаминов (около 2% массы) и белков, на долю которых приходится до 8% массы плазмы.

Электролитный состав плазмы важен для поддержания ее осмотического давления, кислотно-щелочного состояния, функций клеточных элементов крови и сосудистой стенки, активности ферментов, процессов свертывания крови и фибринолиза. Поскольку плазма крови постоянно обменивается электролитами с микросредой клеток, содержание в ней электролитов в значительной мере определяет и фундаментальные свойства клеточных элементов органов — возбудимость и сократимость, секреторную активность и проницаемость мембран, биоэнергетические процессы. Содержание основных электролитов в плазме крови, эритроцитах и тканевой микросреде представлено в табл.2.1. Из таблицы видно, что содержание натрия и калия в плазме и эритроцитах отличается также, как и в других клетках и внеклеточной среде (глава 1), и, соответственно, обусловлено различиями проницаемости мембран и работой К-На-насосов клеток. Часть катионов плазмы связана с анионами органических кислот и белков, что играет роль в поддержании кислотно-щелочного состояния и необходимо для реализации функций белков.

Отличается в плазме и эритроцитах содержание и ряда анионов, прежде всего хлора и бикарбоната. Эти различия обусловлены обменом этих анионов между эритроцитами и плазмой в капиллярах легких и тканей при дыхании.

Содержание натрия и калия в плазме крови — жесткие гомеостатические константы, зависящие от баланса процессов поступления и выведения ионов, а также их перераспределения между клетками и внеклеточной средой. Регуляция гомеостаза этих катионов осуществляется изменениями поведения (больше или меньше потребление соли) и системами гуморальной регуляции, среди которых основное значение имеют ренин-ангиотензин-альдостероновая система и натриуретический гормон предсердий. Жесткой гомеостатической константой является и концентрация кальция в плазме крови. Кальций содержится в двух формах: связанной (с белками, в комплексных соединениях, малорастворимых солях) и свободной, ионизированной ( $Ca^{++}$ ). Основные биологические эффекты кальция обусловлены его ионизированной формой. В цитозоле клеток ионизированного кальция содержится мало, но его количество чрезвычайно тонко регулируется, поскольку этот катион является важнейшим регулятором обменных процессов и функций клеток. Поступление кальция в клетки из внеклеточной среды связано с его уровнем в микросреде и плазме крови, хотя в большей степени зависит от специальных транспортных мембранных механизмов (каналов, насосов, переносчиков). В клеточном цитозоле ионизированный кальций связывается с белками, а также удаляется с помощью специальных насосов во внутриклеточные депо (митохондрии, цитоплазматический ретикулум) и наружу в микросреду клеток. Содержащийся в плазме крови ионизированный кальций помимо того, что является источником для транспорта внутрь клеток, необходим для обеспечения физико-химических свойств плазменных белков, активности ферментов, например, для реализации механизмов свертывания крови. Регуляция уровня ионизированного кальция в плазме крови осуществляется специальной гуморальной.

Бета-глобулины — самая богатая липидами фракция белка. Находясь в составе липопротеидов, эти белки содержат 3/4 всех липидов плазмы крови, в том числе фосфолипиды, холестерин и сфингомиелины. К этой белковой фракции относятся белок транс-феррин, обеспечивающий транспорт железа, большая часть белков системы комплемента, многие факторы свертывания крови. • Гамма-глобулины называют также иммуноглобулинами, по-

скольку в эту фракцию входят антитела или иммуноглобулины (1§) 5 классов: 1§А, 1§С, 1§М, 1§О, 1§Е.

В общем функции белков плазмы крови сводятся к обеспечению: 1) коллоидно-осмотического и водного гомеостаза, 2) агрегатного состояния крови и ее реологических свойств (вязкость, свертываемость, суспензионные свойства), 3) кислотно-щелочного гомеостаза, 4) иммунного гомеостаза, 5) транспортной функции крови и 6) питательной функции крови, как резерв аминокислот.

### **3. Интерстициальное пространство и микросреда клеток крови**

Интерстициальное пространство представляет собой сеть коллагеновых и эластических волокон, ячейки которой заполнены гелеобразным веществом, состоящим из белков, полисахаридов типа гликозаминогликанов-гиалуроновой кислоты, хондроитинсульфатов А, В и С, минеральных солей и воды. Коллаген — это белковые волокна, образуемые фиброцитами соединительной ткани. Масса Коллагеновых волокон очень велика и составляет порядка 6% массы тела, а общая поверхность волокон превышает миллион квадратных метров. Такая структура сети создает своеобразную коллагеновую "губку", способную накапливать воду и электролиты, особенно натрий. Связывание воды и электролитов коллагеном увеличивается при появлении в интерстициальном пространстве избытка Н-ионов, например, молочной кислоты. Полисахариды типа гликозаминогликанов синтезируются фибробластами, что обеспечивает постоянство отрицательных зарядов (анионов) в интерстиции. Активирует синтез гликозаминогликанов инсулин, подавляют — катехоламины, а тиреоидные гормоны способствуют катаболизму этих полисахаридов.

Белки и полисахаридные анионы образуют в интерстиции комплексы, называемые мука- и гликопротеины. Указанные компоненты формируют коллоидную или гелеподобную фазу интерстиция, которая способна связывать воду и набухать, благодаря высокой гидрофильности, или освобождаться от воды под влиянием местно действующих ферментов и биологически активных веществ (гиалуронидаза, гепарин, гистамин и др.), как бы передавая воду следующим ячейкам основного вещества. Таким образом, эта фаза межтканевого вещества осуществляет избирательно замедленный транспорт микромолекул, поступивших в Интерстициальное пространство.

Эта фаза способна также замедлять продвижение молекул с увеличением их массы, что ограничивает транспорт крупномолекулярных белков, поступивших в интерстиций из крови или клеток. Вторая фаза — водная, в виде тонких "каналов" вдоль фибриллярных волокон, обеспечивает свободный транспорт микромолекул. В обеих фазах интерстициального пространства содержится много воды. В общем, у человека массой 70 кг в интерстициальном пространстве содержится в среднем 10,6 л жидкости.

Вода интерстициального пространства постоянно обменивается с плазмой крови кровеносных капилляров. В артериальной части капилляра гидростатическое давление крови превышает онкотическое давление белков плазмы, гидростатическое давление тканевой жидкости и вода фильтруется через гистогематический барьер в интерстициальное пространство. К венозному концу капилляра гидростатическое давление крови снижается, из-за выхода воды в ткань несколько повышается концентрация белков в плазме и онкотическое давление становится выше гидростатического, что обеспечивает обратное поступление воды из тканей в кровь.

Меньшие концентрации белка в интерстициальном пространстве обуславливают и меньшие величины онкотического давления. Давление тканевой жидкости широко варьирует от -6 до +12 мм рт.ст. Величина этого давления, в основном, характеризует водную фазу интерстициального пространства и зависит от ряда причин — скорости фильтрации воды из кровеносных капилляров, количества воды, связываемой коллоидной фазой, скорости оттока воды в лимфатические капилляры. В свою очередь давление в интерстициальном пространстве определяет интенсивность фильтрации воды и лимфооттока.

Интерстициальное пространство содержит ряд клеток соединительной ткани — фибробласты и фиброциты, мастоциты или тучные клетки, макрофаги и лимфоциты. Эти клет-

ки регулируют состояние интерстициального пространства, микросреды клеток, кровеносных, и лимфатических капилляров, благодаря образованию биологически-активных веществ — ферментов, гепарина, биогенных аминов. Собственно процессы метаболизма интерстициального пространства протекают в микрочайке: фиброциты, фибробласты, мастоциты — основное вещество — коллагеновые волокна (коллоидная фаза) — вод? и электролиты (водная фаза). Клетки интерстициального пространства осуществляют фагоцитоз, участвуют в механизмах иммунитета.

Микросредой клеток называют часть внеклеточной внутренней среды или интерстициального пространства, непосредственно прилегающую к поверхности клеток. Это своего рода "атмосфера" клетки, имеющая очень малую толщину (порядка 20 нм), но играющая основную роль в обмене веществ через мембрану клетки. Состав и свойства микросреды клеток во многом одинаковы с интерстициальным пространством, поскольку обмен между ними происходит путем простой диффузии. Вместе с тем, если интерстициальное пространство в большей мере связано с транспортом веществ из крови, то микросреда клеток в большей мере вязана с метаболическими процессами в клетках. Транспорт веществ во внутренней среде организма может осуществляться по следующим путям: кровь — интерстициальное пространство — лимфа — кровь; кровь — интерстициальное пространство — микросреда клеток — клетки; клетка — микросреда клетки — интерстициальное пространство — кровь (или лимфа — кровь).

Микросреда клеток, хотя и сообщается с общим интерстициальным пространством, являясь его частью, тем не менее ее состав должен отличаться, поскольку узкие межклеточные пространства имеют более высокую концентрацию молекул, что существенно затрудняет диффузию.

Обмен между микросредой клеток и общим интерстициальным пространством происходит, в основном, за счет "конвективного" транспорта (т.е. перемещения воды и молекул под влиянием градиентов сил гидростатического, онкотического и осмотического давлений, электростатических и электрокинетических потенциалов). Клеточная микросреда богата продуктами метаболизма клеток и протеолиза отмерших структур. Полисахариды в этой околоклеточной микросреде образуют гликокаликс, располагающийся на поверхности клеточной мембраны и существенно замедляющий процессы диффузии в клетку и из клетки. Гликокаликс участвует в трансмембранном обмене ионов, явлениях адгезии (прилипания) между клетками, процессах тканевой дифференцировки, функционирования базальных мембран, иммунологических реакциях.

В микросреде клеток могут накапливаться аминокислоты и жирные кислоты, формируя тем самым резервный фонд, необходимый для пластических и энергетических процессов в клетке. Микросреда служит пространством переноса медиаторов и гормонов, тем самым активно участвуя в процессах регуляции клеточных функций и метаболизма. Изменение свойств микросреды клеток меняет концентрацию или время нахождения этих гуморальных регуляторов у рецепторов клеточной мембраны, что ведет к изменению выраженности и длительности регуляторного влияния, а, следовательно, и эффективности регуляции, как таковой.

Мембрана клеток способна фиксировать не только ферменты микросреды, но и циркулирующие во внутренней среде антигены. Поэтому микросреда клеток является важнейшим участком развертывания процессов иммунитета.

#### 4. Лимфа как внутренняя среда

Лимфа образуется в тканях организма из интерстициальной (тканевой) жидкости. Продвигаясь по лимфатическим сосудам, она проходит через лимфатические узлы, где ее состав существенно меняется, в основном, за счет поступления в лимфу форменных элементов — лимфоцитов. Поэтому принято различать периферическую лимфу, не прошедшую ни через один лимфоузел, промежуточную лимфу, прошедшую через Один-два лимфоузла на периферии, и центральную лимфу перед ее по-

ступлением в кровь, например, в грудном лимфатическом протоке.

Основные функции лимфы. Лимфа выполняет или участвует в реализации следующих функций: 1) поддержание постоянства состава и объема интерстициальной жидкости и микросреды клеток; 2) возврат белка из тканевой среды в кровь; 3) участие в перераспределении жидкости в организме; 4) обеспечение гуморальной связи между тканями и органами, лимфоидной системой и кровью; 5) всасывание и транспорт продуктов гидролиза пищи, особенно, липидов из желудочно-кишечного тракта в кровь; 6) обеспечение механизмов иммунитета путем транспорта антигенов и антител, переноса из лимфоидных органов плазматических клеток, иммунных лимфоцитов и макрофагов.

Кроме того, лимфа участвует в регуляции обмена веществ, путем транспорта белков и ферментов, минеральных веществ, воды и метаболитов, а также в гуморальной интеграции организма и регуляции функций, поскольку лимфа транспортирует информационные макромолекулы, биологически активные вещества и гормоны.

Количество, состав и свойства лимфы. Объем циркулирующей лимфы с трудом поддается определению, тем не менее, экспериментальные исследования показывают, что у человека в среднем циркулирует 1,5-2 л лимфы. Лимфа состоит из лимфоплазмы и форменных элементов\*, причем в периферической лимфе клеток очень мало, в центральной лимфе — существенно больше. Однако, используя по аналогии с кровью отношение /объема форменных элементов к общему объему, но называя его не гематокритом, а лимфокритом, получим даже в центральной лимфе величину менее 1%. Следовательно, клеточных элементов и центральной лимфе сравнительно мало. Удельный вес лимфы также ниже, чем у крови и колеблется от 1.010 до 1.023. Актуальная реакция — щелочная, рН находится в диапазоне 8,4-9,2. Осмотическое давление лимфы близко плазме крови, а онкотическое существенно ниже из-за меньшей концентрации в ней белков. Соответственно, меньше и вязкость лимфы.

Состав периферической лимфы в разных лимфатических сосудах существенно различается в зависимости от органов или тканей — источников. Так, лимфа, оттекающая от кишечника, богата жирами (до 40 г/л), от печени — содержит больше белков (до 60 г/л) и углеводов (до 1,3 г/л). Изменения состава лимфы определяются двумя основными причинами: изменениями состава плазмы крови и особенностями обмена веществ в тканях. Электролитный состав лимфы близок плазме крови, но ввиду меньшего содержания белковых анионов в лимфе больше концентрация хлора бикарбоната, что и является одной из причин более щелочной реакции лимфы.

Наиболее существенные различия лимфы и крови выявляются в белковом составе. Альбумино/глобулиновый коэффициент лимфы приближается к 3. Изменения белкового состава лимфы происходят под влиянием нейромедиаторов, катехоламинов, глюкокортикоидов. Например, кортизол резко увеличивает содержание в лимфе гамма-глобулинов, что имеет приспособительное значение.

Клеточный состав лимфы представлен, прежде всего, лимфоцитами, содержание которых широко варьирует в течение суток (от 1 до 22 Ю'/л), и моноцитами. Гранулоциты в лимфе мало, а эритроциты у здорового человека в лимфе отсутствуют. Если же проницаемость кровеносных капилляров повышается под влиянием повреждающих факторов, эритроциты начинают выходить в интерстициальную среду и оттуда поступают в лимфу, придавая ей кровянистый (геморрагический) вид. Таким образом, появление эритроцитов в лимфе — диагностический признак повышенной капиллярной проницаемости. Процентное соотношение отдельных видов лейкоцитов в лимфе получило название лейкоцитарной формулы лимфы. Она выглядит следующим образом: лимфоцитов — 90%; моноцитов — 5%; сегментоядерных нейтрофилов — 1%; эозинофилов — 1%; других клеток — 1%.

Благодаря наличию в лимфе тромбоцитов (5-35 Ю'/л), фибриногена и других белковых факторов, лимфа способна свертываться, образуя сгусток. Время свертывания лимфы больше, чем у крови, и в стеклянной пробирке лимфа свертывается через 10-15 мин.

Механизм образования лимфы. Как уже отмечалось, в результате фильтрации плазмы в кровеносных капиллярах жидкость выходит в интерстициальное пространство, где вода и электролиты частично связываются коллоидными и волокнистыми структурами, а частично образуют водную фазу. Так образуется тканевая жидкость, часть которой резорбируется обратно в кровь, а часть — поступает в лимфатические капилляры, образуя лимфу. Таким образом, лимфа является пространством внутренней среды организма, образуемым из интерстициальной жидкости. Образование и отток лимфы из межклеточных пространств подчинены силам гидростатического и онкотического давления и происходят ритмически.

Движение кропи в микроучастках тканей происходит не по всем капиллярным сетям — часть из них "открыта", т.е. функционирует, другие находятся в "закрытом" состоянии. В артериальной части функционирующих капилляров при этом происходит фильтрация жидкости из плазмы в интерстициальное пространство. Накопление жидкости в интерстиции, а главное, набухание структур межклеточного пространства повышает "распирающее" давление в нем и, соответственно, внешнее давление на кровеносные капилляры, они сдавливаются и временно выключаются из циркуляции. Начинают функционировать рядом расположенные капиллярные поля. Повышенное давление в интерстициальном пространстве продвигает жидкость в лимфатические капилляры, свободная водная фаза интерстиция уменьшается, коллоиды и коллаген отдают воду и "распирающее" давление падает, соответственно в этом участке ткани устраняется сдавливание капилляров и они "открываются" для кровотока. Число "открытых" и "закрытых" кровеносных капилляров в ткани зависит также от деятельности прекапиллярных сфинктеров, регулирующих поступление крови в капиллярную сеть. Таким образом, гидродинамические силы обеспечивают резорбтивную фазу лимфообразования.

Регуляция процесса лимфообразования направлена на увеличение или уменьшение фильтрации воды и других элементов плазмы крови (солей, белков и др), осуществляется вегетативной нервной системой и гуморально-вазоактивными веществами, меняющими давление крови в артериолах, венолах и капиллярах, а также проницаемость стенок сосудов. Например, катехоламины (адреналин и норадреналин) повышают давление крови в венолах и капиллярах, тем самым увеличивают фильтрацию жидкости в интерстициальное пространство, что усиливает образование лимфы. Местная регуляция осуществляется метаболитами тканей и биологически активными веществами, выделяемыми клетками, в том числе, эндотелием кровеносных сосудов. Кроме гидродинамических сил лимфообразование обеспечивают и силы онкотического давления. Эти белки, а также другие белковые молекулы интерстициального пространства и микроокружения клеток, путем диффузии по градиенту концентрации быстро и легко проникают в щели и лимфатические капилляры, имеющих высокую проницаемость. Поступающие белковые молекулы увеличивают онкотическое давление в лимфе. В результате чего, она активно всасывает воду из интерстиция. Это способствует лимфооттоку, т.е. формированию фазы изгнания лимфы.

Все белки, поступающие из крови в интерстициальное пространство, возвращаются в кровь только через лимфатическую систему. Это явление носит название "основной закон лимфологии". Таким образом, по пути кровь-лимфа-кровь в сутки рециркулирует от 50 до 100 % белка.

Лимфооттоку способствуют и механизмы продвижения лимфы по лимфатическим сосудам — сократительная деятельность стенок лимфатических сосудов, наличие клапанного аппарата в них, продвижение крови в рядом расположенных венозных сосудах, работа скелетных мышц, отрицательное давление в грудной клетке.

## 5. Гистогематические барьеры

Понятие гистогематические барьеры предложено для обозначения барьерных структур между кровью и органами. В отличие от внешних барьеров, отделяющих внутреннюю среду организма, его ткани и клеточные структуры от внешней среды, гистогематические барьеры являются внутренними, отделяющими кровь от тканевой жидкости. Под гистогематическими барьерами понимают комплекс физиологических механизмов, регулирующих обменные про-

цессы между кровью и тканями, обеспечивающих тем самым постоянство состава и физико-химических свойств тканевой жидкости, а также задерживающих переход в нее чужеродных веществ из крови.

Гистогематические барьеры, благодаря не только избирательной, но и меняющейся проницаемости, регулируют поступление к клеткам из крови необходимых пластических и энергетических материалов и своевременный отток продуктов клеточного обмена. Таким образом, эти структурно-функциональные механизмы обеспечивают постоянство внутренней среды. Гистогематические барьеры в различных тканях и органах имеют существенные отличия, а некоторые из них, благодаря определенной специализации, приобретают особую жизненно важную роль. К числу подобных специализированных барьеров относят гематоэнцефалический (между кровью и мозговой тканью), гематоофтальмический (между кровью и внутриглазной жидкостью) барьеры, отличающиеся не только высокой избирательностью проницаемости, но и лишаящие забарьерные ткани иммунологической толерантности.

Проницаемость гистогематических барьеров зависит от химического строения молекул переносимых веществ, от их физико-химических свойств. Так, для растворимых в липидах веществ гистогематические барьеры более проницаемы, поскольку такие молекулы легче проходят через липидные слои мембран клеток. По особенностям проницаемости для белков на уровне кровь-ткань все гистогематические барьеры делят на три группы: изолирующие, частично изолирующие и неизолирующие. К изолирующим барьерам относят: гематоэнцефалический, гематоликворный, гематонейрональный (на уровне периферической нервной системы), гематотестикулярный, барьер хрусталика глаза. К частично изолирующим относятся барьеры на уровне желчных капилляров печени, коры надпочечников, пигментного эпителия глаза между сосудистой и сетчатой оболочками, гематоофтальмический барьер на уровне цилиарных отростков глаза, барьеры щитовидной железы и концевых долек поджелудочной железы. Неизолирующие барьеры хотя и позволяют белку проникать из крови в интерстициальную жидкость, однако ограничивают его транспорт в микроокружение и цитоплазму паренхиматозных клеток. Такие барьеры существуют в миокарде, скелетных мышцах, мозговом слое надпочечников, околощитовидных железах.

Основная функция гистогематических барьеров защитная и регуляторная.

## **Тема 15 – 16. Адаптационные изменения сердечно-сосудистой системы при различных видах физической работы**

### **1. Структура и функции кровообращения**

2. Основные физиологические свойства сердечной мышцы
3. Показатели сердечной деятельности
4. Виды и классификация физической работы
5. Изменение показателей сердечной деятельности при различных видах физической работы
6. Изменение кровотока в мышцах и коже при физической работе

### **1. Структура и функции кровообращения**

Система кровообращения состоит из сердца и кровеносных сосудов (венозных, артериальных и лимфатических.)

Основное значение системы кровообращения состоит в снабжении кровью органов и тканей. Сердце за счет своей насосной деятельности обеспечивает движение крови по замкнутой системе сосудов.

Кровь непрерывно движется по сосудам, что дает ей возможность выполнять все жизненно важные функции, а именно транспортную (перенос кислорода и питательные вещества), защитную (содержит антитела), регуляторную (содержит ферменты, гормоны и другие, биологически активные вещества).

**Строение сердца. Сердечный цикл. Значение клапанного аппарата**

Сердце человека — полый мышечный орган. Сплошной вертикальной перегородкой сердце делится на две половины: левую и правую. Вторая перегородка, идущая в горизонтальном направлении, образует в сердце четыре полости: верхние полости—предсердия, нижние—желудочки.

Стенка сердца состоит из трех слоев: внутреннего, среднего и наружного. *Внутренний слой представлен эндотелиальной оболочкой (эндокард)*, которая выстилает внутреннюю поверхность сердца.

*Средний слой (миокард)* состоит из поперечно-полосатой мышцы. Мускулатура предсердий отделена от мускулатуры желудочков соединительнотканной перегородкой. Мышечный слой предсердий развит значительно слабее, чем мышечный слой желудочков, что связано с особенностями функций, которые выполняет каждый отдел сердца. Наружная поверхность сердца покрыта *серозной оболочкой (эпикард)*, которая является внутренним листком *околосердечной сумки—перикарда*. Под серозной оболочкой расположены наиболее крупные коронарные артерии и вены, которые обеспечивают кровоснабжение тканей сердца, а также большое скопление нервных клеток и нервных волокон, иннервирующих сердце.

*Перикард и его значение.* Перикард (сердечная сорочка) окружает сердце как мешок и обеспечивает его свободное движение. Перикард состоит из двух листков: внутреннего (эпикард) и наружного, обращенного в сторону органов грудной клетки. Между листками перикарда имеется щель, заполненная серозной жидкостью. Жидкость уменьшает трение листков перикарда. Перикард ограничивает растяжение сердца наполняющей его кровью и является опорой для коронарных сосудов.

В сердце различают два вида *клапанов—атриовентрикулярные (предсердно-желудочковые) и полулунные*. Атриовентрикулярные клапаны располагаются между предсердиями и соответствующими желудочками. Левое предсердие от левого желудочка отделяет двустворчатый клапан. На границе между правым предсердием и правым желудочком находится трехстворчатый клапан.

Полулунные клапаны отделяют аорту от левого желудочка и легочный ствол от правого желудочка. Каждый полулунный клапан состоит из трех створок (кармашки), в центре которых имеются утолщения — узелки. Эти узелки, прилегая, друг к другу, обеспечивают полную герметизацию при закрытии полулунных клапанов.

***Сердечный цикл и его фазы.*** В деятельности сердца можно выделяют две фазы: *систола (сокращение) и диастола (расслабление)*. Систола предсердий слабее и короче систолы желудочков: в сердце человека она длится 0,1с, а систола желудочков — 0,3 с. Диастола предсердий занимает 0,7с, а желудочков — 0,5 с. Общая пауза (одновременная диастола предсердий и желудочков) сердца длится 0,4 с. Весь сердечный цикл продолжается 0,8с. Длительность различных фаз сердечного цикла зависит от частоты сердечных сокращений. При более частых сердечных сокращениях деятельность каждой фазы уменьшается, особенно диастолы.

## **2. Основные физиологические свойства сердечной мышцы**

Сердечная мышца, как и скелетная, обладает возбудимостью, способностью проводить возбуждение и сократимостью.

***Возбудимость сердечной мышцы.*** Сердечная мышца менее возбудима, чем скелетная. Для возникновения возбуждения в сердечной мышце необходимо применить более сильный раздражитель, чем для скелетной. Установлено, что величина реакции сердечной мышцы не зависит от силы наносимых раздражений (электрических, механических, химических и т. д.). Сердечная мышца максимально сокращается и на пороговое, и на более сильное по величине раздражение.

***Проводимость.*** Волны возбуждения проводятся по волокнам сердечной мышцы и так называемой специальной ткани сердца с неодинаковой скоростью. Возбуждение по волокнам мышц предсердий распространяется со скоростью 0,8—1,0 м/с, по волокнам мышц желудочков— 0,8—0,9 м/с, по специальной ткани сердца—2,0—4,2 м/с.

**Сократимость.** Сократимость сердечной мышцы имеет свои особенности. Первыми сокращаются мышцы предсердий, затем—папиллярные мышцы и субэндокардиальный слой мышц желудочков. В дальнейшем сокращение охватывает и внутренний слой желудочков, обеспечивая тем самым движение крови из полостей желудочков в аорту и легочный ствол.

Физиологическими особенностями сердечной мышцы является удлиненный рефрактерный период и автоматия. Теперь о них поподробнее.

**Рефрактерный период.** В сердце в отличие от других возбудимых тканей имеется значительно выраженный и удлиненный рефрактерный период. Он характеризуется резким снижением возбудимости ткани в течение ее активности. Выделяют абсолютный и относительный рефрактерный период (р.п.). Во время *абсолютного* р.п. какой бы силы не наносили раздражения на сердечную мышцу, она не отвечает на него возбуждением и сокращением. Он соответствует по времени систоле и началу диастолы предсердий и желудочков. Во время *относительного* р.п. возбудимость сердечной мышцы постепенно возвращается к исходному уровню. В этот период мышца может ответить на раздражитель сильнее порогового. Он обнаруживается во время диастолы предсердий и желудочков.

**Возбудимость сердечной мышцы.** Сердечная мышца менее возбудима, чем скелетная. Для возникновения возбуждения в сердечной мышце необходимо применить более сильный раздражитель, чем для скелетной. Установлено, что величина реакции сердечной мышцы не зависит от силы наносимых раздражений (электрических, механических, химических и т. д.). Сердечная мышца максимально сокращается и на пороговое, и на более сильное по величине раздражение.

#### **Фазы изменения возбудимости сердечной мышцы**

Сердечная мышца относится к электровозбудимым тканям организма. Биопотенциалы, возникающие в синусном узле, вызывают процесс возбуждения в кардиомиоцитах. Процесс возбуждения - это основа функции миокарда, так как процесс сокращения - один из компонентов сложного процесса возбуждения. Возбудимость сердечной мышцы меняется в ходе процесса возбуждения - она проходит фазовые изменения. Уникальная особенность сердечной мышцы состоит в том, что фазовые изменения возбудимости в миокарде протекают в течение сотен миллисекунд и совпадают с основными компонентами процесса возбуждения - биоэлектрическими явлениями и процессом сокращения.

**Проводимость.** Волны возбуждения проводятся по волокнам сердечной мышцы и так называемой специальной ткани сердца с неодинаковой скоростью. Возбуждение по волокнам мышц предсердий распространяется со скоростью 0,8—1,0 м/с, по волокнам мышц желудочков— 0,8—0,9 м/с, по специальной ткани сердца—2,0—4,2 м/с.

**Сократимость сердечной мышцы.** Сердечная мышца, обеспечивая работу сердца как насоса, всегда работает в режиме одиночных мышечных сокращений. По своим структурным и физиологическим свойствам сердечная мышца занимает промежуточное положение между поперечно-полосатыми (скелетными) мышцами и гладкими, образующими стенки сосудов и внутренних органов. По строению волокна миокарда близки к мышечным волокнам, образующим поперечно-полосатые мышцы. Их сократительные внутриклеточные структуры миофибриллы состоят из таких же сократительных белков -актина и миозина, включая регуляторный тропонин-тропомиозиновый белковый комплекс. Как и в скелетных мышцах, механизм мышечного сокращения запускается ионами кальция, освобождающимися из внутри-клеточных мембранных структур - саркоплазматического ретикулума. Однако саркоплазматический ретикулум в миокардиальных волокнах менее упорядочен по сравнению со скелетными мышцами. Запасы внутриклеточного кальция меньше, поэтому сокращения сердечной мышцы более чем скелетной, зависят от содержания ионов кальция во внеклеточной жидкости.

**Рефрактерный период.** В сердце в отличие от других возбудимых тканей имеется значительно выраженный и удлиненный рефрактерный период. Он характеризуется резким снижением возбудимости ткани в течение ее активности. Выделяют абсолютный и относительный рефрактерный период (р.п.). Во время абсолютного р.п. какой бы силы не наносили

раздражения на сердечную мышцу, она не отвечает на него возбуждением и сокращением. Он соответствует по времени систоле и началу диастолы предсердий и желудочков. Во время относительного р.п. возбудимость сердечной мышцы постепенно возвращается к исходному уровню. В этот период мышца может ответить на раздражитель сильнее порогового. Он обнаруживается во время диастолы предсердий и желудочков. Сокращение миокарда продолжается около 0.3 с., по времени примерно совпадает с рефрактерной фазой. Следовательно, в период сокращения сердце неспособно реагировать на раздражители. Благодаря выраженному р.п., который длится больше чем период систолы, сердечная мышца неспособна к тетаническому (длительному) сокращению и совершает свою работу по типу одиночного мышечного сокращения.

**Автоматия сердца.** Вне организма при определенных условиях сердце способно сокращаться и расслабляться, сохраняя правильный ритм. Следовательно, причин сокращений изолированного сердца лежит в нем самом. Способность сердца ритмически сокращаться под влиянием импульсов, возникающих в нем самом, носит название автоматии.

В сердце различают рабочую мускулатуру, представленную поперечнополосатой мышцей, и атипическую, или специальную, ткань, в которой возникает и проводится возбуждение.

У человека атипическая ткань состоит из:

синаурикулярного узла, располагающегося на задней стенке правого предсердия у места впадения полых вен; атриовентрикулярного (предсердно-желудочкового) узла находящегося в правом предсердии вблизи перегородки между предсердиями и желудочками; пучка Гиса (предсердно-желудочковый пучок), отходящего от атриовентрикулярного узла одним стволом. Пучок Гиса, пройдя через перегородку между предсердиями и желудочками, делится на две ножки, идущие к правому и левому желудочкам. Заканчивается пучок Гиса в толще мышц волокнами Пуркинье. Пучок Гиса—это единственный мышечный мостик, соединяющий предсердия с желудочками. Синаурикулярный узел является ведущим в деятельности сердца (водитель ритма), в нем возникают импульсы, определяющие частоту сокращений сердца. В норме атриовентрикулярный узел и пучок Гиса являются только передатчиками возбуждения из ведущего узла к сердечной мышце. Однако им присуща способность к автоматии, только выражена она в меньшей степени, чем у синаурикулярного узла, и проявляется лишь в условиях патологии. Атипическая ткань состоит из малодифференцированных мышечных волокон. В области синаурикулярного узла обнаружено значительное количество нервных клеток, нервных волокон и их окончаний, которые здесь образуют нервную сеть. К узлам атипической ткани подходят нервные волокна от блуждающих и симпатических нервов.

### 3. Показатели сердечной деятельности

***Ритм сердца и факторы, влияющие на него.*** Ритм сердца, т. е. количество сокращений в 1 мин, зависит главным образом от функционального состояния блуждающих и симпатических нервов. При возбуждении симпатических нервов частота сердечных сокращений возрастает. Это явление носит название *тахикардии*. При возбуждении блуждающих нервов частота сердечных сокращений уменьшается — *брадикардия*.

На ритм сердца влияет также состояние коры головного мозга: при усилении торможения ритм сердца замедляется, при усилении возбуждательного процесса стимулируется.

Ритм сердца может изменяться под влиянием гуморальных воздействий, в частности температуры крови, притекающей к сердцу. В опытах было показано, что местное раздражение теплом области правого предсердия (локализация ведущего узла) ведет к учащению ритма сердца при охлаждении этой области сердца наблюдается противоположный эффект. Местное раздражение теплом или холодом других участков сердца не отражается на частоте сердечных сокращений. Однако оно может изменить скорость проведения возбуждений по проводящей системе сердца и отразиться на силе сердечных сокращений.

Частота сердечных сокращений у здорового человека находится в зависимости от возраста. Что же является показателями сердечной деятельности?

**Показатели сердечной деятельности.** Показателями работы сердца являются систолический (ударный) и минутный объем сердца.

#### **Ударный объём крови**

Ударным (систолическим) объёмом крови ( $Q_s$ ) называется количество крови, выбрасываемое сердцем в одно сокращение.

В покое в положении лёжа ударный объём крови у взрослых тренированных мужчин колеблется в среднем от 70 до 90 мл и зависит от размеров тела, в вертикальном положении показатели меньше. У женщин ударный объём крови в среднем на 25% меньше, чем у мужчин.

В условиях физической нагрузки приток венозной крови к сердцу усиливается. В начале работы  $Q_s$  быстро увеличивается до определённого уровня, зависящего от размеров сердца индивидуума и характера нагрузки, а через некоторое время при выполнении равномерной длительной нагрузки может понизиться. В таком случае величина минутного объёма крови сохраняется неизменной за счёт увеличения частоты сердечных сокращений.

Максимальная величина ударного объёма крови обычно достигается при нагрузке, соответствующей 30 – 40% максимума аэробной мощности. Увеличение  $Q_s$  при нагрузке, выполняемой в вертикальном положении тела, как у женщин, так и мужчин составляет 40 – 50% этого показателя в покое. При работе лёжа ударный объём возрастает мало.

В условиях тяжёлых нагрузок, когда частота сердечных сокращений достигает  $200 \text{ мин}^{-1}$ , время наполнения желудочков значительно сокращается, однако остаётся достаточным для сохранения максимального уровня ударного объёма крови.

У нетренированных людей этот показатель достигает 150 – 170 мл. У спортсменов высокого класса, тренирующихся на выносливость, ударный объём крови может превысить 200 мл, и его увеличение продолжается вплоть до полного изнеможения, т.е. до отказа выполнять нагрузку.

#### **Минутный объём крови**

Минутный объём крови, или сердечный выброс ( $Q$ ), - это количество крови, выбрасываемое сердцем в течение 1 мин. Он измеряется в Миллилитрах в минуту или литрах в минуту. Минутный объём правого и левого желудочка в нормальных условиях практически одинаков. Минутный объём нередко выражают через так называемый минутный индекс, представляющий отношение минутного объёма крови к площади поверхности тела ( $\text{л/мин} \cdot \text{м}^2$ ).

Сердечный выброс зависит от ударного объёма крови и частоты сердечных сокращений.

Эти величины отражают два главных свойства сердца – его сократительную функцию и автоматизм. Они контролируются нервной и эндокринной системами.

В определённой степени на кровообращение действует сила гравитации. Поэтому в состоянии покоя скорость циркуляции крови зависит от положения тела. При переходе из горизонтального положения в вертикальное некоторое количество крови перераспределяется в нижние конечности. В известной мере этот процесс задерживается венозными клапанами, однако центральный объём уменьшается, снижается её приток к правым отделам сердца. Это в свою очередь понижает величину систолического объёма и вызывает увеличение частоты сердечных сокращений. Но ввиду неполной компенсации минутный объём крови несколько уменьшается.

В состоянии покоя величина сердечного выброса зависит от пола, возраста, условий окружающей среды и эмоционального состояния индивидуума.

В начале ритмичной мышечной деятельности минутный объём крови увеличивается, сначала быстро, потом более медленно и постепенно достигает устойчивого состояния. Это состояние зависит от интенсивности нагрузки. В то же время происходит стабилизация потребления кислорода. Таким образом, в фазе вработывания можно различать два этапа – «быстрый» и «медленный». Результирующий уровень сердечного выброса тесно связан с интенсивностью нагрузки.

Фаза адаптации при работе малой и средней интенсивности продолжается 1 – 2 мин, но с увеличением мощности нагрузки удлиняется. Устойчивое состояние раньше наступает у обследуемых, находящихся в хорошей физической форме. При выполнении длительных нагрузок наблюдается постепенное снижение ударного объёма, но соответствующий прирост частоты сердечных сокращений обеспечивает стабильность минутного объёма крови.

У пожилых людей из – за снижения максимальной частоты пульса уменьшается и максимальный сердечный выброс.

Данные о максимальных величинах минутного объёма противоречивы. Большинство исследований показывают, что сердечный выброс у нетренированных здоровых мужчин достигает при нагрузке 25 л/мин. Наивысшие показатели – около 40 л/мин – получены при обследовании спортсменов, тренирующихся на выносливость – велогонщиков и лыжников экстра-класса.

Под влиянием физической тренировки совершенствуется кровообращение на периферии и улучшается использование кислорода в тканях. Поэтому у тренированных людей по сравнению с нетренированными при выполнении субмаксимальных нагрузок минутный объём увеличивается меньше. После 4 – месячной интенсивной тренировки максимальный сердечный выброс может увеличиваться на 8%.

#### **4. Виды и классификация физической работы**

Максимальный объём мышечной работы у каждого человека ограничен индивидуальным пределом затрат энергии. Этот предел лимитируется возможностями доставки необходимого количества кислорода для обеспечения возрастающего уровня обменных процессов, т.е. функциональным состоянием дыхательной и сердечно – сосудистой систем. Показателем предельного уровня энергетических затрат организма обычно выступает величина максимального потребления кислорода (МПК).

Согласно ГОСТу 12.1.005 – 76[44], все виды мышечной работы по степени тяжести следует делить на три категории: лёгкую (энерготраты во время работы составляют до 150 ккал/ч), среднее (от 150 до 250 ккал/ч) и тяжёлую (более 250 ккал/ч). Однако верхний предел энергетической стоимости работ в различных отраслях сельского хозяйства составляет довольно большой диапазон (до 500 – 600 ккал/ч). Поэтому целесообразно выделять и четвёртую категорию – очень тяжёлую, характеризующуюся уровнем энерготрат 360 ккал/ч и более.

Тяжесть труда определяет возможное время его продолжительности. Так, изнурительная работа, при которой потребление кислорода достигает максимальных величин, может продолжаться всего несколько минут. В условиях производства, например в шахте, нагрузки такой интенсивности бывают исключительно редко, главным образом в аварийных ситуациях.

Очень тяжёлые работы, сопровождающиеся высоким уровнем напряжения функциональных систем организма, должны исключаться из повседневной деятельности человека. Они должны выполняться только при условии обязательного чередования с физиологическими обоснованными периодами отдыха.

На практике чаще всего нормирование физического труда подземных рабочих осуществляют путём установления времени необходимого отдыха, исходя из тяжести выполняемых работ. Для ориентировочного определения времени необходимого отдыха достаточно надёжным является так называемый уровень достижения МПК при выполнении конкретной работы.

Преимущества такого способа нормирования труда – возможность индивидуального определения допустимых физических нагрузок. При выполнении лёгких работ время отдыха должно составлять до 20%, при выполнении работ средней тяжести и тяжёлых – соответственно 23 – 30 и 33 – 40%, а очень тяжёлых – более 40%, от времени выполняемой работы данной тяжести.

#### **Классификация физической работы**

Различают статическую и динамическую мышечную работу. При статической работе мышечное сокращение не связано с движением частей тела. Статическую нагрузку имеет,

например мускулатура, обеспечивающая позу сидящего или стоящего человека. Статическая работа совершается при удержании груза.

При динамической работе тело или отдельные его части перемещаются. Физическая активность человека складывается из этих двух разновидностей работы. В процессе деятельности человека они постоянно комбинируются и чередуются.

Максимальное напряжение, а также максимальное время напряжения, которые способны развивать и удерживать определённая группа мышц, зависят от её локальной функциональной мощности и ёмкости. В условиях динамической работы выносливость и максимум мощности определяется эффективностью механизмов энергопродукции и их согласованностью с другими функциями организма.

Работа может быть локальной, региональной и общей (глобальной). Если количество работающих мышц не превышает 1/3 общей мышечной массы, работу обозначают как локальную. В региональной работе участвует от 1/3 до 2/3 всей мускулатуры тела. При активации 2/3 всех мышц и более работа обозначается как глобальная.

Практическое значение имеет классификация интенсивности мышечной работы в зависимости от расхода энергии. В классификации, тяжесть работы определяется в зависимости от того, насколько расход энергии, выраженный в килокалориях, превышает уровень основного обмена.

При умеренной работе расход энергии превышает уровень обмена в покое более чем в 3 раза, при тяжёлой работе расход энергии превышает уровень основного обмена в 3 – 8 раз.

В зависимости интенсивности обменных процессов делят работу на 10 классов. Прирост расхода в каждом классе составляет 300 ккал.

#### **Динамическая работа**

При динамической нагрузке на мышцы энергетические затраты могут во много раз превышать таковые в состоянии покоя, максимально в 10 – 25 раз, в зависимости от возраста, пола и функциональных возможностей человека.

Когда динамическая мышечная работа выполняется неизменно на субмаксимальной скорости на велоэргометре, потребление кислорода возрастает в первые минуты, а потом достигает «плато», так называемого стабильного уровня. Независимо от интенсивности работы сразу возникает кислородная задолженность, которая сохраняется в течение всего нагрузочного теста. Если работа лёгкая или умеренная, то длительность «переходной фазы» составляет 1 – 3 мин; сильные молодые люди приспосабливаются к нагрузке и достигают стабильного состояния гораздо быстрее, чем нетренированные или пожилые люди, у которых период адаптации может занимать несколько минут. Эта задержка в адаптации системы кровообращения вызывает в мышцах частичного гликолиза в начале работы, что приводит к кислородной задолженности. Такой дефицит кислорода возмещается после прекращения работы. За восстановительный период поглощения кислорода и содержание углекислого газа постепенно падают до значений, характерных для состояния покоя. Длительность, как периода адаптации, так и периода восстановления зависит от интенсивности работы, а также от возраста, пола и физической подготовки.

Если определять уровень поглощения кислорода в стабильном состоянии на основе интенсивности работы, то можно увидеть, что затраты кислорода и энергии связаны с интенсивностью работы до определённого предела, выше которого увеличение нагрузки уже не будет сопровождаться ростом поглощения кислорода.

#### **Статическая работа**

Статическую работу можно выразить через понятие мышечного усилия, как часть развиваемого произвольно максимального изометрического сокращения, выраженную в процентах (ПМС). Статическую работу менее 15 – 20 % ПМС можно выполнять довольно долго, независимо от того, какая часть мышцы вовлечена в действие при условии, что нагрузка остаётся неизменной. Усилие выше этого уровня вызывает утомление, максимальное сокращение возможно только в течение нескольких секунд или минут.

Физиологические реакции на статическую работу отличны от наблюдаемых при динамической работе. Кровеносные сосуды при мышечном сокращении расширяются, но в отличие от реакции на работу, выполняемую ритмично, при изометрической нагрузке росту интенсивности кровотока через расширенные сосуды препятствует механическая компрессия постоянно сокращающихся мышечных волокон. При длительном сокращении механическая компрессия не ослабевает, что создаёт устойчивое препятствие кровотоку, в то время как при динамической работе механические воздействия на кровоток носят перемежающийся характер.

При условиях ниже критического уровня – 15 % ПМС кровотоков в изометрически сократившейся мышце стабилизируется в зависимости от степени сокращения. При высоких нагрузках подобная стабилизация невозможна, что приводит к недостаточной оксигенации мышечной ткани и в результате – к болевым ощущениям и повышению содержания молочной кислоты в крови.

При работе, не вызывающей утомления, сердечно – сосудистая система реагирует на длительное сокращение умеренно, но достаточно для того чтобы обеспечить адекватный локальный кровоток и энергетические потребности. При максимальном длительном мышечном сокращении изменения со стороны сердечно – сосудистой системы характеризуется выраженным повышением диастолического и систолического давления. Частота сердечных сокращений и минутный объём сердца увеличиваются умеренно, однако в большей степени, чем это необходимо для обеспечения более высокой по сравнению с состоянием покоя интенсивности мышечного обмена. Выраженное повышение кровяного давления в ответ на предельное изометрическое сокращение опосредовано сильным сердечно – сосудистым рефлексом.

### **5. Изменение показателей сердечной деятельности при различных видах физической работы**

Частотой сердечных сокращений ( $f_h$ ) называется количество сокращений желудочков сердца в 1 мин. Как в состоянии мышечного покоя, так и в условиях физической нагрузки она регистрируется на электрокардиограмме, а также подсчитывается при аускультации сердца или пальпации сердечного толчка в области его верхушки.

Частота пульса – число колебаний стенки артерии в 1 мин, вызванных пульсовой волной.

В состоянии покоя частота сердечных сокращений зависит от возраста, пола, позы (вертикальное или горизонтальное положение тела). В положении стоя частота пульса больше чем лёжа. Она несколько уменьшается в пожилом возрасте.

Под влиянием тренировки на выносливость частота сердечных сокращений в покое снижается.

При мышечной нагрузке частота сердечных сокращений увеличивается. С возрастом  $f_h$  при нагрузке увеличивается меньше. В определённом диапазоне интенсивности нагрузки частота сердечных сокращений прямо зависит от нагрузки. Так, линейная взаимосвязь между этими величинами наблюдается при мощности нагрузки, соответствующей 50 – 90%  $V_{O_2 \max}$ . Эта взаимосвязь широко используется в нагрузочном тестировании. Однако у людей разного пола и возраста с различиями в физической подготовке наблюдаются большие индивидуальные колебания. При одинаковой частоте сердечных сокращений потребление кислорода у мужчин выше, чем у женщин, у физически подготовленных лиц выше, чем у людей малоподвижного образа жизни. При нагрузке средней интенсивности начальный прирост частоты сердечных сокращений более выражен. Однако вскоре  $f_h$  опять снижается и стабилизируется на уровне, соответствующем мощности работы. Стабилизация пульса у нетренированных наблюдается при нагрузках, при которых частота сердечных сокращений не превышает так называемую границу выносливости – 130 мин. При более тяжёлой работе пульс всё время продолжает учащаться, этому сопутствует снижение ударного объёма крови, повышение температуры тела, увеличение концентрации молочной кислоты, свидетельствующие о наступающем утомлении.

При максимальной нагрузке  $f_h$  продолжает нарастать вплоть до момента переутомления и прекращения работы. Регистрируемая в таком состоянии  $f_h$  обозначается как максимальная частота сердечных сокращений для данного индивидуума. Последняя при тяжёлой мышечной работе определяется возрастом и физической работоспособностью обследуемого. Максимальная частота сердечных сокращений у детей в возрасте до 10 лет достигает 210, а у лиц в 65 – летнем возрасте – только 165. При нагрузке, составляющей 50% от максимума аэробной мощности, частота сердечных сокращений у 25 – летних мужчин около 130, а у женщин 140 мин.. С увеличением нагрузки, однако, роль этих факторов уменьшается, и при максимальной нагрузке частота сердечных сокращений практически остаётся неизменной при всех условиях.

Под воздействием тренировки  $f_h$  уменьшается. У спортсменов высокой квалификации нередко наблюдается брадикардия с понижением частоты сердечных сокращений до 50, 40 и даже 30 мин. У тренированных людей максимальный пульс ниже, чем у нетренированных сверстников.

### **Изменение артериальное давление при физической работе**

Несмотря на выраженное расширение сосудов в работающих мышцах, артериальное давление в больших артериях в начале физической нагрузки повышается. Увеличение давления продолжается 1 – 2 мин, а в дальнейшем стабилизируется на определённом уровне в зависимости от тяжести работы. После прекращения работы давление резко падает и в первые 5 – 10 с восстановленного периода может оказаться ниже исходного уровня. Позже наблюдается умеренное повышение давления с последующей нормализацией.

После достижения устойчивого состояния систолическое давление ( $P_s$ , а) пропорционально интенсивности нагрузки. При максимальных нагрузках оно может превысить 250 мм рт. Ст.

Диастолическое давление ( $P_d$ , а) при лёгкой и умеренной физической нагрузке практически не изменяется, но при тяжёлой работе может несколько увеличиться. Вследствие различий прироста  $P_s$  и  $P_d$  увеличивается также пульсовое давление (разница между систолическим и диастолическим давлением). Артериальное давление изменяется в различной степени при выполнении работы руками или ногами. При нагрузке одинаковой мощности работа руками вызывает более выраженное повышение давления. В условиях статических нагрузок наблюдается выраженная артериальная гипертензия, в то время как частота сердечных сокращений и минутный объём крови повышается мало.

При нагрузке увеличивается количество венозной крови притекающей к правым отделам сердца. Это обеспечивается сокращением работающей мускулатуры.

Под влиянием тренировки на выносливость артериальное давление в состоянии покоя понижается. В то же время при выполнении нагрузки различной мощности величина систолического артериального давления обычно выше у тренированных спортсменов.

### **б. Изменение кровотока в мышцах и коже при физической работе**

В покое мышечный кровоток колеблется в пределах 4 – 7 мл/мин на 100 мл ткани. При сильных, ритмичных сокращениях кровотоки возрастают в 15 – 20 раз. Количество открытых капилляров в работающих мышцах может возрасть в 50 раз.

Обмен веществ в мышцах при физической нагрузке может увеличиться в 100 раз, что обеспечивается более полной экстракцией кислорода тканями из крови. Большинство органов в нормальных условиях утилизируют из крови 20 – 25% кислорода. В работающей мышце эта величина достигает иногда 80% и более. Таким образом, парциальное давление кислорода в крови, оттекающей от работающих мышц, близко к нулю. При нагрузке в неработающих мышцах обычно наблюдается сужение сосудов и уменьшение кровотока.

Состояние кожного кровотока в большой степени определяется температурой окружающей среды. В нормальных условиях общий кровоток в коже равен 400 – 500 мл/мин. При полной дилатации сосудов кожи объём кровообращения в ней может увеличиться в 7 раз, достигая 3 мл/мин. В начале физической работы кровотоки в коже уменьшаются. В дальнейшем при увеличении интенсивности нагрузки кровеносные сосуды кожи расширяются. Таким об-

разом обеспечивается адекватная доставка энергетического материала (липидов) к работающим мышцам. В условиях нагрузки кровотоки в коже составляют около 12 – 15% от минутного объема крови.

## **Тема 17-18. Физиологические особенности дыхательной системы при физической нагрузке**

1. Физиология дыхания
2. Газообмен и транспорт газов
3. Дыхательный центр
4. Дыхание в измененных условиях:

### **1. Физиология дыхания**

Человек и все высокоорганизованные живые существа нуждаются для своей нормальной жизнедеятельности в постоянном поступлении к тканям организма кислорода, который используется в сложном биохимическом процессе окисления питательных веществ, в результате чего выделяется энергия и образуется двуокись углерода и вода.

Дыхание – синоним и неотъемлемый признак жизни. «Пока дышу – надеюсь», утверждали древние римляне, а греки называли атмосферу «пастбищем жизни». Человек в день съедает примерно 1,24 кг пищи, выпивает 2 л воды, но вдыхает свыше 9 кг воздуха (более 10 000 л).

Дыхание – это совокупность процессов, обеспечивающих потребление организмом кислорода и выделение двуокси углерода. – В условиях покоя в организме за 1 минуту потребляется в среднем 250 – 300 мл O<sub>2</sub> и выделяется 200 – 250 мл CO<sub>2</sub>. При физической работе большой мощности потребность в кислороде существенно возрастает и максимальное потребление кислорода (МПК) достигает у высокоотренированных людей около 6 - 7 л/мин. Дыхание осуществляет перенос O<sub>2</sub> из атмосферного воздуха к тканям организма, а в обратном направлении производит удаление CO<sub>2</sub> из организма в атмосферу.

Различают несколько этапов дыхания:

1. Внешнее дыхание – обмен газов между атмосферой и альвеолами.
2. Обмен газов между альвеолами и кровью легочных капилляров.
3. Транспорт газов кровью – процесс переноса O<sub>2</sub> от легких к тканям и CO<sub>2</sub> от тканей – к легким.
4. Обмен O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> между кровью капилляров и клетками тканей организма.
5. Внутреннее, или тканевое дыхание – биологическое окисление в митохондриях клетки.

### **Воздухоносные пути**

Дыхательная система человека состоит из тканей и органов, обеспечивающих легочную вентиляцию и легочное дыхание. К воздухоносным путям относятся: нос, полость носа, носоглотка, гортань, трахея, бронхи и бронхиолы. Легкие состоят из бронхиол и альвеолярных мешочков, а также из артерий, капилляров и вен легочного круга кровообращения. К элементам костно-мышечной системы, связанным с дыханием, относятся ребра, межреберные мышцы, диафрагма и вспомогательные дыхательные мышцы.

Нос и полость носа служат проводящими каналами для воздуха, в которых он нагревается, увлажняется и фильтруется. В полости носа заключены также обонятельные рецепторы.

Наружная часть носа образована треугольным костно-хрящевым остовом, который покрыт кожей; два овальных отверстия на нижней поверхности ноздри открываются каждое в клиновидную полость носа. Эти полости разделены перегородкой. Три легких губчатых завитка (раковины) выдаются из боковых стенок ноздрей, частично разделяя полости на четыре незамкнутых прохода (носовые ходы). Полость носа выстлана богато васкуляризованной слизистой оболочкой. Многочисленные жесткие волоски, а также снабженные рес-

ничками эпителиальные и бокаловидные клетки служат для очистки вдыхаемого воздуха от твердых частиц. В верхней части полости лежат обонятельные клетки.

Гортань лежит между трахеей и корнем языка. Полость гортани разделена двумя складками слизистой оболочки, не полностью сходящимися по средней линии. Пространство между этими складками - голосовая щель защищено пластинкой волокнистого хряща - надгортанником. По краям голосовой щели в слизистой оболочке лежат эластичные фиброзные связки, которые называются нижними, или истинными, голосовыми складками (связками). Над ними находятся ложные голосовые складки, которые защищают истинные голосовые складки и сохраняют их влажными; они помогают также задерживать дыхание, а при глотании препятствуют попаданию пищи в гортань. Специализированные мышцы натягивают и расслабляют истинные и ложные голосовые складки. Эти мышцы играют важную роль при фонации, а также препятствуют попаданию каких-либо частиц в дыхательные пути.

Трахея начинается у нижнего конца гортани и спускается в грудную полость, где делится на правый и левый бронхи; стенка ее образована соединительной тканью и хрящом. У большинства млекопитающих хрящи образуют неполные кольца. Части, примыкающие к пищеводу, замещены фиброзной связкой. Правый бронх обычно короче и шире левого. Войдя в легкие, главные бронхи постепенно делятся на все более мелкие трубки (бронхиолы), самые мелкие из которых конечные бронхиолы являются последним элементом воздухоносных путей. От гортани до конечных бронхиол трубки выстланы мерцательным эпителием.

### **Легкие**

В целом легкие имеют вид губчатых, пористых конусовидных образований, лежащих у обеих половинах грудной полости.

Наименьший структурный элемент легкого - долька состоит из конечной бронхиолы, ведущей в легочную бронхиолу и альвеолярный мешок. Стенки легочной бронхиолы и альвеолярного мешка образуют углубления - альвеолы. Такая структура легких увеличивает их дыхательную поверхность, которая в 50-100 раз превышает поверхность тела. Относительная величина поверхности, через которую в легких происходит газообмен, больше у животных с высокой активностью и подвижностью. Стенки альвеол состоят из одного слоя эпителиальных клеток и окружены легочными капиллярами. Внутренняя поверхность альвеолы покрыта поверхностно-активным веществом - сурфактантом. Как полагают, сурфактант является продуктом секреции гранулярных клеток. Отдельная альвеола, тесно соприкасающаяся с соседними структурами, имеет форму неправильного многогранника и приблизительные размеры до 250 мкм. Принято считать, что общая поверхность альвеол, через которую осуществляется газообмен, экспоненциально зависит от веса тела. С возрастом отмечается уменьшение площади поверхности альвеол.

### **Плевра**

Каждое легкое окружено мешком - плеврой. Наружный (париетальный) листок плевры примыкает к внутренней поверхности грудной стенки и диафрагме, внутренний (висцеральный) покрывает легкое. Щель между листками называется плевральной полостью. При движении грудной клетки внутренний листок обычно легко скользит по наружному. Давление в плевральной полости всегда меньше атмосферного (отрицательное). Межплевральное пространство между легкими называется средостением; в нем находятся трахея, зобная железа (тимус) и сердце с большими сосудами, лимфатические узлы и пищевод.

### **Кровеносные сосуды легких**

Легочная артерия несет кровь от правого желудочка сердца, она делится на правую и левую ветви, которые направляются к легким. Эти артерии ветвятся, следуя за бронхами, снабжают крупные структуры легкого и образуют капилляры, оплетающие стенки альвеол.

Воздух в альвеоле отделен от крови в капилляре 1) стенкой альвеолы, 2) стенкой капилляра и в некоторых случаях 3) промежуточным слоем между ними. Из капилляров кровь поступает в мелкие вены, которые в конце концов соединяются и образуют легочные вены, доставляющие кровь в левое предсердие.

Бронхиальные артерии большого круга тоже приносят кровь к легким, а именно снабжают бронхи и бронхиолы, лимфатические узлы, стенки кровеносных сосудов и плевру. Большая часть этой крови оттекает в бронхиальные вены, а оттуда — в непарную (справа) и в полунепарную (слева). Очень небольшое количество артериальной бронхиальной крови поступает в легочные вены.

### **Состав и свойства дыхательных сред**

Дыхательной средой для человека является атмосферный воздух, состав которого отличается постоянством. В 1 л сухого воздуха содержится 780 мл азота, 210 мл кислорода и 0,3 мл двуокиси углерода. Остальные 10 мл приходятся на инертные газы – аргон, неон, гелий, криптон, ксенон и водород. На уровне моря нормальное атмосферное давление составляет 760 мм рт ст. Согласно закону Дальтона эта величина складывается из парциальных давлений всех газов, входящих в состав воздуха. Атмосферный воздух содержит также пары воды. В умеренном климате при температуре 22°C парциальное давление водяного пара в воздухе составляет 20 мм рт ст. Парциальное давление водяного пара, уравновешенного в легких с кровью при атмосферном давлении 760 мм рт ст и температуре тела 37°C, составляет 47 мм рт ст. Учитывая, что давление водяных паров в организме выше, чем в окружающей среде, в процессе дыхания организм теряет воду.

### **Внешнее дыхание**

Внешнее дыхание осуществляется благодаря изменениям объема грудной клетки и сопутствующим изменениям объема легких. Во время вдоха объем грудной клетки увеличивается, а во время выдоха – уменьшается. В дыхательных движениях участвуют:

1. Дыхательные пути, которые по своим свойствам являются слегка растяжимыми, сжимаемыми и создают поток воздуха. Дыхательная система состоит из тканей и органов, обеспечивающих легочную вентиляцию и легочное дыхание (воздухоносные пути, легкие и элементы костно-мышечной системы). Установлено, что дыхательные пути от трахеи до концевых дыхательных единиц (альвеол) ветвятся (раздваиваются) 23 раза. Первые 16 «поколений» дыхательных путей - бронхи и бронхиолы выполняют проводящую функцию. «Поколения» 17-22 – респираторные бронхиолы и альвеолярные ходы, составляют переходную (транзиторную) зону, и только 23-е «поколение» является дыхательной респираторной зоной и целиком состоит из альвеолярных мешочков с альвеолами. Общая площадь поперечного сечения дыхательных путей по мере ветвления возрастает более чем в 4,5 тысячи раз. Правый бронх обычно короче и шире левого.

2. Эластическая и растяжимая легочная ткань. Респираторный отдел представлен альвеолами. В легких имеется три типа альвеолоцитов (пневмоцитов), выполняющих разную функцию. Альвеолоциты второго типа осуществляют синтез липидов и фосфолипидов легочного сурфактанта. Общая площадь альвеол у взрослого человека достигает 80-90 м<sup>2</sup>, т.е. примерно в 50 раз превышает поверхность тела человека.

3. Грудная клетка, состоящая из пассивной костно-хрящевой основы, которая соединена соединительными связками и дыхательными мышцами, осуществляющими поднятие и опускание ребер и движения купола диафрагмы. За счет большого количества эластической ткани легкие, обладая значительной растяжимостью и эластичностью, пассивно следуют за всеми изменениями конфигурации и объема грудной клетки. Чем больше разность между давлением воздуха внутри и снаружи легкого, тем больше они будут растягиваться

### **Дыхательные мышцы.**

Дыхательные мышцы - это те мышцы, сокращения которых изменяют объем грудной клетки. Мышцы, направляющиеся от головы, шеи, рук и некоторых верхних грудных и нижних шейных позвонков, а также наружные межреберные мышцы, соединяющие ребро с ребром, приподнимают ребра и увеличивают объем грудной клетки. Диафрагма — мышечно-сухожильная пластина, прикрепленная к позвонкам, ребрам и груди, отделяет грудную полость от брюшной. Это главная мышца, участвующая в нормальном вдохе. При усиленном

вдохе сокращаются дополнительные группы мышц. При усиленном выдохе действуют мышцы, прикрепленные между ребрами (внутренние межреберные мышцы), к ребрам и нижним грудным и верхним поясничным позвонкам, а также мышцы брюшной полости; они опускают ребра и прижимают брюшные органы к расслабившейся диафрагме, уменьшая таким образом емкость грудной клетки.

Существуют два механизма, вызывающие изменение объема грудной клетки: поднятие и опускание ребер и движения купола диафрагмы. Дыхательные мышцы подразделяются на инспираторные и экспираторные. Инспираторными мышцами являются диафрагма, наружные межреберные и межхрящевые мышцы. При спокойном дыхании объем грудной клетки изменяется в основном за счет сокращения диафрагмы и перемещения ее купола всего на 1 см соответствует увеличение емкости грудной полости примерно на 200 – 300 мл. При глубоком форсированном дыхании участвуют дополнительные мышцы вдоха: трапециевидные, передние лестничные и грудино-ключично-сосцевидные мышцы. Они включаются в активный процесс дыхания при значительно больших величинах легочной вентиляции, например, при восхождении альпинистов на большие высоты или при дыхательной недостаточности, когда в процесс дыхания вступают почти все мышцы туловища.

Экспираторными мышцами являются внутренние межреберные и мышцы брюшной стенки, или мышцы живота. Каждое ребро способно вращаться вокруг оси, проходящей через две точки подвижного соединения с телом и поперечным отростком соответствующего позвонка.

Верхние отделы грудной клетки на вдохе расширяются преимущественно в переднезаднем направлении, а нижние отделы больше расширяются в боковых направлениях, так как ось вращения нижних ребер занимает сагиттальное положение.

В фазу вдоха наружные межреберные мышцы, сокращаясь, поднимают ребра, а в фазу выдоха ребра опускаются благодаря активности внутренних межреберных мышц.

При обычном спокойном дыхании выдох осуществляется пассивно, поскольку грудная клетка и легкие спадаются – стремятся занять после вдоха то положение, из которого они были выведены сокращением дыхательных мышц. Однако при кашле, рвоте, натуживании мышцы выдоха активны.

При спокойном вдохе увеличение объема грудной клетки составляет примерно 500-600 мл. Движение диафрагмы во время дыхания обуславливает до 80% вентиляции легких. У спортсменов высокой квалификации во время глубокого дыхания купол диафрагмы может смещаться до 10-12 см.

#### **Дыхательные движения.**

Расслабление всех связанных с дыханием мышц придает грудной клетке положение пассивного выдоха. Соответствующая мышечная активность может перевести это положение во вдох или же усилить выдох.

Вдох создается расширением грудной полости и всегда является активным процессом. Благодаря своему сочленению с позвонками ребра движутся вверх и наружу, увеличивая расстояние от позвоночника до грудины, а также боковые размеры грудной полости (реберный или грудной тип дыхания). Сокращение диафрагмы меняет ее форму из куполообразной в более плоскую, что увеличивает размеры грудной полости в продольном направлении (диафрагмальный или брюшной тип дыхания). Обычно главную роль во вдохе играет диафрагмальное дыхание. Поскольку люди-существа двуногие, при каждом движении ребер и грудины меняется центр тяжести тела и возникает необходимость приспособить к этому разные мышцы.

При спокойном дыхании у человека обычно достаточно эластических свойств и веса переместившихся тканей, чтобы вернуть их в положение, предшествующее вдоху. Таким образом, выдох в покое происходит пассивно вследствие постепенного снижения активности мышц, создающих условие для вдоха. Активный выдох может возникнуть вследствие сокращения внутренних межреберных мышц в дополнение к другим мышечным группам, которые опускают ребра, уменьшают поперечные размеры грудной полости и расстояние между грудиной и позвоночником. Активный выдох может также произойти вследствие сокращения

брюшных мышц, которое прижимает внутренности к расслабленной диафрагме и уменьшает продольный размер грудной полости.

Расширение легкого снижает (на время) общее внутрилегочное (альвеолярное) давление. Оно равно атмосферному, когда воздух не движется, а голосовая щель открыта. Оно ниже атмосферного, пока легкие не наполнятся при вдохе, и выше атмосферного при выдохе. Внутриплевральное давление тоже меняется на протяжении дыхательного движения; но оно всегда ниже атмосферного (т.е. всегда отрицательное).

### **Вентиляция и легочные объемы.**

Величина легочной вентиляции определяется глубиной дыхания и частотой дыхательных движений. Количественной характеристикой легочной вентиляции служит минутный объем дыхания (МОД) – объем воздуха, проходящий через легкие за 1 минуту. В покое частота дыхательных движений человека составляет примерно 16 в 1 минуту, а объем выдыхаемого воздуха – около 500 мл. Умножив частоту дыхания в 1 минуту на величину дыхательного объема, получим МОД, который у человека в покое составляет в среднем 8 л/мин.

Максимальная вентиляция легких (МВЛ) – объем воздуха, который проходит через легкие за 1 минуту во время максимальных по частоте и глубине дыхательных движений, Максимальная вентиляция возникает во время интенсивной работы, при недостатке содержания  $O_2$  (гипоксия) и избытке  $CO_2$  (гиперкапния) во вдыхаемом воздухе. В этих условиях МОД может достигать 150 – 200 л в 1 минуту.

Объем воздуха в легких и дыхательных путях зависит от конституционально-антропологических и возрастных характеристик человека, свойств легочной ткани, поверхностного натяжения альвеол, а также силы, развиваемой дыхательными мышцами.

Для оценки вентиляционной функции легких, состояния дыхательных путей, изучения паттерна (рисунка) дыхания применяются различные методы исследования: пневмография, спирометрия, спирография, пневмоскрин. С помощью спирографа можно определить и записать величины легочных объемов воздуха, проходящих через воздухоносные пути человека.

При спокойном вдохе и выдохе через легкие проходит сравнительно небольшой объем воздуха. Это дыхательный объем (ДО), который у взрослого человека составляет примерно 500 мл. При этом акт вдоха проходит несколько быстрее, чем акт выдоха. Обычно за 1 минуту совершается 12-16 дыхательных циклов. Такой тип дыхания обычно называется «эйпноэ» или «хорошее дыхание».

При форсированном (глубоком) вдохе человек может дополнительно вдохнуть еще определенный объем воздуха. Этот резервный объем вдоха (Ровд) – максимальный объем воздуха, который способен вдохнуть человек после спокойного вдоха. Величина резервного объема вдоха составляет у взрослого человека примерно 1,8-2,0 л.

После спокойного выдоха человек может при форсированном выдохе дополнительно выдохнуть еще определенный объем воздуха. Это резервный объем выдоха (Ровыд), величина которого составляет в среднем 1,2 -1,4 л.

Объем воздуха, который остается в легких после максимального выдоха и в легких мертвого человека, - остаточный объем легких (ОО). Величина остаточного объема составляет 1,2 -1,5 л. У аборигенов высокогорья из-за бочкообразной грудной клетки сохраняются более высокие величины этого показателя, благодаря чему удается сохранить в организме необходимое содержание  $CO_2$ , достаточное для регуляции дыхания в этих условиях. Различают следующие емкости легких:

1. общая емкость легких (ОЕЛ) – объем воздуха, находящегося в легких после максимального вдоха – все четыре объема;
2. жизненная емкость легких (ЖЕЛ) включает в себя дыхательный объем, резервный объем вдоха, резервный объем выдоха. ЖЕЛ – это объем воздуха, выдохнутого из легких после максимального вдоха при максимальном выдохе.  $ЖЕЛ = ОЕЛ - остаточный\ объем\ легких$ . ЖЕЛ составляет у мужчин 3,5 – 5,0 л, у женщин – 3,0-4,0л;
3. емкость вдоха (Ед.) равна сумме дыхательного объема и резервного объема вдоха, составляет в среднем 2,0 – 2,5 л;

4. функциональная остаточная емкость (ФОЕ) – объем воздуха в легких после спокойного выдоха. В легких при спокойном вдохе и выдохе постоянно содержится примерно 2500 мл воздуха, заполняющего альвеолы и нижние дыхательные пути. Благодаря этому газовый состав альвеолярного воздуха сохраняется на постоянном уровне.

Исследование легочных объемов и ёмкостей как важнейших показателей функционального состояния легких имеет большое медико-физиологическое значение не только для диагностики заболеваний (ателектаз, рубцовые изменения легких, поражения плевры), но и для экологического мониторинга местности и оценки состояния функции дыхания популяции в экологически неблагоприятных зонах,

Для сопоставимости результатов измерений газовых объемов и емкостей материалы исследований должны быть приведены к стандартному состоянию ВTPS, т.е. соотноситься с условиями в легких, где температура альвеолярного воздуха соответствует температуре тела, кроме того, воздух находится при определенном давлении и насыщен водяными парами.

Воздух, находящийся в воздухоносных путях, не участвует в газообмене, и поэтому пространство воздухоносных путей называют вредным или мертвым дыхательным пространством. Во время спокойного вдоха объемом 500 мл в альвеолы поступает только 350 мл вдыхаемого атмосферного воздуха. Остальные 150 мл задерживаются в анатомическом мертвом пространстве. Составляя в среднем треть дыхательного объема, мертвое пространство снижает на эту величину эффективность альвеолярной вентиляции при спокойном дыхании. В тех случаях, когда при выполнении физической работы дыхательный объем увеличивается в несколько раз, объем анатомического мертвого пространства практически не влияет на эффективность альвеолярной вентиляции.

При некоторых патологических состояниях – при анемии, легочной эмболии или эмфиземе могут возникать очаги – зоны альвеолярного мертвого пространства. В подобных зонах легких не происходит газообмена.

## 2. Газообмен и транспорт газов

Газообмен O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> через альвеолярно-капиллярную мембрану происходит с помощью диффузии, которая осуществляется в два этапа. На первом этапе диффузионный перенос газов происходит через аэрогематический барьер, на втором – происходит связывание газов в крови легочных капилляров, объем которой оставляет 80-150 мл при толщине слоя крови в капиллярах всего 5-8 мкм. Плазма крови практически не препятствует диффузии газов, в отличие от мембраны эритроцитов.

Структура легких создает благоприятные условия для газообмена: дыхательная зона каждого легкого содержит около 300 млн. альвеол и примерно такое же число капилляров, имеет площадь 40-140 м<sup>2</sup>, при толщине аэрогематического барьера всего 0,3-1,2 мкм.

Особенности диффузии газов количественно характеризуются через диффузионную способность легких. Для O<sub>2</sub> диффузионная способность легких – это объем газа, переносимого из альвеол в кровь в 1 минуту при градиенте альвеолярно-капиллярного давления газа, равном 1 мм рт.ст.

Движение газов происходит в результате разницы парциальных давлений. Парциальное давление – это та часть давления, которую составляет данный газ из общей смеси газов. Пониженное давление O<sub>2</sub> в ткани способствует движению кислорода к ней. Для CO<sub>2</sub> градиент давления направлен в обратную сторону, и CO<sub>2</sub> с выдыхаемым воздухом уходит в окружающую среду. Изучение физиологии дыхания фактически сводится к изучению этих градиентов и того, как они поддерживаются.

Градиент парциального давления кислорода и углекислого газа это сила, с которой молекулы этих газов стремятся проникнуть через альвеолярную мембрану в кровь. Парциальное напряжение газа в крови или тканях – это сила, с которой молекулы растворимого газа стремятся выйти в газовую среду.

В артериальной крови парциальное напряжение кислорода достигает почти 100 мм рт.ст., в венозной крови – около 40 мм рт.ст., а в тканевой жидкости, в клетках -10-15 мм рт.ст. Напряжение

углекислого газа в артериальной крови составляет около 40 мм рт.ст., в венозной – 46 мм рт.ст., а в тканях – до 60 мм рт.ст.

Газы в крови находятся в двух состояниях: физически растворенном и химически связанном. Растворение происходит в соответствии с законом Генри, согласно которому количество газа, растворенного в жидкости, прямо пропорционально парциальному давлению этого газа над жидкостью. На каждую единицу парциального давления в 100 мл крови растворяется 0,003 мл O<sub>2</sub> или 3 мл/л крови.

Каждый газ имеет свой коэффициент растворимости. При температуре тела растворимость CO<sub>2</sub> в 25 раз больше, чем O<sub>2</sub>. Из-за хорошей растворимости углекислоты в крови и тканях CO<sub>2</sub> переносится в 20 раз легче, чем O<sub>2</sub>.

Стремление газа переходить из жидкости в газовую фазу называют напряжением газа. В обычных условиях в 100 мл крови находится в растворенном состоянии всего 0,3 мл O<sub>2</sub> и 2,6 мл CO<sub>2</sub>. Такие величины не могут обеспечить запросы организма в O<sub>2</sub>

Газообмен кислорода между альвеолярным воздухом и кровью происходит благодаря наличию концентрационного градиента O<sub>2</sub> между этими средами. Транспорт кислорода начинается в капиллярах легких, где основная масса поступающего в кровь O<sub>2</sub> вступает в химическую связь с гемоглобином. Гемоглобин способен избирательно связывать O<sub>2</sub> и образовывать оксигемоглобин. Один грамм гемоглобина связывает 1,36 -1,34 мл O<sub>2</sub> а в 1 литре крови содержится 140-150 г гемоглобина. На 1 грамм гемоглобина приходится 1,39 мл кислорода. Следовательно, в каждом литре крови максимально возможное содержание кислорода в химически связанной форме составит 190 – 200 мл O<sub>2</sub> или 19 об% - это кислородная емкость крови. Кровь человека содержит примерно 700 – 800 г гемоглобина и может связывать 1 л кислорода.

Под кислородной емкостью крови понимают количество O<sub>2</sub> которое связывается кровью до полного насыщения гемоглобина. Изменение концентрации гемоглобина в крови, например, при анемиях, отравлениях ядами изменяет ее кислородную емкость. При рождении в крови у человека более высокие значения кислородной емкости и концентрации гемоглобина. Насыщение крови кислородом выражает отношение количества связанного кислорода к кислородной емкости крови, т.е. под насыщением крови O<sub>2</sub> подразумевается процент оксигемоглобина по отношению к имеющемуся в крови гемоглобину. В обычных условиях, насыщение O<sub>2</sub> составляет 95-97%. При дыхании чистым кислородом насыщение крови O<sub>2</sub> достигает 100%, а при дыхании газовой смесью с низким содержанием кислорода процент насыщения падает. При 60-65% наступает потеря сознания.

Углекислый газ в крови находится в трех фракциях: физически растворенный, химически связанный в виде бикарбонатов и химически связанный с гемоглобином в виде карбогемоглобина. В венозной крови углекислого газа содержится всего 580 мл. При этом на долю физически растворенного газа приходится 25 мл, на долю карбогемоглобина – около 45 мл, на долю бикарбонатов – 510 мл (бикарбонатов плазмы – 340 мл, эритроцитов -170 мл). В артериальной крови содержание угольной кислоты меньше.

От парциального напряжения физически растворенного углекислого газа зависит процесс связывания CO<sub>2</sub> кровью. Углекислота поступает в эритроцит, где имеется фермент карбоангидраза, который может в 10 000 раз увеличить скорость образования угольной кислоты. Пройдя через эритроцит, угольная кислота превращается в бикарбонат и переносится к легким.

Эритроциты переносят в 3 раза больше CO<sub>2</sub> чем плазма. Белки плазмы составляют 8 г на 100 см<sup>3</sup> крови, гемоглобина же содержится в крови 15 г на 100 см<sup>3</sup>. Большая часть CO<sub>2</sub> транспортируется в организме в связанном состоянии в виде гидрокарбонатов и карбаминовых соединений, что увеличивает время обмена CO<sub>2</sub>.

Кроме физически растворенного в плазме крови молекулярного CO<sub>2</sub> из крови в альвеолы легких диффундирует CO<sub>2</sub> который высвобождается из карбаминовых соединений эритроцитов благодаря реакции окисления гемоглобина в капиллярах легкого, а также из гидрокарбонатов плазмы крови в результате их быстрой диссоциации с помощью содержащегося в эритроцитах фермента карбоангидразы. Этот фермент в плазме отсутствует. Бикарбонаты плазмы для освобождения CO<sub>2</sub> должны сначала проникнуть в эритроциты, чтобы подвергнуться действию карбоан-

гидразы. В плазме находится бикарбонат натрия, а в эритроцитах – бикарбонат калия. Мембрана эритроцитов хорошо проницаема для CO<sub>2</sub>, поэтому часть CO<sub>2</sub> быстро диффундирует из плазмы внутрь эритроцитов. Наибольшее количество бикарбонатов плазмы крови образуется при участии карбоангидразы эритроцитов.

Следует отметить, что процесс выведения CO<sub>2</sub> из крови в альвеолы легкого менее лимитирован, чем оксигенация крови, так как молекулярный CO<sub>2</sub> легче проникает через биологические мембраны, чем O<sub>2</sub>.

Различные яды, ограничивающие транспорт O<sub>2</sub>, такие как CO, нитриты, ферроцианиды и многие другие, практически не действуют на транспорт CO<sub>2</sub>. Блокаторы карбоангидразы также никогда полностью не нарушают образование молекулярного CO<sub>2</sub>. И наконец, ткани обладают большой буферной емкостью, но не защищены от дефицита O<sub>2</sub>. Выведение CO<sub>2</sub> легкими может нарушиться при значительном уменьшении легочной вентиляции (гиповентиляции) в результате заболевания легких, дыхательных путей, интоксикации или нарушении регуляции дыхания. Задержка CO<sub>2</sub> приводит к дыхательному ацидозу – уменьшению концентрации бикарбонатов, сдвигу pH крови в кислую сторону. Избыточное выведение CO<sub>2</sub> при гипервентиляции во время интенсивной мышечной работы, при восхождении на большие высоты может вызвать дыхательный алкалоз, сдвиг pH крови в щелочную сторону.

### **3. Дыхательный центр**

В соответствии с метаболическими потребностями дыхательная система обеспечивает газообмен O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> между окружающей средой и организмом. Эту жизненно важную функцию регулирует сеть многочисленных взаимосвязанных нейронов ЦНС, расположенных в нескольких отделах мозга и объединяемых в комплексное понятие «дыхательный центр». При воздействии на его структуры нервных и гуморальных стимулов происходит приспособление функции дыхания к меняющимся условиям внешней среды. Структуры, необходимые для возникновения дыхательного ритма, впервые были обнаружены в продолговатом мозге. Перерезка продолговатого мозга в области дна IV желудочка приводит к прекращению дыхания. Поэтому под главным дыхательным центром понимают совокупность нейронов специфических дыхательных ядер продолговатого мозга.

Дыхательный центр управляет двумя основными функциями: двигательной, которая проявляется в виде сокращения дыхательных мышц, и

гомеостатической, связанной с поддержанием постоянства внутренней среды организма при сдвигах в ней содержания O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub>. Двигательная, или моторная, функция дыхательного центра заключается в генерации дыхательного ритма и его паттерна. Благодаря этой функции осуществляется интеграция дыхания с другими функциями. Под паттерном дыхания следует иметь в виду длительность вдоха и выдоха, величину дыхательного объема, минутного объема дыхания. Гомеостатическая функция дыхательного центра поддерживает стабильные величины дыхательных газов в крови и внеклеточной жидкости мозга, адаптирует дыхательную функцию к условиям измененной газовой среды и другим факторам среды обитания.

### **4. Дыхание в измененных условиях:**

В различных условиях среды обитания системы нейрогуморальной регуляции дыхания и кровообращения функционируют в тесном взаимодействии как единая кардиореспираторная система. Особенно четко это проявляется при интенсивной физической нагрузке и в условиях гипоксии – недостаточном снабжении организма кислородом. В процессе жизнедеятельности в организме возникают различные виды гипоксии, имеющие эндогенную и экзогенную природу.

#### **Дыхание при физической нагрузке**

Во время выполнения физической работы мышцам необходимо большое количество кислорода. Потребление O<sub>2</sub> и продукция CO<sub>2</sub> возрастают при физической нагрузке в среднем в 15 – 20 раз. Обеспечение организма кислородом достигается сочетанным усилением функции дыхания и кровообращения. Уже в начале мышечной работы вентиляция легких быстро увеличивается.

В возникновении гиперпноэ в начале физической работы периферические и центральные хеморецепторы как важнейшие чувствительные структуры дыхательного центра еще не участвуют. Уровень вентиляции в этот период регулируется сигналами, поступающими к дыхательному

центру главным образом из гипоталамуса, лимбической системы и двигательной зоны коры большого мозга, а также раздражением проприорецепторов работающих мышц. По мере продолжения работы к нейрогенным стимулам присоединяются гуморальные воздействия, вызывающие дополнительный прирост вентиляции. При тяжелой физической работе на уровень вентиляции оказывают влияние также повышение температуры, артериальная двигательная гипоксия и другие лимитирующие факторы.

Таким образом, наблюдаемые при физической работе изменения дыхания обеспечиваются сложным комплексом нервных и гуморальных механизмов. Однако из-за индивидуально лимитирующих факторов биомеханики дыхания, особенностей экопортрета человека, не всегда удается при выполнении одной и той же нагрузки полностью объяснить точное соответствие вентиляции легких уровню метаболизма в мышцах.

#### **Дыхание при гипоксии**

Гипоксией (кислородной недостаточностью) называется состояние, наступающее в организме при неадекватном снабжении тканей и органов кислородом или при нарушении утилизации в них кислорода в процессе биологического окисления. Исходя из этого достаточно точного определения гипоксии, все гипоксические состояния целесообразно разделить на экзогенные и эндогенные.

Экзогенная гипоксия развивается в результате действия измененных (в сравнении с обычными) факторов внешней среды.

Эндогенная гипоксия возникает при различных физиологических и патологических изменениях в различных функциональных системах организма.

Реакция внешнего дыхания на гипоксию зависит от продолжительности и скорости нарастания гипоксического воздействия, степени потребления кислорода (покой и физическая нагрузка), индивидуальных особенностей организма и совокупности генетически обусловленных свойств и наследственных морфофункциональных признаков (экопортрет коренных жителей высокогорья и популяции различных этнических групп).

Наблюдаемая в условиях кислородной недостаточности первоначальная гипоксическая стимуляция дыхания приводит к вымыванию углекислоты из крови и развитию дыхательного алкалоза. Гипоксия сочетается с гипокапнией. В свою очередь, это способствует увеличению рН внеклеточной жидкости мозга. Центральные хеморецепторы реагируют на подобный сдвиг рН в цереброспинальной жидкости мозга резким снижением своей активности. Это вызывает настолько существенное торможение нейронов дыхательного центра, что он становится нечувствительным к стимулам, исходящим от периферических хеморецепторов. Наступает своеобразная гипоксическая «глухота». Несмотря на сохраняющуюся гипоксию, постепенно гиперпноэ сменяется произвольной гиповентиляцией, что в определенной мере способствует также сохранению физиологически необходимого количества углекислоты.

Реакция на гипоксию у коренных жителей высокогорья и у горных животных практически отсутствует, и, по мнению многих авторов, у жителей равнин гипоксическая реакция также исчезает после продолжительной (не менее 3-5 лет) их адаптации к условиям высокогорья.

Основными факторами долговременной акклиматизации к условиям высокогорья являются; повышение содержания углекислоты и понижение содержания кислорода в крови на фоне снижения чувствительности периферических хеморецепторов к гипоксии, увеличения плотности капилляров и относительно высокого уровня утилизации тканями  $O_2$  из крови. У горцев также возрастают диффузионная способность легких и кислородная емкость крови за счет роста концентрации гемоглобина. Одним из механизмов, позволяющих горцам в условиях гипоксии повысить отдачу кислорода тканям и сохранить углекислоту, является способность повышенного образования у них метаболита глюкозы – 2,3 дифосфоглицерата. Этот метаболит снижает сродство гемоглобина к кислороду.

Предметом интенсивных физиологических исследований как в эксперименте, так и в различных природно-климатических и производственных условиях является изучение функционального взаимодействия систем регуляции дыхания и кровообращения. Обе системы имеют общие рефлексогенные зоны в сосудах, которые посылают афферентные сигналы к специализиро-

ванным нейронам основного чувствительного ядра продолговатого мозга – ядра одиночного пучка. Здесь же в непосредственной близости находятся дорсальное ядро дыхательного центра и сосудодвигательный центр. Особо следует отметить, что легкие являются единственным органом, куда поступает весь минутный объем крови. Это обеспечивает не только газотранспортную функцию, но и роль своеобразного фильтра, который определяет состав биологически активных веществ в крови и их метаболизм.

#### **Дыхание при высоком атмосферном давлении**

Во время водолазных и кессонных работ человек находится под давлением выше атмосферного на 1 атм. На каждые 10м погружения. В этих условиях увеличивается количество газов, растворенных в крови, и особенно азота. При быстром подъеме водолаза на поверхность физически растворенные в крови и тканях газы не успевают выделиться из организма и образуют пузырьки – кровь «закипает». Кислород и углекислый газ быстро связываются кровью и тканями. Особую опасность представляют пузырьки азота, которые разносятся кровью и закупоривают мелкие сосуды (газовая эмболия), что сопровождается тяжелыми повреждениями ЦНС, органов зрения, слуха, сильными болями в мышцах и в области суставов, потерей сознания. Такое состояние, возникающее при быстрой декомпрессии, называется кессонной болезнью. Пострадавшего необходимо вновь поместить в среду с высоким давлением, а затем постепенно производить декомпрессию.

Вероятность возникновения кессонной болезни может быть значительно снижена при дыхании специальными газовыми смесями, например гелиево-кислородной. Гелий почти нерастворим в крови, он быстрее диффундирует из тканей.

#### **Патологические типы дыхания**

Паттерн дыхания существенно меняется при нарушении функции структур мозга, участвующих в регуляции процесса дыхания, а также в условиях гипоксии, гиперкапнии и при их сочетании

Различают несколько типов патологического дыхания.

Гаспинг, или терминальное редкое дыхание, которое проявляется судорожными вдохами-выдохами. Оно возникает при резкой гипоксии мозга или в период агонии.

Атактическое дыхание, т.е. неравномерное, хаотическое, нерегулярное дыхание. Наблюдается при сохранении дыхательных нейронов продолговатого мозга, но при нарушении связи с дыхательными нейронами варолиева моста.

Апнейстическое дыхание. Апнейзис – нарушение процесса смены вдоха на выдох: длительный вдох, короткий выдох и снова – длительный вдох.

Дыхание типа Чейна-Стокса: постепенно возрастает амплитуда дыхательных движений, потом сходит на нет и после паузы (апноэ) вновь постепенно возрастает. Возникает при нарушении работы дыхательных нейронов продолговатого мозга, часто наблюдается во время сна, а также при гипокапнии.

Дыхание Биота проявляется в том, что между нормальными дыхательными циклами «вдох-выдох» возникают длительные паузы – до 30 с. Такое дыхание развивается при повреждении дыхательных нейронов варолиева моста, но может появиться в горных условиях во время сна в период адаптации.

При дыхательной апраксии больной не способен произвольно менять ритм и глубину дыхания, но обычный паттерн дыхания у него не нарушен. Это наблюдается при поражении нейронов лобных долей мозга.

При нейрогенной гипервентиляции дыхание частое и глубокое. Возникает при стрессе, физической работе, а также при нарушениях структур среднего мозга.

Все виды паттернов дыхания, в том числе и патологические, возникают при изменении работы дыхательных нейронов продолговатого мозга и варолиева моста. Наряду с этим могут развиваться вторичные изменения дыхания, связанные с различной патологией или воздействием на организм экстремальных факторов внешней среды. Например, застой крови в малом круге кровообращения, гипертензия малого круга или амнезия вызывают учащение дыхания (тахипноэ). Ды-

хание типа Чейна-Стокса часто развивается при сердечной недостаточности. Метаболический ацидоз, как правило, вызывает брадикардию.

#### **Функции дыхательной системы в целом.**

1. Воздухопроводение и регуляция поступления воздуха
2. Воздухоносные пути идеальный кондиционер вдыхаемого воздуха: · механическая очистка · увлажнение · согревание
3. Внешнее дыхание, то есть насыщение крови кислородом, удаление углекислого газа.
4. Эндокринная функция наличие клеток ДЭС (диффузно эндокринная система), которые обеспечивают местную регуляцию функций дыхательной системы, приспособление кровотока к вентиляции легких.
5. Защитная функция. Осуществление неспецифических (фагоцитоз) и специфических (иммунитет) защитных механизмов. Специфический механизм - здесь проходят свою антиген-зависимую стадию (при встрече с антигеном) лимфоциты и развертываются иммунные реакции клеточного и гуморального иммунитета.
6. Фильтрационная функция. В мелких сосудах легких задерживаются и рассасываются тромбы, инородные частицы.
7. Депонирующая функция. Депо крови, лимфоцитов, гранулоцитов.
8. Водный обмен, обмен липидов.

#### **Библиографический список**

1. Власов Ю.А., Окунева Г.Н. Кровообращение и газообмен человека. Справочное руководство. Новосибирск, 1992, 317 с.
2. Популярная медицинская энциклопедия. Под ред. Покровского В.И. и др., М.: «Советская энциклопедия», 1991, 688 с. с илл.
3. Словарь физиологических терминов. М., 1987, 448 с.
4. Современные методы диагностики и лечения заболеваний органов дыхания. Сб. научн. тр. (Под ред. А. Г. Чучелина). - М.: Б. и., 1983.
5. Фомин Н.А. Физиология человека. М., 1995, 435 с.

## **6. Методические указания для проведения практических занятий**

Тема 1. Строение нейрона и химического синапса

Тема 2. Центральная и вегетативная нервная системы. Органы чувств

Тема 3 Внутренняя среда организма.

Тема 4. Физиология желез внутренней секреции.

Тема 5. Физиология кровообращения.

Тема 6 – 7. Физиология дыхания.

Тема 8. Физиология пищеварительной и выделительной систем.

Тема 9. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма.

Тема 1. Строение нейрона и химического синапса

Задание.

1. Зарисовать в рабочую тетрадь схемы униполярного, биполярного и мультиполярного нейронов с описанием их строения.
2. Зарисовать в рабочую тетрадь схему строения аксона нейрона. Дать описание строения аксона.
3. Зарисовать в рабочую тетрадь схему строения химического синапса и записать механизм передачи импульса.
4. Дать характеристику медиаторов ацетилхолина и норадреналина, объяснить механизм их действия.

## ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В организме человека особую роль играют нервная система и мышцы. Нервная система связывает между собой, объединяет (интегрирует) различные части многоклеточного организма. Мышцы играют роль двигателей, обеспечивающих подвижность, иначе говоря, активность организмов в их среде, а также механические функции внутренних органов (сердца, легких, кишки и т. п.).

Основными типами строения нервной системы являются диффузный, узловый и трубчатый. Нервные клетки. Нервная система человека и животных состоит из нервных клеток (нейронов), тесно связанных с глиальными клетками. Нервные клетки имеют характерные отростки, отходящие от тела (сомы, или перикариона), в котором находится клеточное ядро.

Различают два вида этих отростков: дендриты и аксоны (рис. 1). По количеству отростков, отходящих от сомы, нейроны подразделяют на униполярные (имеют один отросток, отходящий от сомы), биполярные (имеют два отростка) и мультиполярные (имеют более двух отростков, отходящих от сомы).

Униполярные нейроны имеются у животных разных типов, особенно широко они распространены у беспозвоночных, например, у моллюсков и насекомых. У этих животных от тела нейрона отходит клеточный отросток, который переходит в так называемый центральный отросток, порождающий аксон и дающий множество дендритов. Мультиполярные клетки — это основной вид нейронов у позвоночных. Перикарионы нейронов обычно имеют размеры (диаметры) от 5 до 100 мкм. Отростки нервных клеток у высших позвоночных и беспозвоночных, особенно аксоны с диаметром от 1 до 6—10 мкм, могут быть очень длинными (до 1 м!). В особых случаях при слиянии аксонов (например, у головоногих моллюсков) формируются гигантские аксоны, диаметр которых может достигать 1 мм, что делает их очень удобными для исследования.

Нейрон, как и все прочие клетки, снаружи покрыт непрерывной оболочкой — плазматической мембраной (плазмалеммой). Она отделяет цитоплазму клетки с включенными в нее многочисленными органоидами (ядром, аппаратом Гольджи, митохондриями и т. п.) от внеклеточной жидкости.

С помощью аксонов и дендритов нейроны контактируют между собой и с другими клетками, например с мышечными. Эти контакты имеют особое строение и называются синапсами.

Существуют различные типы синапсов (по структуре, функции, способу передачи сигнала, местоположению в системе и т. д.).

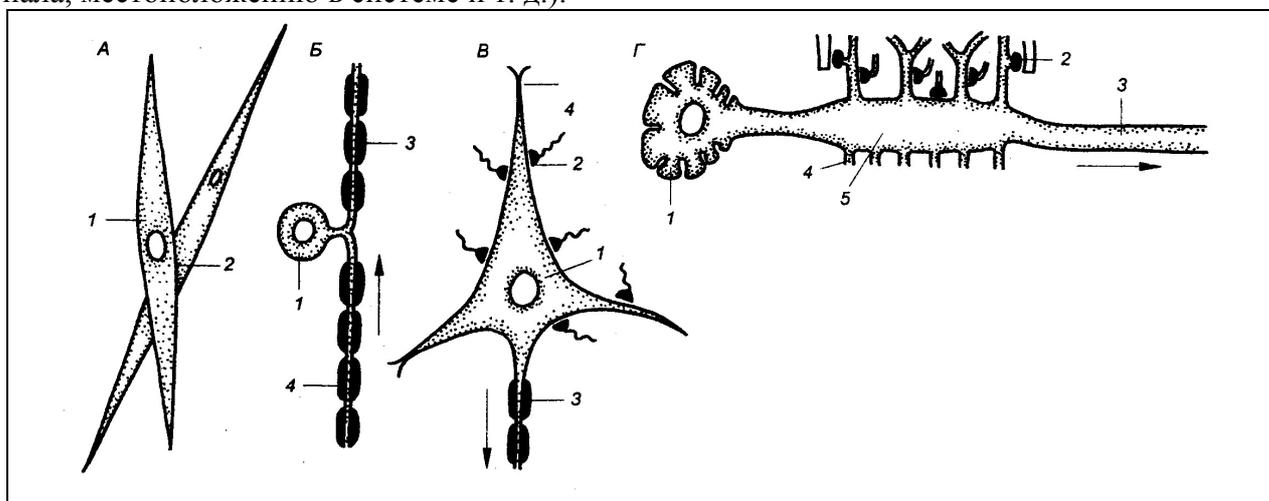


Рис. 1. Основные типы строения нейронов

А — веретенообразный (кишечнополостные);

Б — псевдоуниполярный (сенсорный нейрон позвоночных); В — мультиполярный (позво-

ночные); Г — типичный нейрон центральной нервной системы беспозвоночных: 1 — сома, 2 — синапс, 3 — аксон, 4 — дендрит, 5 — центральный отросток. Стрелками обозначено направление распространения возбуждения.

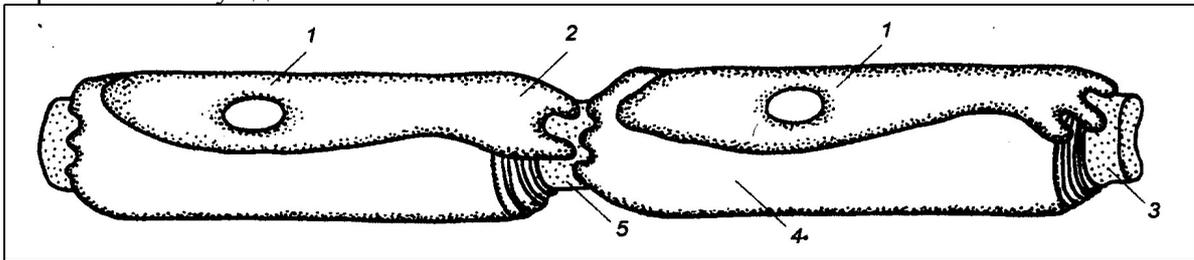


Рис. 2. Миелиновая «муфта» аксона позвоночного

Шванновская клетка «накручивается» на аксон и, теряя в намотанной части цитоплазму, формирует из своей мембраны плотный многослойный миелиновый футляр; 1 — шванновская клетка (ядерная часть, сохранившая цитоплазму), 2 — пальцеобразный отросток шванновской клетки, 3 — аксон, 4 — миелин, 5 — перехват Ранвье.

Чрезвычайно широко распространены так называемые химические синапсы, в которых передача осуществляется с помощью специального химического агента — локального передатчика—трансммитера — медиатора, выбрасываемого пресинаптическим нервным окончанием и действующего на постсинаптическую клетку.

В составе нервной системы у позвоночных и беспозвоночных находятся и нейросекреторные клетки (у позвоночных, например, в гипоталамусе). Эти клетки вырабатывают нейрогормоны (физиологически активные вещества), которые выделяются в кровоток и действуют на все чувствительные к ним клетки организма.

Глиальные клетки. К глиальным клеткам (глиоцитам) относятся олигодендроциты, астроциты, шванновские клетки и др. Они окружают нервные клетки и в некоторых местах тесно соприкасаются с ними. Число глиальных клеток в нервной системе примерно на порядок больше числа нейронов. Особую роль глиальные клетки играют в формировании так называемых миелиновых оболочек аксонов. Миелиновые оболочки формируются у позвоночных в ЦНС за счет отростков олигодендроцитов, а на периферии — за счет так называемых шванновских клеток, или леммоцитов. Эти клетки окутывают аксоны многослойными миелиновыми «муфтами» (рис. 2) так, что большая часть аксона оказывается покрытой ими, а открытыми остаются узкие участки между муфтами — перехваты узла, или перехваты Ранвье. Последние у таких волокон имеют особое функциональное значение.

Функция нервных клеток. Функция нервных клеток состоит в передаче информации (сообщений, приказов или запретов) с помощью нервных импульсов.

Нервные импульсы распространяются по отросткам нейронов и передаются через синапсы (как правило, от аксонной терминали на сому или дендрит следующего нейрона). Возникновение и распространение нервного импульса, а также его синаптическая передача тесно связаны с электрическими явлениями на плазматической мембране нейрона.

Межклеточные пространства в нервной системе

Сомадендритные комплексы нейронов и нервные волокна (аксоны) в ЦНС окружены глиальными элементами. Щели между клетками, как правило, не превышают 15 нм. Таким образом, объем межклеточной жидкости, с которым возбужденные нейроны осуществляют обмен ионами, невелик.

При возбуждении нейроны принимают из межклеточной жидкости  $\text{Na}^+$  (или  $\text{Ca}^{2+}$  и отдают в нее  $\text{K}^+$ , что может приводить при узости межклеточных щелей к изменению ионного состава межклеточной среды.

С помощью калийселективных микроэлектродов показано, что при ритмической активности нейронов мозга (как и мышечных волокон в мышцах) концентрация свободного  $\text{K}^+$  в прилежащих межклеточных щелях может возрастать до 10 ммоль/л и более. Это приводит

к частичной деполяризации нейронов, вследствие чего возможно еще более сильное их возбуждение (судорожные разряды).

В поддержании концентрации  $K^+$  межклеточных щелей в допустимых пределах большую роль играют глиальные клетки (астроциты и др.).

Глиальные клетки не имеют электровозбудимости, т. е. соответствующих каналов для  $Na^+$  и  $Ca^{2+}$ , но обладают высокой проницаемостью для ионов калия (высокая  $P_K$ ). Их МПП приблизительно равен  $E_K$  (рис. 1.30) и, таким образом, достаточно точно отражает величину ( $K^+$ )нар, что используют в экспериментах.

Астроциты связаны друг с другом проницаемыми для ионов контактами и составляют синцитий, по которому может распределяться принятый избыток  $K^+$ . Это явление обозначают как эффект пространственного буфера. По—видимому, аналогичную роль могут выполнять и другие нейроглиальные элементы, в частности шванновские клетки, окружающие периферические нервные проводники (у беспозвоночных, например у кальмаров) или формирующие миелиновые муфты (у позвоночных). Глиальные элементы помимо отмеченных функций (изоляционной и участия в ионном гомеостазе) обладают и иными, например, участие в обмене медиаторов.

#### Аксонный транспорт

Потенциалы действия, развивающиеся на плазматической мембране аксона или соматодендритного комплекса, оказывают стимулирующее действие на внутриклеточные процессы. Это связано с влиянием на ферменты клетки проникающих в нее ионов  $Na^+$  и особенно  $Ca^{2+}$  действующих через специальный белок кальмодулин.

Таким образом, распространяющийся ПД влечет за собой быструю волну активации внутриклеточных процессов.

Вместе с тем внутри аксона (и других частей нервной клетки) происходят закономерные перемещения материалов (белковых частиц, органоидов), прямо не связанные с ПД и имеющие совсем другие скорости. Эти перемещения материалов хорошо изучены в аксонах; здесь они получили название аксонный транспорт. Существует два вида аксонного транспорта: быстрый и медленный.

Быстрый аксонный транспорт — это, например, транспорт везикул, митохондрий и некоторых белковых частиц от тела клетки к окончаниям аксона со скоростью у млекопитающих 250—400 мм/сут. Он осуществляется специальным транспортным механизмом. Этот транспорт не нарушается при отделении аксона от тела клетки, но прекращается при разрушении внутриаксонных структур — микротрубочек и нейрофиламентов (разрушение производится колхицином, винбластином), а также при отсутствии в аксоне АТФ и  $Ca^{2+}$ . В связи с этим полагают, что механизм, осуществляющий этот быстрый транспорт, подобен механизму скольжения нитей при мышечном сокращении (см. разд. 1.2.4).

Считают, что нейрофиламенты перемещаются («скользят») вдоль микротрубочек, имеющих боковые выросты, которые, видимо, своими движениями и обеспечивают скольжение нейрофиламентов. Энергия для этого процесса извлекается из АТФ, расщепляемого ферментативно при объединении белковых структур нейрофиламентов и выростов микротрубочек в присутствии  $Ca^{2+}$ . Один из белков играет роль АТФазы. Транспортируемые частицы прикрепляются на нейрофиламентах и как бы перевозятся на них. Этот процесс можно наблюдать и в выдавленной из аксона аксоплазме.

Быстрый аксонный транспорт везикул (с медиатором для синапсов) происходит в дистальном направлении — антероградный транспорт. Существует и обратный — ретроградный — быстрый транспорт лизосом, везикул, мультивезикулярных тел, возникающих в окончаниях аксона в ходе пиноцитоза, который протекает с захватом некоторых веществ (например, ацетилхолинэстеразы, периферических факторов, регулирующих синтез белка в соме нейрона, а также некоторых вирусов, токсинов и пероксидазы хрена — маркёра, используемого в экспериментах). Скорость этого транспорта  $\approx 220$  мм/сут (у млекопитающих). Скорости быстрого транспорта, и антероградного и ретроградного, не зависят от типа и диаметра

аксона, хотя у пойкилотермных (холоднокровных) позвоночных они ниже, чем у гомойотермных (теплокровных).

Медленный аксонный транспорт — это перемещение всей массы белков цитоплазмы (микротрубочек, нейрофиламентов, РНК, каналов, насосов и т. п.) в дистальном направлении, создаваемое за счет интенсивных синтетических процессов в перикарионе. Медленный аксоток обнаруживает себя при тугой перетяжке нерва лигатурой, сдавливающей аксоны. При этом в дистальной части аксона диаметр уменьшается, а в проксимальной — перед перетяжкой образуется вздутие — «наплыв цитоплазмы».

Медленный аксоток движется со скоростью около 1—4 мм/сут. Он прекращается при отделении сомы от аксона и не нарушается факторами, разрушающими микротрубочки (колхицином, винбластином). Медленный аксонный транспорт имеет особое значение в процессах роста и регенерации аксонов (дендритов) и их разветвлений.

#### Физиология синапсов

Синапсами (от греч. *synapsis* — соприкосновение, соединение) называют специализированные контакты между нервными клетками или между нервными и эффекторными клетками, используемые для передачи сигналов.

Синапсы можно классифицировать: 1) по их местоположению и принадлежности соответствующим клеткам — нервно—мышечные, нейро—нейрональные, а среди последних — аксосоматические, аксодендритические синапсы; 2) по знаку их действия — возбуждающие и тормозящие; 3) по способу передачи сигналов — электрические (в которых сигналы передаются электрическим током) и химические, в которых передатчиком, транзиттером сигнала, или посредником, медиатором, является то или иное физиологически активное вещество. Существуют и смешанные — электрохимические — синапсы. Во всех синапсах содержатся такие компоненты, как пресинаптическая мембрана, постсинаптическая мембрана и разделяющая их синаптическая щель.

Электрические синапсы возбуждающего действия. Возбуждающие электрические синапсы имеются в нервной системе и беспозвоночных, и позвоночных животных, но наиболее изучены они у беспозвоночных. Всем синапсам этого типа свойственны очень узкая синаптическая щель (около 5 нм) и очень низкое удельное сопротивление сближенных пре— и постсинаптических мембран для проходящего через них электрического тока.

Это низкое сопротивление, как правило, связано с наличием поперечных каналов, пересекающих обе мембраны, т. е. идущих из клетки в клетку (щелевой контакт). В пре— и постсинаптических мембранах щелевого контакта регулярно распределены коннексоны, находящиеся точно друг против друга. Внутри них есть просвет, так что каждая пара расположенных по одной линии коннексонов образует канал, через который сообщаются две клетки. Диаметр каналов составляет около 1 нм. Каналы образуются белковыми молекулами (полуканалами) каждой из контактирующих мембран, которые соединяются комплементарно. Эта структура легкопроходима для электрического тока.

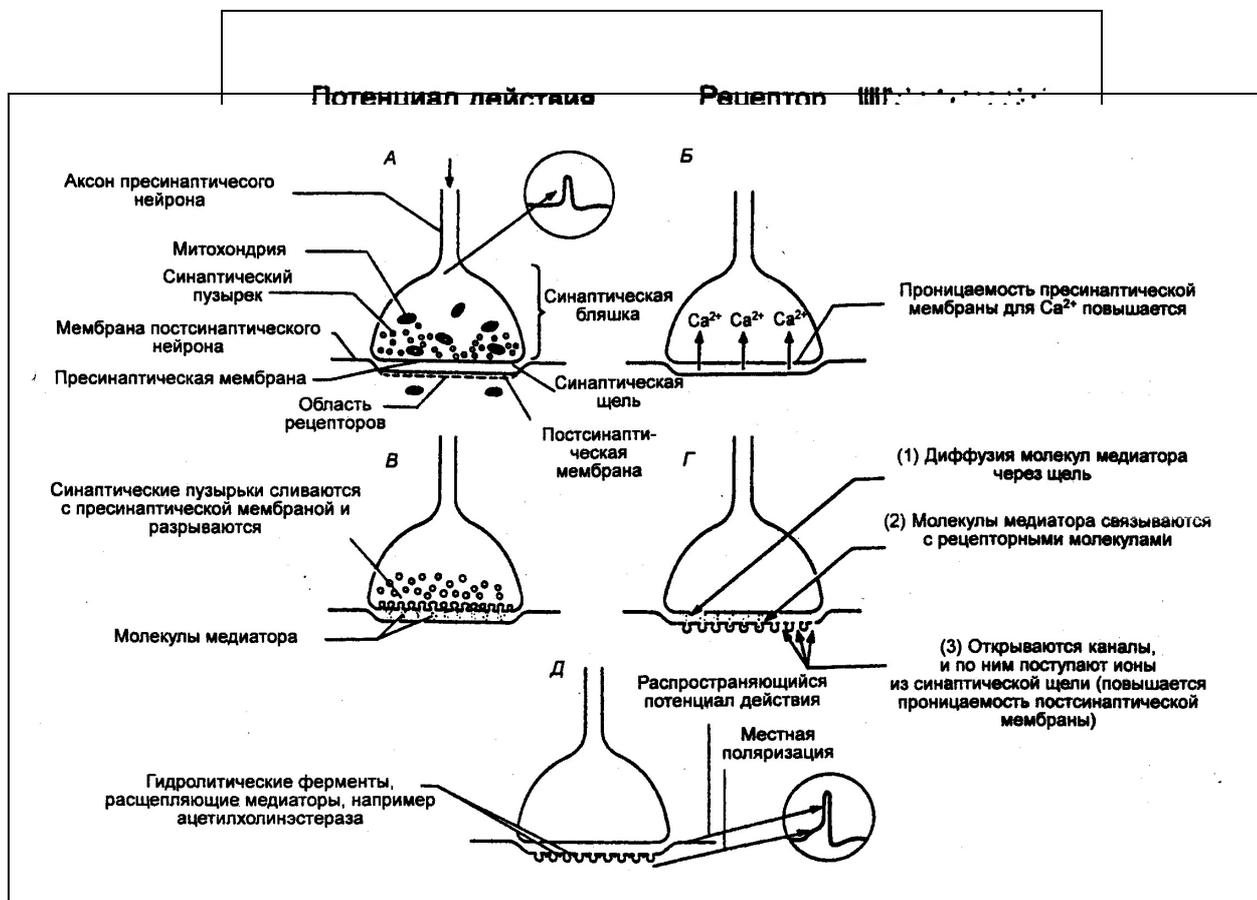


Рис. 4. Механизм химической передачи импульсов в межнейронном синапсе от А до Д - последовательные этапы процесса.

Общими свойствами возбуждающих электрических синапсов являются:

быстродействие (оно превосходит таковое химических синапсов); слабость следовых эффектов при передаче (это свойство делает электрические синапсы непригодными для интегрирования, суммации последовательных сигналов);

высокая надежность передачи возбуждения (при высоком  $K_n$ ).

Однако возбуждающие электрические синапсы не лишены некоторой пластичности, т. е. они могут возникать при благоприятных условиях и исчезать при неблагоприятных. Например, при повреждении одной из контактирующих клеток ее электрические синапсы с другими клетками ликвидируются.

Химические синапсы возбуждающего действия. В отличие от электрических химических синапсы (рис. 3) имеют относительно широкую синаптическую щель, составляющую 20—50 нм, и высокое сопротивление синаптических мембран. Поперечных каналов, связывающих клетки, здесь нет. Другим характерным признаком химического синапса является наличие в пресинаптической нервной терминали большого числа пузырьков — пресинаптических везикул диаметром около 50 нм. Эти везикулы заполнены медиатором — химическим передатчиком (раздражителем).

Классическим представителем группы химических синапсов является возбуждающий нервно—мышечный синапс скелетной мускулатуры позвоночных (рис. 4), действующий с помощью медиатора ацетилхолина (Ах).

В нем, как и в любом химическом синапсе, пресинаптический ПД не может петлей своего тока возбудить постсинаптическую клетку; Яд здесь не превышает 0,001. Ток, который выходит через пресинаптическую мембрану, здесь почти целиком уходит через широкую синаптическую щель мимо постсинаптической клетки, обладающей значительным входным сопротивлением. Небольшая же часть этого тока, которая все же входит в постсинаптическую клетку, вызывает лишь ничтожное изменение ее МП.

Суть работы химического синапса состоит в следующем (рис. 4). Пресинаптический ПД работает как инициатор нейросекреторного акта. При развитии ПД терминали (а также и при искусственной деполяризации) в нее из среды входят ионы  $Ca^{2+}$ . Это стимулирует практически синхронный выброс медиатора в синаптическую щель из 100—200 пресинаптических везикул, каждая из которых содержит порцию — квант Ах. Большинство исследователей полагают, что этот выброс медиатора осуществляется путем экзоцитоза — опорожнения везикулы в синаптическую щель. Существует и другая точка зрения: квант медиатора аккумулирован в особых участках пресинаптической мембраны — операторах, которые и выбрасывают Ах в щель, а везикулы — это лишь депо Ах и других веществ.

Синоптическая задержка, т. е. время от прихода нервного импульса до развития постсинаптического ответа, в химическом синапсе составляет около 0,2—0,5 мс, причем основная часть этого времени тратится на процесс секреции медиатора. Химический синапс — это «вентильный механизм», рабочий сигнал в нем передается односторонне (что не исключает обратных связей).

Общая характеристика синаптических медиаторов. Медиаторы, выявленные к настоящему времени у животных и человека, составляют довольно разнородную группу веществ. Это моноамины, ацетилхолин, дофамин, норадреналин, серотонин, гистамин; аминокислоты: ГАМК, глутамат (глутаминовая кислота), глицин, таурин и др. Все эти вещества содержат в молекуле положительно заряженный атом азота. Их структурные формулы показаны на рис. 5. К медиаторам относится хорошо известное макроэргическое вещество — АТФ (аденозинтрифосфат). И наконец, большая группа веществ — нейропептидов, — по—видимому, также может быть отнесена к медиаторам (хотя некоторые из них играют скорее роль гормонов, «модуляторов» синаптической передачи, действующих через кровоток). Это вещество (субстанция) Р, метэнкефалин, лейэнкефалин, эндорфины, нейротензин, АКТГ (кортикотропин), ангиотензин, окситоцин, вазопрессин, вазоактивный интестинальный пептид, соматостатин, тиролиберин, бомбезин, холецистокининоподобный пептид, карнозин (табл. 1).

В мозгу позвоночных некоторые из этих пептидов участвуют в передаче информации о потребности организма в питье (ангиотензин), в половой активности (люлиберин). Субстанция Р играет роль медиатора, который используется в синапсах нейронов, передающих сигналы боли, а эндорфины и энкефалины — в синапсах нейронов, осуществляющих блокирование болевых импульсов.

Низкомолекулярные медиаторы синтезируются в пресинаптических нейронах и накапливаются в их везикулах. Синтез медиаторов происходит из соответствующих предшественников и требует энергии. Он протекает в перикарионе, откуда везикулы быстрым аксотоком перемещаются к нервным окончаниям. Однако в некоторых случаях (например, в нервно—мышечных синапсах и в синапсах электрических органов рыб) синтез Ах и его упаковка в везикулы идут отчасти в самих нервных окончаниях.

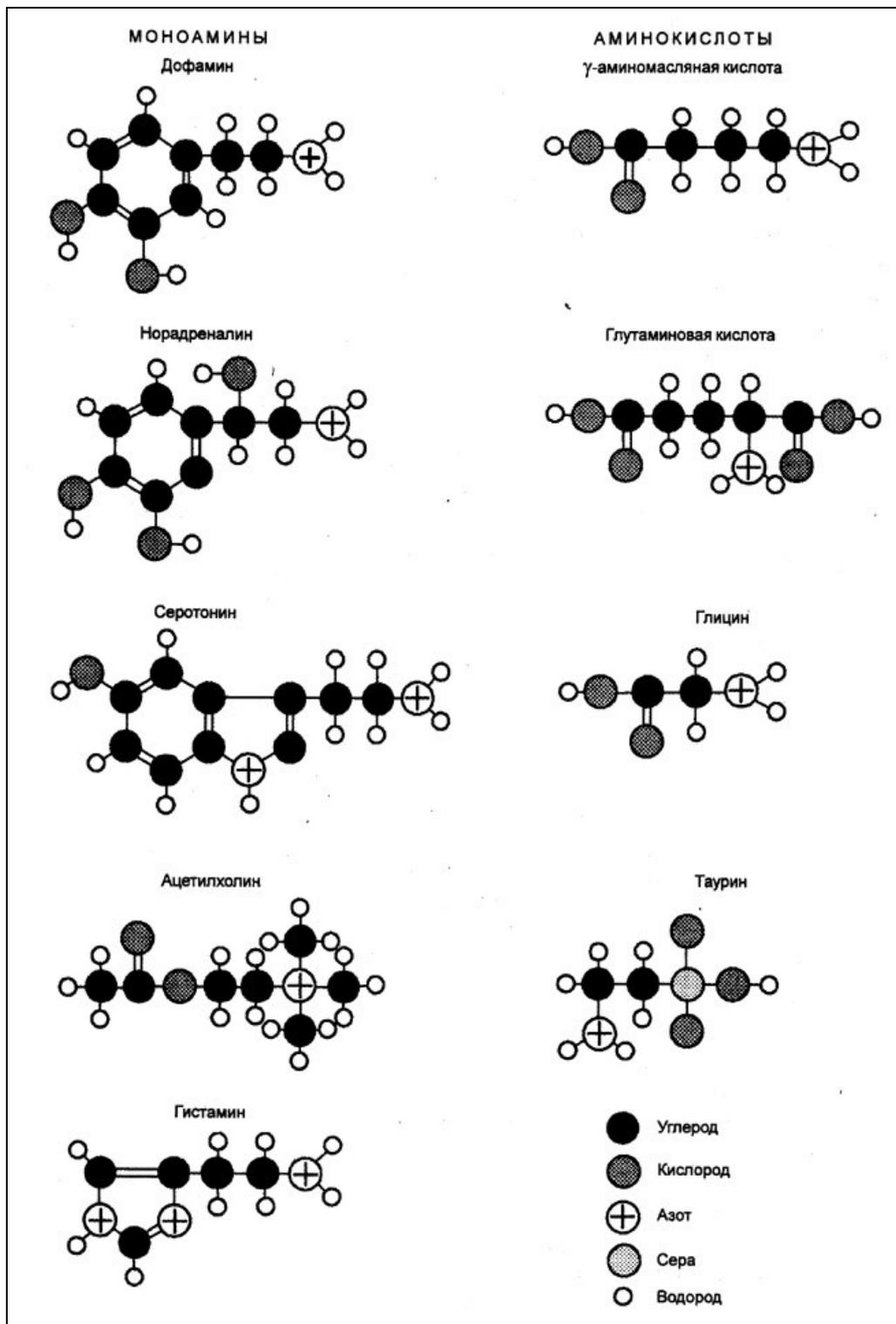


Рис. 5. Модели структурных формул основных медиаторов

Таблица 1  
Некоторые известные и предполагаемые нейромедиаторы и нейромодуляторы

Вещество	Место приложения	Действие	Функция
----------	------------------	----------	---------

Ацетилхолин	Скелетные мышцы позвоночных; нервно—мышечное соединение	Возбуждающее	Установлена
	Вегетативная нервная система: преганглионарные симпатические нейроны; пре— и постганглионарные парасимпатические нейроны	Возбуждающее или тормозное	Установлена
	ЦНС позвоночных	Возбуждающее	Установлена
Норадреналин	Большинство постганглионарных симпатических нейронов; ЦНС	Возбуждающее или тормозное	Установлена
Глутаминовая кислота	ЦНС	Возбуждающее	Возможно
Аспарагиновая кислота	Сетчатка позвоночных		Возможно
γ—Аминомасляная кислота (ГАМК)	ЦНС	Тормозное	Установлена
Серотонин (5—гидрокситриптамин)	ЦНС позвоночных и беспозвоночных		Установлена
Дофамин	ЦНС		Установлена
Субстанция Р	ЦНС	Тормозное модулирующее	Установлена
Различные пептиды	ЦНС позвоночных и беспозвоночных; кишечник	Разное	Установлена

Установлена — медиаторная функция установлена; Возможно — медиаторная функция предполагается.

Образование пептидов—медиаторов (модуляторов) происходит более сложным путем: сначала в пресинаптической клетке синтезируется полипептид — прогормон; затем из него через стадию гормона путем последовательного укорочения цепи аминокислот образуется активный пептид.

Для обозначения синапсов используют терминологию, указывающую на конкретный медиатор. Так, синапсы, в которых передача («действие») осуществляется с помощью ацетилхолина, называются холинергическими. Таким же образом строятся и обозначения синапсов, действующих с помощью других медиаторов (норадренергические, ГАМК—ергические, серотонинергические и т. д.) (от греч. *ergon* — действие).

Молекулярные мишени медиаторов. Естественно, что большому количеству различных медиаторов соответствует большое количество постсинаптических рецепторов, которые называют соответственно ацетилхолинорецепторами, или просто холинорецепторами, адренорецепторами, серотонинорецепторами, ГАМК—рецепторами и т. д. Эти рецепторы представляют собой белковые или более сложные макромолекулы (гликопротеины, липопротеины), содержащие участки, которые комплементарны к соответствующим медиаторам и вместе с тем способны так или иначе контролировать состояние мембраны и субмембранных структур постсинаптической клетки.

Считается, что направленность (вектор) синаптического действия определяется не природой медиатора (возбуждающий или тормозящий), а характером рецептора. Выше уже было показано, что в холинорецепторах скелетной мышцы позвоночного при взаимодействии с Ах открывается катионный канал, пропускающий ионы  $\text{Na}^+$  в клетку. Это создает не только местную деполяризацию (ПКП), но и метаболические эффекты. Здесь же подключаются ионы  $\text{Ca}^{2+}$ , высвобождаемые из внутриклеточных депо и действующие на метаболические системы клетки через кальмодулин. Все это происходит в синапсе, где реализуется только возбуждение. Но сходная цепь событий имеет место в тормозящих синаптических образованиях. При взаимодействии ГАМК с ГАМК—рецепторами в этих рецепторах открываются каналы для ионов  $\text{Cl}^-$ , что приводит к развитию ТПСР, а вероятно, и внутриклеточных процессов, контролируемых хлором.

Некоторые рецепторы медиаторов (в частности, адренорецепторы и рецепторы многих нейропептидов) связаны не с ионными каналами, а с мембранной макромолекулой, например ферментом аденилатциклазой. Молекула аденилатциклазы, однократно активируемая медиатором, катализирует превращение множества молекул цитозольного АТФ в цАМФ (усилительный механизм). цАМФ, диффундируя в клетку, активирует многие ферменты (их называют цАМФ—зависимыми), в частности протеинкиназы, и таким образом стимулирует клеточный метаболизм.

цАМФ называют вторичным посредником, или мессенджером, между пресинаптическим ПД и метаболическим ответом постсинаптической клетки: он разрушается ферментом фосфодиэстеразой.

В естественных условиях обнаруживается довольно сложное взаимодействие между системой  $\text{Ca}^{2+}$ —кальмодулин и аденилатциклазной системой. Например, показано, что  $\text{Ca}^{2+}$  поступающий в нервную клетку (моллюска), через кальмодулин активирует фосфодиэстеразу и таким образом снижает уровень цАМФ в клетке. Но цАМФ необходим для поддержания открытого состояния  $\text{Ca}^{2+}$ —каналов. Таким образом, снижение уровня цАМФ закрывает  $\text{Ca}^{2+}$ —каналы, прекращая поступление  $\text{Ca}^{2+}$  в клетку (пример саморегуляции [ $\text{Ca}^{2+}$  вн]).

Помимо рассмотренной аденилатциклазной системы описаны аналогичные ей гуанилатциклазная система, система фосфолипазы С и др.

Фермент гуанилатциклаза, активируясь под влиянием рецепторов некоторых медиаторов, катализирует превращение гуанозинтрифосфата (ГТФ) в циклический гуанозинмонофосфат (цГМФ), играющий роль мессенджера, который передает сигнал от мембраны к внутриклеточным ферментам.

Мембранный фермент фосфолипаза С, активируемый под влиянием, например, так называемого М—холинорецептора (см. ниже), катализирует образование из мембранных липидов (фосфоглицеридов, фосфоинозитидов) диацилглицерола и инозитолтрифосфата (ИТФ). Эти вещества также являются мессенджерами, влияющими на клеточный метаболизм. Кроме того, ИТФ провоцирует выброс  $\text{Ca}^{2+}$  из внутриклеточных депо и через это — открытие особых кальцийзависимых калиевых каналов в мембране постсинаптической клетки.

Постсинаптические (а также и найденные на некоторых нервных окончаниях пресинаптические) рецепторы высокочувствительны к соответствующим медиаторам. Например, холинорецепторы реагируют на появление Ах в концентрации  $10^{-8}$  моль/л, хотя рабочая концентрация Ах в синаптической щели около холинорецептора достигает  $10^{-4}$ — $10^{-2}$  моль/л. Однако чрезмерно длительное действие медиатора, в частности ацетилхолина, на соответствующие рецепторы приводит к снижению чувствительности этих рецепторов к медиатору, что называют десенситизацией рецепторов. Механизм десенситизации до сих пор не выяснен, но известно, что ее развитию способствует избыток в среде ионов  $\text{Ca}^{2+}$ .

Ранее предполагали, что каждому пресинаптическому медиатору соответствует специфическая реакция постсинаптической клетки — возбуждение или торможение в той или иной форме. Однако это не так: одному медиатору чаще всего соответствует не один, а множество различных рецепторов. Например, ацетилхолин в нервно—мышечных синапсах скелетных мышц у позвоночных действует на так называемые Н—холинорецепторы (чувстви-

тельные к никотину), которые открывают широкие каналы для  $\text{Na}^+$  (и  $\text{K}^+$ ), что порождает ВПСП (ПКП). В ваго—сердечных синапсах этот же ацетилхолин действует на М—холинорецепторы (чувствительные к мускарину), открывающие под его действием селективные каналы для  $\text{K}^+$  в связи с чем здесь генерируются ТПСП.

Показано, что в нервной системе моллюсков имеются холинорецепторы нескольких типов: открывающие каналы для  $\text{Na}^+$  (возбуждающие), открывающие каналы для  $\text{K}^+$  (тормозные) и открывающие каналы для  $\text{Cl}^-$  (тормозные). По—видимому, возможны разные комбинации рецепторов и каналов (или иных рабочих механизмов мембраны, например аденилатциклазы, гуанилатциклазы и т. п.).

Таким образом, характер пресинаптического медиатора сам по себе не предопределяет характера постсинаптического эффекта. Последний задается свойствами постсинаптических механизмов, хотя у некоторых медиаторов (например, ГАМК) пока обнаружены лишь эффекты одного знака (тормозные).

Обработавшие в синапсе медиаторы подвергаются инактивации тем или иным путем. Ацетилхолин, например, разрушается (гидролизуется) ферментом ацетил—холинестеразой, которая присутствует в синаптической щели и встроена в постсинаптическую мембрану. Образовавшиеся при этом гидролизе физиологически неактивные холин и ацетат далее всасываются нервным окончанием. Норадреналин расщепляется моноаминоксидазой, а также катехолметил—0—трансферазой. Кроме того, в неизменном состоянии он подвергается обратному всасыванию.

Т а б л и ц а 2

**Некоторые вещества, блокирующие синаптические функции**

Синапсы,	Блокаторы секреции медиаторов	Блокаторы рецепторов медиаторов	Блокаторы систем, разрушающих медиаторы.	Примечания
Нервно—мышечный холинергический с Н—холинорецепторами	Ботулиновый токсин; $\text{Mg}^{2+}$	Д—тубокурарин (кураре), $\alpha$ —бунгаротоксин	Эзерин, фосфорорганические соединения (ФОС)	—
Автономный (холинергический) с М—холинорецепторами	Тоже	Атропин	Тоже	
Тормозящий синапс в ЦНС (глицинергический)	$\text{Mg}^{2+}$	Стрихнин		Разрушение медиатора заменено обратным всасыванием
Тормозящий синапс (ГАМК—ергический)	$\text{Mg}^{2+}$	Бикукулин, пикротоксин, пенициллин		Тоже

Для многих медиаторов (аминокислот, пептидов) обратное всасывание (обратный захват, «аптейк» (от англ. uptake — всасывание, впитывание)) является главным способом прекращения их действия.

Химические синапсы могут изменять свое состояние под влиянием некоторых гормонов, циркулирующих в крови, и веществ, высвобождаемых постсинаптическими клетками (обратная связь). Все эти вещества называют модуляторами синапсов. К локальным постсинаптическим модуляторам синаптической функции предположительно относят, например, простагландины (ненасыщенные оксикарболовые жирные кислоты), обладающие высокой физиологической активностью, но быстро инактивирующиеся и потому действующие ло-

кально. Простагландины, высвобождаемые из клеток, влияют на многие звенья синаптического процесса, например на секрецию медиатора, работу аденилатциклаза и т. д.

В настоящее время известно довольно много фармакологических веществ, способных модифицировать работу химических синапсов; среди них есть блокаторы нейросекреции, рецепторов, систем, разрушающих медиатор (табл. 2).

Трофические влияния, передаваемые через синапсы. Помимо передачи возбуждающих или тормозных сигналов, которые имеют функциональное значение, синапсы обеспечивают трофические (т. е. затрагивающие рост и дифференцировку) взаимодействия контактирующих клеток, реализуемые с помощью трофических факторов белковой природы (вероятно, аккумулируемых в «темных» везикулах).

Трофические факторы обеспечивают метаболическое поддержание необходимой структуры и свойств этих клеток.

Анализ трофических явлений с оценкой скорости развития процессов и применением блокаторов быстрого аксотока (колхицин, винбластин) привел к заключению, что трофические факторы, регулирующие синтез и распределение холинорецепторов по мышечной мембране, передаются из перикариона  $\gamma$ -мотонейрона с быстрым аксотоком, трофические факторы, запрещающие синтез натриевых каналов, — с медленным аксотоком.

Денервация приводит к изменению свойств скелетных мышечных волокон и у млекопитающих: к замедлению быстрых мышц и ускорению медленных, т. е. к потере дифференцировки, достигнутой в онтогенезе.

Эффекты денервации мышц в какой-то мере имитируются действием токсинов, нарушающих синаптическую передачу, — ботулинового и дифтерийного токсинов.

Известны косвенные данные и о существовании антидромных трофических влияний в нейромоторных синапсах (дегенерация мотонейронов при потере их связи с мышечными клетками). Таким образом, относительно медленные и мало заметные трофические влияния через синапсы, идущие параллельно с осуществлением сигнальных функций, важны для поддержания (и развития) структур контактирующих клеток, а значит, и для поддержания и развития нормальной сигнальной функции синапсов.

Нервные сети и основные законы их функционирования

Нервная система человека может быть представлена как система нейронных цепочек, передающих возбуждающие и тормозные сигналы {нервная сеть}.

Существуют значительные количественные различия нервных сетей у разных видов позвоночных и беспозвоночных. Так, у человека нервная система включает  $10^{10}$  элементов, у примитивных позвоночных — около  $10^4$  нейронов (их нервная система называется малонейронной). Однако в строении и функционировании всех нервных систем имеются общие черты.

В нервной системе можно выделить следующие категории нейронов: 1) чувствительные (сенсорные) нейроны, формирующие чувствительные нервные окончания — рецепторы; 2) двигательные, возбуждающие (а у беспозвоночных также и тормозящие) мускулатуру нейроны;

сюда же можно отнести нейроны, запускающие работу электрических органов (рыб) и желез; все эти нейроны называют эффекторными; 3) вставочные нейроны, передающие сигналы от сенсорных к эффекторным нервным клеткам.

Особую категорию составляют так называемые командные вставочные клетки, которые благодаря связям со множеством эффекторных нейронов запускают более или менее сложные поведенческие акты.

Дивергенция и конвергенция путей. Дивергенция пути — это контактирование одного нейрона со множеством нейронов более высоких порядков (рис. 6). Так, у позвоночных существует разделение аксона чувствительного нейрона, входящего в спинной мозг, на множество веточек (коллатералей), которые направляются к разным сегментам спинного мозга и в головной мозг, где происходит передача сигнала на вставочные и далее — на моторные нервные клетки.

Дивергенция пути сигнала наблюдается и у вставочных, например командных» клеток, а также выходных нервных клеток (мотонейронов и других эффекторных нейронов). Так, у человека большой мотонейрон (группы А) иннервирует, т. е. возбуждает десятки мышечных волокон (во внешних глазных мышцах) и даже тысячи (в мышцах конечностей).

Дивергенция пути обеспечивает расширение сферы действия сигнала. Это называют иррадиацией возбуждения (или торможения).

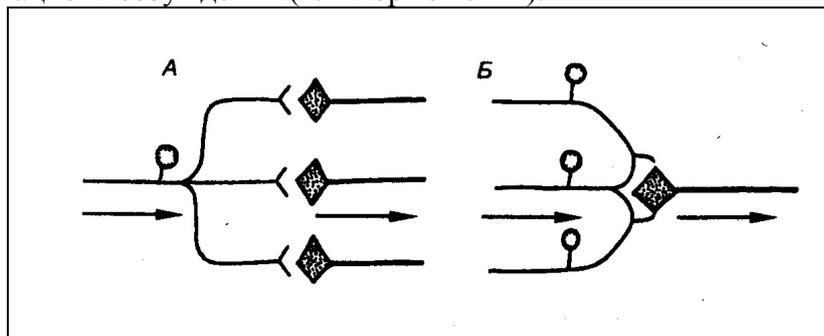


Рис. 6 Дивергенция (А) и конвергенция (Б) путей в нервной системе. Показано на примере сенсорных аксонов и нейронов ЦНС позвоночного; аналогичные отношения наблюдаются во всех типах нервной системы.

Конвергенция — это схождение многих нервных путей к одним и тем же нейронам (рис. 6). Например, у позвоночных на каждом мотонейроне спинного мозга и ствола головного мозга образуют синаптические окончания тысячи сенсорных, а также возбуждающих и тормозных вставочных нейронов разных уровней. Мощная конвергенция обнаруживается и на нейронах ретикулярной формации ствола мозга, на многих корковых нейронах у позвоночных и, видимо, на командных нейронах.

Конвергенция многих нервных путей к одному нейрону делает этот нейрон интегратором, соответствующих сигналов. Его состояние, т. е. импульсация или «молчание» в каждый данный момент определяются алгебраическим сложением массы возбуждающих и тормозных входов, иными словами, интегралом всех его ВПСП и ТПСП. Такое сложение ПСП называют пространственной, или одновременной, суммацией. При этом нейрон—интегратор называют общим путем для конвергирующих на него нервных сигналов, а если речь идет о мотонейроне, т. е. конечном звене нервного пути к мускулатуре, говорят об общем конечном пути.

Наличие конвергенции множества путей, т. е. нервных цепочек, на одной группе мотонейронов лежит в основе феноменов пространственного облегчения и окклюзии.

Пространственное облегчение — это превышение эффекта одновременного действия двух относительно слабых афферентных возбуждающих входов в ЦНС над суммой их отдельных эффектов. Феномен объясняется суммацией ВПСП до КУД в группе мотонейронов, имеющих подпороговые ВПСП при раздельной активации входов.

Окклюзия — это явление, противоположное пространственному облегчению. Здесь два сильных (т. е. реализуемых большим числом элементов) афферентных входов вместе возбуждают группу мотонейронов, меньшую той, которая образуется при арифметическом сложении ответов групп мотонейронов, возбуждаемых от этих входов, когда они действуют порознь.

Причина окклюзии состоит в том, что эти афферентные входы в силу конвергенции отчасти адресуются к одним и тем же мотонейронам, и каждый может создать в них такое же сверхпороговое возбуждение, как и оба входы вместе.

Использование торможения в нервных сетях. Рассмотрим основные направления тормозных действий в нервных сетях: реципрокное торможение, возвратное торможение, латеральное торможение и прямое взаимное торможение.

Реципрокное торможение — это взаимное (сопряженное) торможение центров антагонистических рефлексов, обеспечивающее координацию этих рефлексов.

Классический пример реципрокного торможения — это торможение мотонейронов мышц—антагонистов у позвоночных (рис. 7). Торможение осуществляется с помощью специальных тормозных вставочных нейронов. При активации путей, возбуждающих, например, мотонейроны мышц—сгибателей, мотонейроны мышц—разгибателей тормозятся импульсами вставочных клеток.

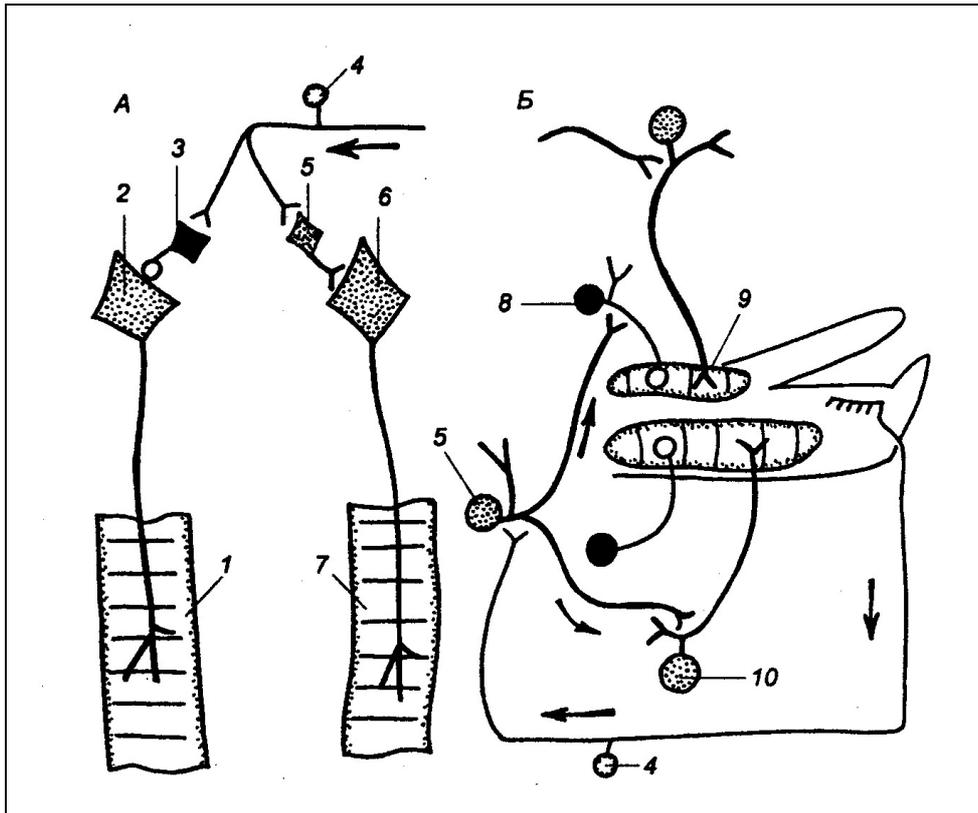


Рис. 7. Реципрокное торможение в спинном мозгу позвоночных (А) и в нервной системе ракообразных (Б)

А — реципрокное торможение мотонейронов мышцы—разгибателя (осуществляется с помощью тормозного интернейрона); Б — реципрокное торможение мышцы—открывателя клешни рака при раздражении, возбуждающем закрыватель клешни (торможение направлено не на мотонейрон, а прямо на мышцу); 1 — мышца—разгибатель, 2 — мотонейрон разгибателя, 3 — тормозный интернейрон, 4 — сенсорный нейрон, 5 — возбуждающий интернейрон, 6 — мотонейрон сгибателя, 7 — мышца—сгибатель, в — тормозный эффекторный нейрон, 9 — мышца—открыватель, 10 — мотонейрон.

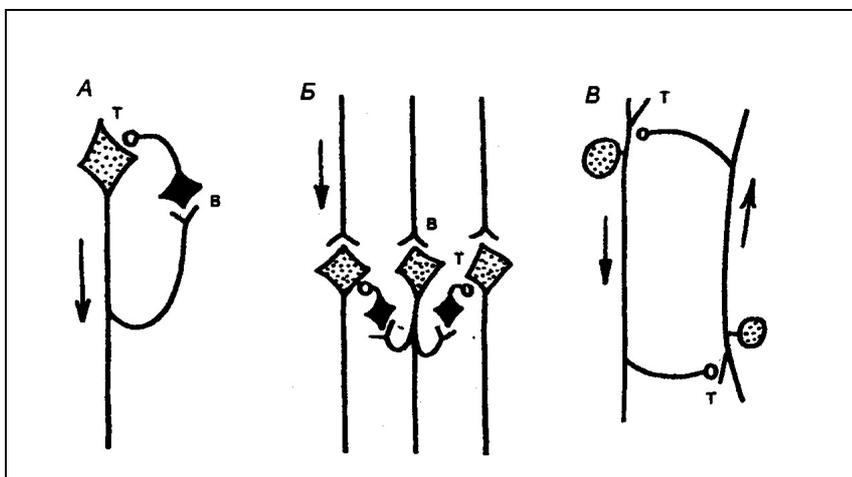


Рис. 8 Возвратное (А), латеральное (Б) и прямое взаимное торможение (В)

А — в спинном мозгу позвоночных; Б — в сенсорном пути; В — предполагаемое у командных клеток (моллюсков); в, т. — возбуждающее и тормозное действие; стрелками показано направление нервного импульса.

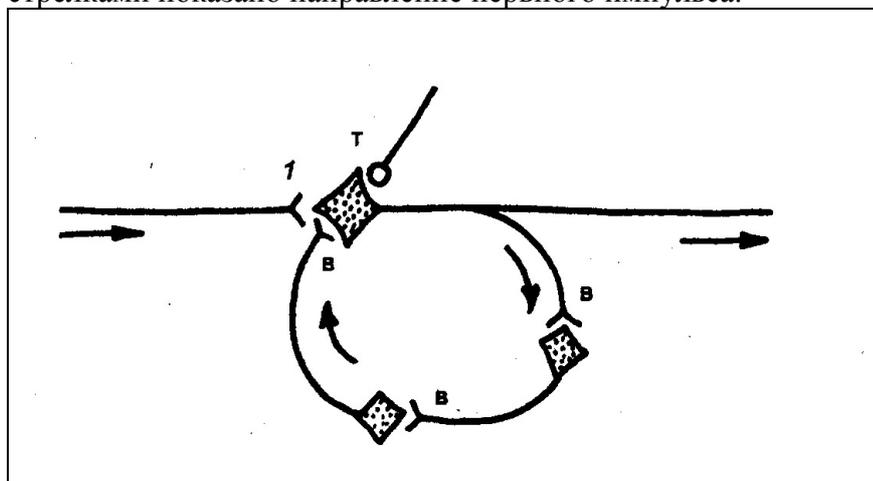


Рис. 9. Нервная цепочка, поддерживающая циркуляцию возбуждения (в) и постоянную выходную импульсацию

Начало активности цепочки задается возбуждающим афферентным синапсом (1), конец — утомлением или внешним тормозным влиянием (т).

Аналогичное по смыслу торможение, но направленное прямо на мышцы, наблюдается у ракообразных.

Возвратное торможение — это торможение нейронов собственными импульсами, поступающими по возвратным коллатералям к тормозным клеткам.

Возвратное постсинаптическое торможение хорошо изучено в мотонейронах спинного мозга позвоночных (рис 8). Аксоны этих клеток отдают возвратные коллатерали в мозг к тормозным вставочным нейронам Реншоу, которые образуют синаптические контакты на соседних или на этих же мотонейронах. Торможение десинхронизирует деятельность отдельных  $\alpha$ -мотонейронов и обеспечивает ограничение их ритма разрядов, что важно для нормальной работы двигательного аппарата.

Характерно, что как и в мионевральном синапсе, в контакте на клетке Реншоу медиатором служит Ах. Важную роль выполняет возвратное торможение и в других нервных сетях.

Латеральное торможение — это торможение элементов соседних нервных цепочек в конкурирующих сенсорных каналах связи (рис. 8).

Латеральное торможение, видимо, также осуществляется с помощью тормозных вставочных клеток. Такое торможение четко показано у мечехвостов (класс морских членистоногих) в сенсорных цепочках, идущих от фасеточного глаза к ЦНС. Оно наблюдается у соседних элементов сетчатки позвоночных, а также в их зрительных, слуховых и других сенсорных центрах.

Во всех случаях латеральное торможение обеспечивает контраст, т. е. выделение существенных сигналов из фона.

Прямым взаимным торможением (рис. 8) можно назвать тормозное взаимодействие двух (или большего числа) командных нейронов, осуществляющееся без специальных вставочных клеток.

Такое торможение предполагается у командных клеток L—10 и интернейрона II у моллюска аплизии. Прямое взаимное торможение в паре клеток делает эту пару склонной функционировать по принципу «или — или». Иначе говоря, такая «метастабильная» сеть разрешает работу либо клетке L—10, либо клетке II в силу того, что активная клетка прямо тормозит конкурента, чем освобождает себя от торможения с его стороны.

Предполагают, что подобные отношения существуют и между командными нейронами мозга высших животных и человека, обеспечивающими поведенческие и эмоциональные установки по принципу доминанты.

Самовозбуждающиеся нервные цепи. Некоторые данные свидетельствуют о том, что в мозгу животных и человека существуют самовозбуждающиеся цепочки нейронов, т. е. такие замкнутые цепочки, в которых нейроны соединены синапсами возбуждающего действия (рис. 9). Возникнув в ответ на внешний сигнал, возбуждение в такой цепочке циркулирует, иначе говоря, реверберирует (от лат. *reverberare* — отражать, отбрасывать), до тех пор, пока или какой-либо внешний тормоз не выключит одно из звеньев цепи, или в ней не наступит утомление. Выходные пути от такой цепочки (ответвляющиеся по коллатерали аксонов нервных клеток — участников цепи) во время работы передают равномерный поток импульсов, создающий ту или иную настройку в нервных клетках—мишенях.

Таким образом, самовозбуждающаяся цепочка, пока она работает, как бы «помнит» тот краткий сигнал, который включил в ней циркуляцию (реверберацию) импульсов. Считают, что это возможный механизм (или один из механизмов) краткосрочной памяти.

#### Контрольные вопросы

1. Характеристика нервных клеток.
2. Характеристика синаптических нервных связей.
3. Строение нейрона и аксона.
4. Характеристика электрического синапса.
5. Характеристика химического синапса.
6. Виды синаптических медиаторов.
7. Влияние синапсов на передачу импульсов и трофику тканей организма.

#### Библиографический список

1. Мирошниченко А.Н. Основы физиологии человека. Учебное пособие. Благовещенск.- Изд. АмГУ, – 2005, 152 с.
2. Физиология человека. Учебник. Под ред. Покровского В.М. и др., в 2-х томах, М.,1998.
3. Фомин Н.А. Физиология человека. М., 1995, 435 с.
4. Лекции.

## Тема 2. Сенсорные системы

### Задание

1. Зарисовать схему слуховой сенсорной системы.
2. Зарисовать схему вкусовых рецепторов.
3. Зарисовать схему палочек и колбочек.
4. Зарисовать схему строения сетчатки глаза.
5. В заданиях 1-4 пояснить принцип действия сенсорных систем, записать ответы.

### Слуховая сенсорная система

Рецепция звуковых колебаний осуществляется специальными структурами, расположенными во внутреннем ухе, или лабиринте. Воспринимающие звуковые волны волосковые клетки лабиринта сгруппированы в виде макул, прикрытых желатиновидной отолитовой мембраной с одним крупным отолитом или многими мелкими отокониями и папиллами (от лат. *papilla* — сосочек), с односторонне прикрепленными кроющими образованиями — текториальными мембранами.

Наружное ухо (рис. 1) включает ушную раковину и наружный слуховой проход. По своей форме наружное ухо несколько напоминает воронку с усложненной внутренней поверхностью ушной раковины за счет развития системы дополнительных клапанов и увеличе-

ния ее размеров. Воронкообразная форма наружного уха обеспечивает свойство направленности — улучшенное восприятие звуков, идущих с определенного направления, по сравнению со звуками, идущими с других направлений.

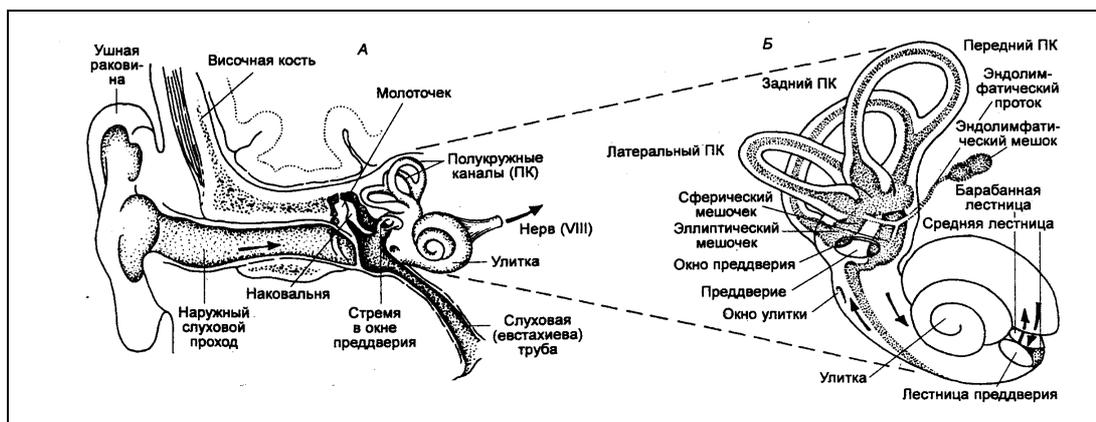


Рис. 1. Слуховая система человека

А — главные части; Б — полукружные каналы и улитка. Стремя удалено, чтобы лучше было видно окно преддверия. Стрелками показаны пути распространения звуковых сигналов.

Среднее ухо впервые представляет трехкосточковую звукопередающую систему, включая молоточек, наковальню и стремя, связанные с одной стороны с барабанной перепонкой, а с другой — с окном преддверия (овальным окном) внутреннего уха. Полость среднего уха, включая и водных животных, заполнена воздухом. Слуховые косточки выполняют двоякую роль.

Их первая функция состоит в том, что они образуют систему рычагов, с помощью которых улучшается передача энергии колебаний из воздушной среды слухового прохода к перилимфе внутреннего уха. Благодаря тому, что площадь основания стремени, укрепленного в окне преддверия, значительно меньше площади барабанной перепонки, а также благодаря специальному способу сочленения косточек, действующих наподобие рычагов, давление на мембране овального окна оказывается примерно в 20 раз большим, чем на барабанной перепонке. Этот механизм увеличения давления является чрезвычайно целесообразным приспособлением, направленным на обеспечение эффективной передачи акустической энергии из воздушной среды в жидкую.

Вторая функция заключается в способности системы косточек изменять характер движения при больших интенсивностях звука. Когда звуковое давление приближается к величинам порядка 120 дБ (над порогом слышимости), человек начинает ощущать покалывание в ушах. При таких интенсивностях стимула существенно меняется характер движения косточек, что резко снижает функцию среднего уха.

В среднем ухе есть также специальный механизм, предохраняющий слуховой рецепторный аппарат от длительных звуковых перегрузок. Достигается это сокращением мышц среднего уха, которых две: мышца, напрягающая барабанную перепонку, и стремениная мышца. Рефлекторное сокращение этих мышц при действии звука большой интенсивности приводит к уменьшению амплитуды колебания барабанной перепонки, косточек среднего уха и, соответственно, к уменьшению звукового давления, передаваемого улитке.

Внутреннее ухо (улитка) млекопитающего представляет собой спирально закрученный костный канал, приподнятый в области вершины. У человека улитка имеет 2,5 витка, у кошки — 3, а у однопроходных — всего 0,25 витка. В улитке млекопитающих (за исключением однопроходных) отсутствует лагенарная макула, и весь рецептор представлен базилярной папиллой, видоизмененной в спиральный (кортиев) орган.

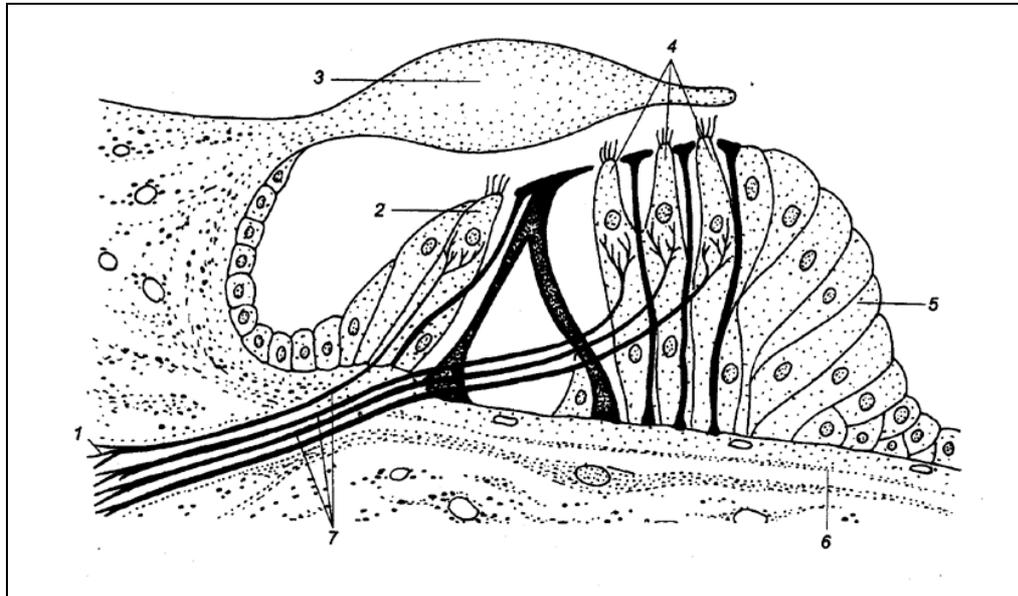


Рис. 2. Спиральный орган. 1 — спиральный ганглий, 2 — внутренние чувствительные клетки, 3 — покровная мембрана, 4 — наружные чувствительные клетки, 5 — опорные клетки, 6 — базилярная пластинка, 7 — нервные волокна.

Внутри костной капсулы две мембраны (базилярная пластинка и преддверная мембрана, или мембрана Рейсснера) разделяют улитку на три лестницы:

барабанную, улитковый проток (среднюю) и лестницу преддверия. Барабанная лестница и лестница преддверия заполнены перилимфой, улитковый проток — эндолимфой. На базилярной пластинке располагается спиральный орган (рис. 2), который включает два типа рецепторных клеток: один ряд внутренних и три—четыре ряда наружных волосковых клеток.

В базальной части спирального органа располагаются рецепторные клетки воспринимающие более высокие частоты, а в апикальной части (на вершине улитки) — клетки, воспринимающие только низкие частоты. Такой пространственный способ анализа частоты получил название принципа места.

Заключительный этап деятельности улитки характеризуется возникновением импульсации в волокнах слухового нерва, иннервирующих рецепторные волосковые клетки. Характер этой иннервации достаточно сложен. Примерно 95% сенсорных слуховых волокон связаны только с внутренними волосковыми клетками, которые около 20% всех волосковых клеток (у человека их всего 3500). Напротив, более многочисленные наружные волосковые клетки (у человека их более 20 000) связаны только с немногочисленными сенсорными волокнами.

Таким образом, внутренние волосковые клетки обладают множественной иннервацией, которая, вероятно, обеспечивает большую надежность передачи в отличие от разветвляющейся иннервации многих наружных клеток от одного волокна, которая связывает активацию волокна одной волосковой клетки с одновременной активностью соседних.

Необходимость восприятия малых акустических уровней, развиваемых звуковой волной, определила возникновение не только специализированных приемников, но и прогрессивное развитие мозговых слуховых центров.

В связи с тем что волосковые клетки, будучи вторично чувствующими рецепторами, лишены аксона, слуховые сигналы передаются в ЦНС нейроном второго порядка. Это биполярная клетка, тело которой находится в улитке. Периферическое волокно этой клетки образует синапсы с волосковыми клетками, тогда как центральный отросток входит в состав слу-

хового нерва. Аксоны нейронов слухового нерва заканчиваются на телах и дендритах нервных клеток продолговатого мозга.

Схема восходящих слуховых путей у человека представлена на рис. 3.

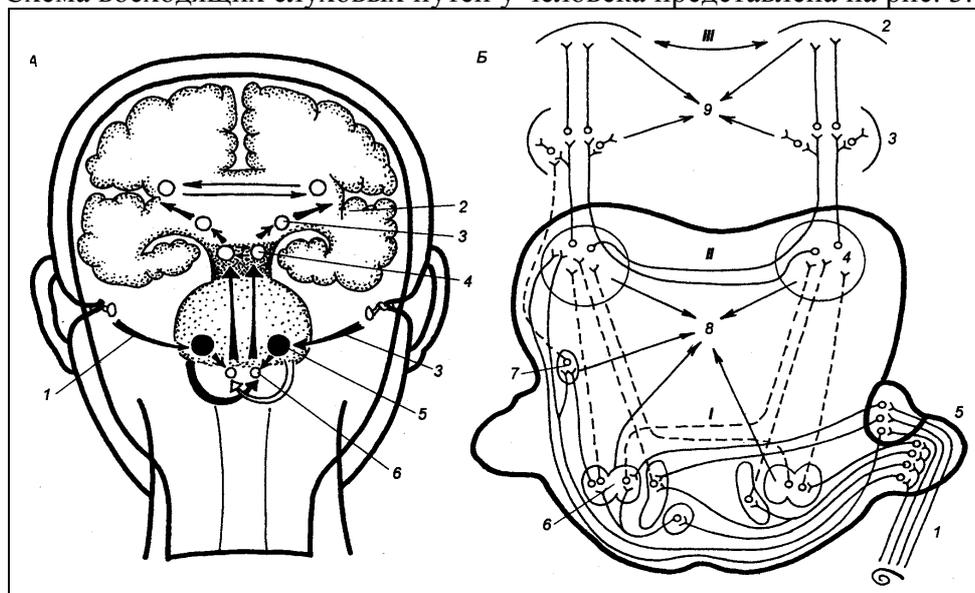


Рис. 3. Проводящие слуховые пути в мозгу человека (А) и восходящие связи улитки и преддверно — улиткового нерва правой стороны (Б)

I. II. III — первый стволочной, второй среднемозговой и третий корковый перекресты слуховых волокон соответственно;

I — преддверно—улитковый нерв, 2 — слуховая зона коры больших полушарий мозга, 3 — медиальное коленчатое тело, 4 — нижний холмик, 5 — улитковые ядра, 6 — верхняя олива, 7 — ядра латеральной петли, 8 — ретикулярная формация, 9 — ядра таламуса и базальные ядра; на рис. Б штриховыми линиями обозначены аксоны перекрещивающихся путей.

Одной из важных характеристик деятельности слуховой системы человека является пространственный слух, т. е. ориентация в пространстве благодаря восприятию звуковых сигналов. В процессе эволюции были выработаны определенные виды пространственного слуха, с большой точностью используемые животными и человеком при акустической ориентации в пространстве. Подавляющему большинству видов животных, в том числе и человеку, обладающих достаточно развитой слуховой системой, свойственна пространственная акустическая ориентация с помощью пассивной локации. Этот вид пространственного слуха характеризуется локацией источников звуков, излучаемых внешними объектами. Благодаря пассивной локации биологическим объектам удается локализовать положение звучащего объекта в вертикальной и горизонтальной плоскостях и его удаленность от тела. Однако кроме этого наиболее распространенного типа локации, существует и другой, очень своеобразный тип пространственного слуха, присущий лишь некоторым видам животных, — эхолокация.

### ХЕМОРЕЦЕПТОРНЫЕ СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

Любая среда обитания характеризуется конкретными химическими свойствами. Химическую чувствительность можно разделить на три основные категории: общую химическую чувствительность, вкус и обоняние.

Хеморецепторы, обладающие очень высокой чувствительностью и специфичностью, способные к возбуждению при контакте даже с несколькими молекулами вещества, являются дистантными, или обонятельными, хеморецепторами.

Рецепторы средней чувствительности, возбуждаемые относительно малыми количествами растворенных веществ, называются контактными, или вкусовыми, хеморецепторами.

Наконец, есть малочувствительные и малоспецифичные рецепторные окончания, раздражение которых вызывает защитные реакции, т. е. рецепторы общего химического чувства.

Важную роль хеморецепция играет в жизни человека, предоставляя ему жизненно необходимую информацию о качестве окружающей среды, пищи, наличии токсических веществ. Обонятельные стимулы могут определенным образом влиять на эмоциональное состояние человека и модифицировать его поведение.

Вкус. Вкусовая чувствительность человека выполняет функцию контактной хеморецепции и служит для ориентации на близком расстоянии и оценки веществ, попадающих в ротовую полость. Вкусовые рецепторы локализованы главным образом в полости рта и в районе ротового отверстия. Они входят в состав специализированных хеморецепторных структур — вкусовых почек (луковиц).

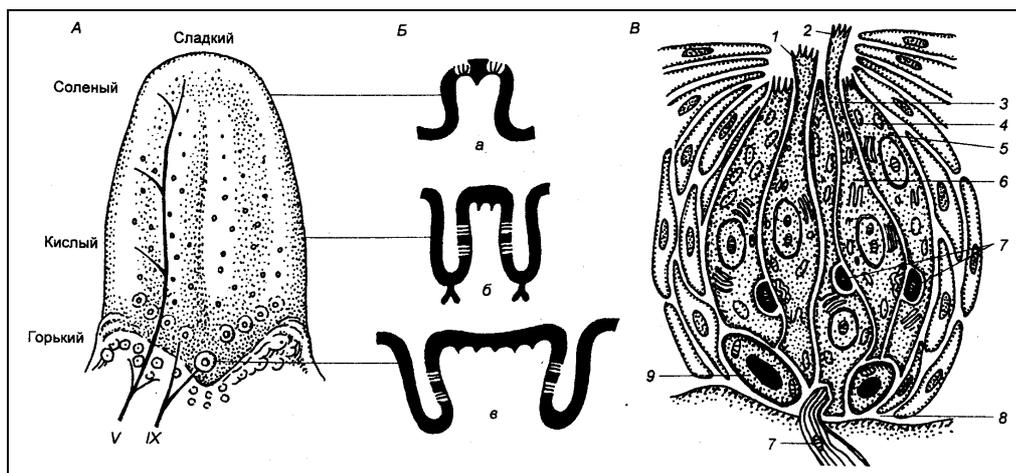


Рис. 4.

Расположение вкусовых рецепторов на языке человека (А), строение вкусовых сосочков (Б) и ультраструктура вкусовой почки (В)

а — грибовидный сосочек, б — листовидный, в — желобоватый;

V, IX — черепные нервы соответственно; 1 — вкусовая ямка, 2 — аппарат микроворсинки, 3 — пигментная гранула, 4 — митохондрия, 5 — опорная клетка, 6 — рецепторная клетка, 7 — нервные окончания, 8 — базальная мембрана, 9 — базальная клетка.

Вкусовые луковицы имеют принципиальное сходство в строении у представителей всех классов позвоночных; это эпителиальные образования округлой или колбовидной формы (рис. 4), расположенные в толще многослойного эпителия.

При изучении восприятия различных химических веществ и пищи у человека с помощью психофизических методов было выявлено четыре основных ощущения: сладкое, кислое, соленое и горькое.

Кроме основных вкусовых категорий описаны еще щелочной (мыльный) и металлический вкус. Фактором, во многом определяющим кислый вкус, служат ионы  $H^+$ . Остальные вкусовые ощущения обычно невозможно предсказать исходя из химической структуры веществ. Очевидно, что стимулы, действующие в обычных условиях, включают несколько качеств, поэтому большинство ощущений смешанные. Для разных вкусовых качеств пороги ощущений могут различаться. Так, вещества с горьким вкусом обнаруживаются при очень низких концентрациях. Пороги обнаружения сладкого и кислого примерно одного порядка.

Разные области языка человека варьируют по чувствительности к четырем основным качествам. Кончик языка особенно чувствителен к сладким веществам, средние части краев — к кислым. Горькие вещества сильнее всего действуют на рецепторы близ корня языка. Поэтому повреждение языкоглоточного нерва понижает способность к обнаружению горечи, а блокада проведения в лицевом нерве подавляет остальные типы ощущения.

Обоняние представлено обонятельной чувствительностью, служащей для ориентации, а также сигнализирующей о наличии биологически значимых химических сигналов в окружающей среде.

Периферический отдел обонятельной системы представлен обонятельной выстилкой, расположенной — в полости носа.

Современные представления о механизмах хеморецепции базируются на том, что в основе первичных процессов лежит адсорбция молекул адекватных раздражителей на хеморецепторной мембране клетки, которая обладает активными рецептивными центрами или участками, состоящими из специфических белков и способными вступить в связи с активными группировками молекул, атомами или ионами раздражителя. Поверхность хеморецепторов, как правило, покрыта слоем слизи, которая является структурированным матриксом, контролирующим доступность рецептивной поверхности для молекул раздражителя и способным изменять условия рецепции.

Теория обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса могут быть два вида взаимодействий: контактный перенос заряда при соударении молекул пахучего вещества с рецептивным участком и образование молекулярных комплексов и комплексов с переносом заряда. Постоянным компонентом образующихся комплексов являются белковые молекулы рецепторов, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является положение о многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков.

#### ЗРИТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

Зрение является одним из основных способов дистантной ориентировки в пространстве. С его помощью получают информацию не только о смене дня и ночи, но и подробное изображение окружающей среды — ближней и дальней. В основе фотобиологических процессов лежат специфические химические реакции, для осуществления которых нужна энергия, поставляемая светом Солнца и всей остальной Вселенной. Эта энергия поступает в виде электромагнитного излучения и дискретных частиц — фотонов, или квантов. Скорость распространения света велика и составляет 300 000 км/с, но спектр солнечного излучения неоднороден и различается по длинам волн.

Излучение с короткими волнами (короче 300 нм) обладает слишком высоким уровнем энергии (400 кДж/моль); оно способно вызвать повреждение молекулярных комплексов. Сюда относятся гамма—лучи, рентгеновское и ультрафиолетовое излучения, которые губительны для жизненно важных макромолекул. Все они поглощаются в верхних слоях атмосферы защитным слоем озона, который в последнее время претерпевает серьезное истощение (озоновая дыра).

Излучения с длинными волнами (выше 900 нм) имеют низкую энергию и, за редким исключением, не способны воздействовать на живые организмы. К ним относятся инфракрасные лучи, микроволны и радиоволны, которые поглощаются парами воды в атмосфере. Однако существует узкая полоса длин волн от 300 до 800 нм, называемая видимым светом, которая обеспечивает все физиологические реакции живых организмов, включая и информационные, где свет используется для получения сведений об окружающей среде.

Снаружи глаз обтянут непрозрачной волокнистой тканью — склерой, которая на переднем полюсе глаза переходит в прозрачную роговицу. Хрусталик делит глазное яблоко на переднюю камеру, заполненную жидкостью, и камеру большего размера, расположенную сзади и заполненную стекловидным телом. Изнутри к склере прилегает сосудистая оболочка, богатая кровеносными сосудами, служащими для питания глаза. Продолжением сосудистой оболочки спереди являются ресничное тело и радужка.

Сокращение или расслабление волокон ресничного тела приводит к расслаблению или натяжению ресничного пояса (цинновых связок), ответственных за изменение кривизны хрусталика. Радужка, которая определяет цвет глаза, располагаясь непосредственно перед хрусталиком, играет роль диафрагмы. Отверстие в центре радужки называется зрачком. Зрачок способствует четкости изображения предметов на сетчатке, пропуская только

центральные лучи и устраняя так называемую сферическую aberrацию. Суть ее заключается в том, что лучи, попавшие на периферические части хрусталика, преломляются сильнее центральных лучей, и если их не устранять, на сетчатке могут получаться круги светорассеяния.

Роговица, хрусталик и зрачок являются основными элементами оптической системы глаза, обеспечивающими его светопреломляющую функцию. Оптика глаза создает изображение объектов внешнего мира в виде распределения освещения на самой внутренней оболочке глаза — сетчатке.

Сетчатка представляет собой светочувствительный слой и состоит из рецепторов (палочек и колбочек) и нескольких типов нейронов. Наружные сегменты рецепторов обращены к пигментному эпителию, так что свет первоначально проходит через два слоя нервных клеток и внутренние сегменты рецепторов, прежде чем достигнет зрительного пигмента. Нервные клетки, граничащие со стекловидным телом, называются ганглиозными клетками, их аксоны по поверхности сетчатки направляются к слепому пятну (пятну Мариотта), где они собираются вместе, проходят через склеру и образуют зрительный нерв.

В месте пересечения сетчатки с оптической осью глаза расположена небольшая область — пятно (желтое пятно) диаметром около 1,5 мм. Желтая окраска обусловлена присутствием каротиноидов. В центре пятна находится углубление, называемое центральной ямкой. Она содержит наибольшее количество поверхностно расположенных колбочек; эта область сетчатки обладает наивысшей остротой зрения. Именно на ней и проецируются объекты, на которые в данный момент направлено внимание наблюдателя.

Формирование изображения. Глаз часто сравнивают с фотокамерой, так как система линз (роговица и хрусталик) дает перевернутое и уменьшенное изображение объекта на поверхности сетчатки. Количество проходящего через хрусталик света регулируется переменной диафрагмой, а хрусталик способен фокусировать более близкие и более удаленные объекты. Приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов называют аккомодацией. При аккомодации происходит изменение кривизны хрусталика и, следовательно, его преломляющей способности.

Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (дптр). Одна диоптрия равна преломляющей силе линзы с фокусным расстоянием 1 м. Преломляющая сила глаза человека составляет 59 дптр при рассматривании далеких предметов и 70,5 дптр при рассматривании близких. Если человек рассматривает близкий предмет, его хрусталик делается более выпуклым, благодаря чему лучи, расходящиеся от светящейся точки, сходятся на сетчатке.

Организация сетчатки. Оптика глаза создает изображение объектов внешнего мира в виде распределения освещенности на фоторецепторах сетчатки.

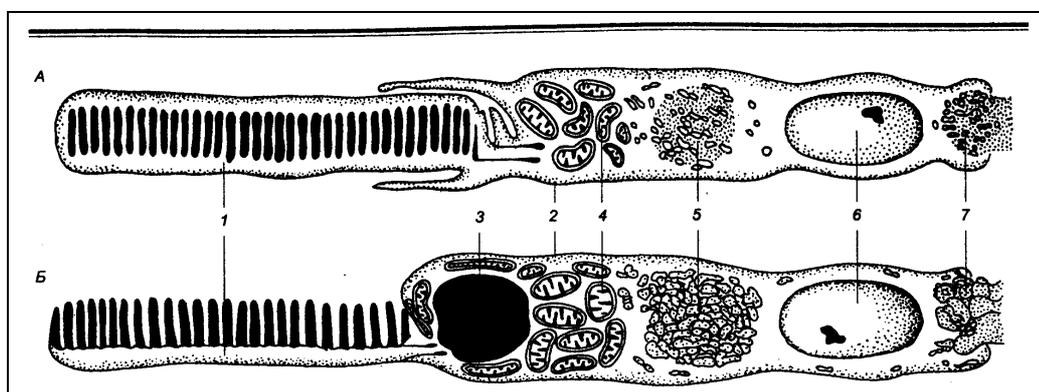


Рис. 5. Строение палочки (А) и колбочки (Б) сетчатки позвоночных  
1,2— наружный и внутренний сегменты, 3 — масляная капля, 4 — эллипсоид (митохондрии), 5 — параболоид, 6 — ядро, 7 — синаптическая область.

Сетчатка глаза появляется в процессе онтогенеза из передней стенки развивающегося мозга и выстилает внутреннюю поверхность глазного яблока. Сетчатка инвертирована, и свет, прежде чем достичь слоя фоторецепторов, проходит через всю сетчатку.

Фоторецепторы. Фоторецепторы позвоночных поражают общим сходством своей структурной, цитохимической и функциональной организации у представителей всех классов, начиная от круглоротых и кончая приматами. Существует два типа рецепторов: палочки и колбочки (рис. 5).

Палочками это длинные тонкие клетки, имеющие цилиндрический наружный сегмент и равный ему по диаметру внутренний. Колбочки обладают более коротким и толстым, сужающимся к вершине внутренним сегментом. Наружный сегмент колбочек по диаметру меньше внутреннего и обычно имеет коническую форму.

Ночное зрение имеет высокую чувствительность (яркость фона не более  $0,01$  кд/м<sup>2</sup>), низкую разрешающую способность (остроту) и является черно—белым (ахроматическим). Палочки очень чувствительны и могут возбуждаться в состоянии темновой адаптации при поглощении единственного фотона. Благодаря тому что с одним нервным волокном в конечном счете связано большое количество палочек, последние играют роль антенны и повышают чувствительность ганглиозных клеток. Абсолютный порог зрения соответствует одновременному поглощению шести—семи фотонов участком сетчатки, содержащим около 50 палочек.

Палочковое зрение не цветное, так как все палочки содержат один зрительный пигмент — родопсин, и, следовательно, различия в длине волны воспринимаются только как различия в интенсивности. Палочковое зрение неотчетливое потому, что конвергенция большого числа палочковых клеток на одно нервное волокно делает эффективную мозаику сетчатки довольно грубой.

Дневное, или колбочковое, зрение обладает более низкой абсолютной чувствительностью (яркость фона свыше  $10$  кд/м<sup>2</sup>), чем палочковое, в силу того, что колбочки по своей природе менее чувствительны и, кроме того, к одной ганглиозной клетке их сходится меньше, чем палочек. Однако уменьшение конвергенции приводит к повышению остроты зрения. Колбочковое зрение может быть цветным при наличии нескольких типов колбочек с разными зрительными пигментами, поглощающими в различных областях спектра. Палочки и колбочки в сетчатке позвоночных, у которых имеются и те и другие, распределены следующим образом: в центральной области — колбочки, на периферии — палочки. В сетчатке человека колбочки в центральной ямке достаточно тонкие несколько похожие на палочки, к периферии они становятся толще. На определенном расстоянии от центра среди крупных колбочек начинают встречаться тонкие палочки, плотность которых к периферии быстро возрастает, а среди них подобно башням стоят крупные одиночные колбочки (рис. 6).

Разная форма наружного и внутреннего сегмента не всегда позволяет отличить палочку от колбочки, и для этой цели было введено несколько новых критериев. Наиболее надежным из них является строение составляющих наружные сегменты мембранных дисков. В колбочке диски представляют собой складки наружной плазматической мембраны, и внутридисковые пространства сообщаются с внеклеточной средой. В палочках диски — это замкнутые со всех сторон плоские мембранные мешки, отделенные от плазматической мембраны и окруженные ею.

Очевидно, что зрение возникло в условиях хорошего освещения, а первый фоторецептор имел низкую чувствительность.

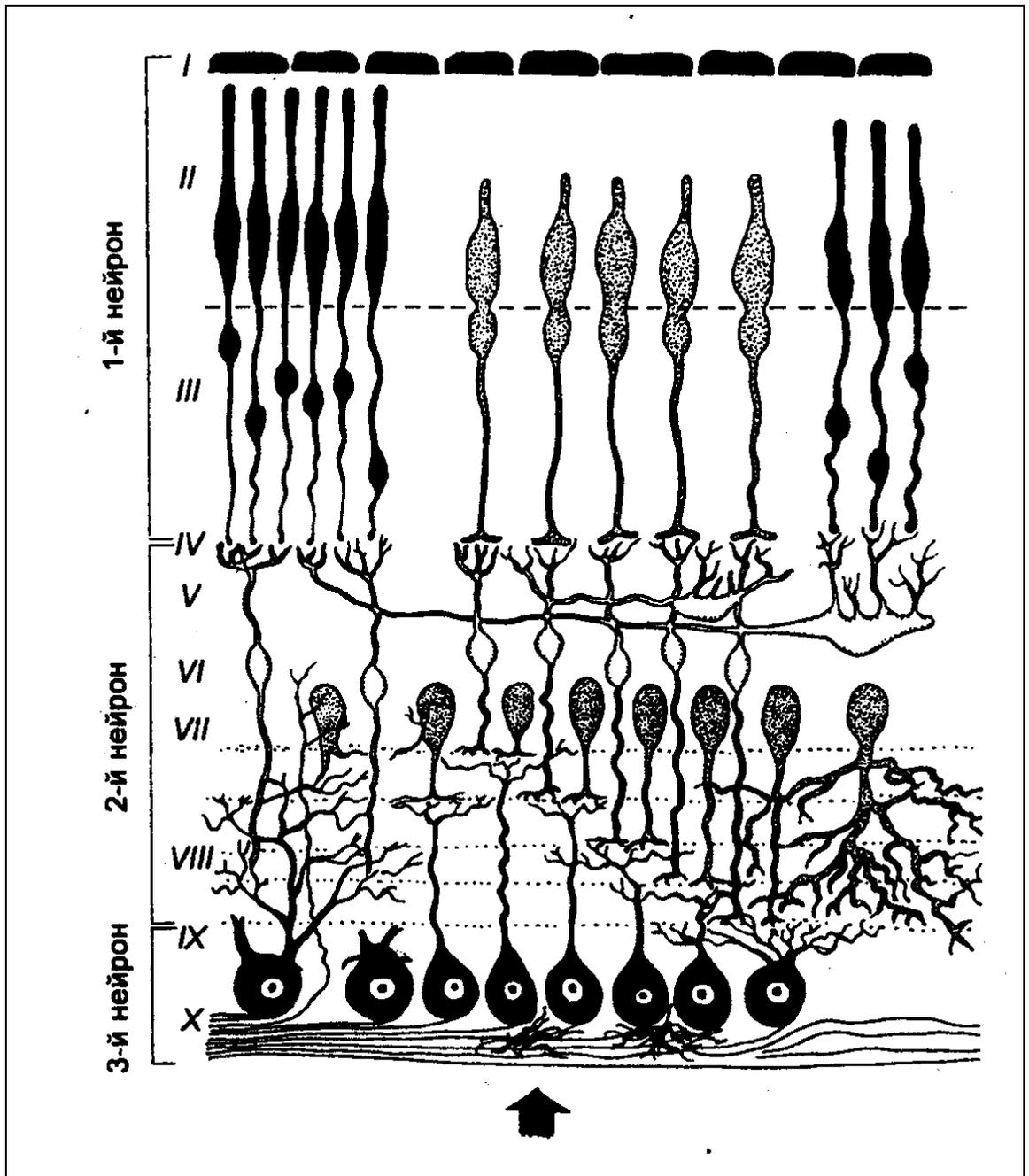


Рис. 6. Строение сетчатки позвоночных 1 — пигментный слой, II — палочки и колбочки, IV — наружный сетчатый слой, V — слой горизонтальных клеток, VI—VII — внутренний ядерный слой, VIII — внутренний сетчатый слой, IX — слой ганглиозных клеток, X — аксоны ганглиозных клеток; стрелкой обозначено воздействие светом.

Нервные сети сетчатки и типы синаптических контактов. Сетчатка позвоночных состоит из трех отчетливо разделяющихся клеточных слоев, характеризующихся скоплением клеточных ядер (рис. 6). Наружный клеточный слой, ближайший к пигментному эпителию, состоит из клеточных тел рецепторов — палочек и колбочек. Рецепторы образуют в сетчатке правильные мозаики, располагаясь в строго определенном порядке. Внутренний ядерный слой содержит клеточные тела вставочных нейронов трех типов:

биполярных клеток, оси которых вертикальны, а также горизонтальных и амакриновых клеток, которые расположены в сетчатке горизонтально. Слой ганглиозных клеток прилегает к стекловидному телу, аксоны этих клеток сходятся в области диска зрительного нерва, образуя зрительный нерв.

Между тремя слоями ядер располагаются две области синаптических контактов: в наружном синаптическом слое рецепторные клетки синаптически контактируют с биполярными и дендритами горизонтальных клеток, во внутреннем синаптическом слое биполярные клетки образуют связи с дендритами амакриновых и ганглиозных клеток.

Таким образом, наиболее коротким путем прохождения сигналов через сетчатку является рецептор → биполяр → ганглиозная клетка, которые образуют трехнейронную рецепторно—проводящую систему. Помимо этого в сетчатке существует интегративная система, включающая в себя горизонтальные и амакриновые клетки, которые связывают элементы сетчатки по горизонтали и осуществляют латеральные взаимодействия.

Большинство синапсов между рецепторами и вставочными нейронами сетчатки имеет характерное строение, выражающееся в наличии триад постсинаптических элементов. К расположенному центрально окончанию биполяра с боков примыкают два дендрита горизонтальных клеток, и эти три окончания входят в углубления в основании палочки или колбочки. Рецептор содержит синаптическую ленту, окруженную везикулами в центре триады, поэтому синапс получил название ленточного. В сетчатке встречаются и синапсы обычного типа без синаптических лент, связывающие лишь две клетки: рецепторы и биполяры, горизонтальные клетки и биполяры, две горизонтальные клетки.

Следовательно, уже на уровне рецепторов происходит латеральное торможение и сигнал колбочки перестает отражать число поглощенных фотонов, а несет информацию о цвете, распределении и интенсивности света, падающего на сетчатку в окрестностях рецептора.

Цветовое зрение. Восприятие цвета обусловлено работой двух механизмов. Первичным является фоторецепторный механизм, позволяющий оценить спектральные характеристики светового излучения. Ясно, что без существования цветоприемников, избирательно реагирующих на разные участки спектра, никакое различие по цвету невозможно. Вторичными являются нервные механизмы, которые используют информацию о цвете, поставляемую цветоприемниками, и определенным образом ее перекодируют.

#### **Контрольные вопросы**

1. Понятие о сенсорных системах.
2. Наружное ухо.
3. Среднее ухо.
4. Внутреннее ухо.
5. Хеморецепторные сенсорные системы.
6. Вкус.
7. Обоняние.
8. Зрительная сенсорная система.
9. Сетчатка.

### **Тема 3. Внутренняя среда организма**

#### **Задание**

1. Нарисовать схему – Внутренняя среда организма.
2. Нарисовать схему – Состав крови.
3. Нарисовать схему – Ионный состав жидкостей организма.
4. Составить таблицу компонентов плазмы крови.
5. По работам 1-4 дать пояснения в письменном виде, а также ответить на контрольные вопросы.

#### **Внутренняя среда организма**

В понятие внутренняя среда организма включена совокупность жидкостей — кровь, лимфа, тканевая (интерстициальная, внеклеточная), цереброспинальная, суставная, плевральная и другие жидкости, которые омывают клетки и околклеточные структуры тканей, принимая тем самым непосредственное участие в осуществлении обменных реакций организма.

Основой внутренней среды является кровь. Внутренняя среда характеризуется динамическим постоянством — гомеостазом, что имеет особое значение в жизнедеятельности ор-

ганизма. Поэтому кровь и межклеточная тканевая жидкость по составу и функциям представляют две самостоятельные системы. Кровь содержит специализированные клетки, белки, органические вещества, дыхательные пигменты, соли.

Тканевая жидкость играет роль посредника в обмене веществ между клетками тканей и циркулирующей кровью, в связи с чем состав ее непрерывно обновляется. Помимо двух названных систем позвоночным присущ еще третий тип жидкой внутренней среды — лимфы. Она циркулирует в специальной системе сосудов, в результате чего отделена от межклеточной тканевой жидкости эндотелиальной стенкой. Между всеми тремя жидкостями внутренней среды у позвоночных существует постоянный обмен, направленный на непрерывное поступление к клеткам необходимых веществ и удаление продуктов жизнедеятельности (рис. 1).

### **ПОНЯТИЕ О СИСТЕМЕ КРОВИ**

Под системой принято понимать упорядоченное и целостное множество взаимосвязанных элементов, объединенных выполнением общей цели. Главным свойством системы как единой совокупности взаимодействующих элементов является целостность, выражающаяся в не сводимости свойств системы к сумме свойств составляющих ее частей.

Было предложено объединить кровь, регулирующий ее нейрогуморальный аппарат и органы, в которых происходит образование клеток крови и их разрушение, — костный мозг, вилочковую железу, лимфатические узлы, селезенку и печень — ввиду тесной их связи под общим понятием система крови. Компоненты этой системы осуществляют непосредственный контакт с кровяным руслом. Такое взаимоотношение обеспечивает не только транспорт клеток, но и поступление различных гуморальных факторов из крови в кроветворные органы.

Главным местом образования клеток крови у высших позвоночных является красный костный мозг позвоночника и плоских костей. Здесь находится основная масса кроветворных элементов. В нем же осуществляются и разрушение эритроцитов, утилизация железа, синтез гемоглобина, накопление резервных липидов. С костным мозгом связано происхождение популяции В – лимфоцитов, осуществляющих гуморальные реакции иммунитета, т. е. выработку антител.

Центральным органом иммуногенеза является вилочковая железа. В ней происходит дифференцировка Т—лимфоцитов, которые участвуют в клеточных реакциях иммунитета, направленных на отторжение ткани.

Кроме вилочковой железы ответственными за выработку иммунитета являются селезенка и лимфатические узлы. Селезенка участвует в лимфоцитопозезе, синтезе иммуноглобулинов, разрушении эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, в депонировании крови. Лимфатические узлы продуцируют и депонируют лимфоциты.

В регуляции деятельности системы крови важную роль играют гуморальные факторы — эритропоэтины, лейкопоэтины, тромбоцитопоэтины. Кроме них действуют и другие гуморальные агенты, например андрогены. Медиаторы (ацетилхолин, адреналин) влияют на систему крови, не только вызывая перераспределение форменных элементов, но и путем прямого влияния на холино— и адренорецепторы клеток. Существенное влияние оказывает нервная система в регуляции деятельности системы крови.

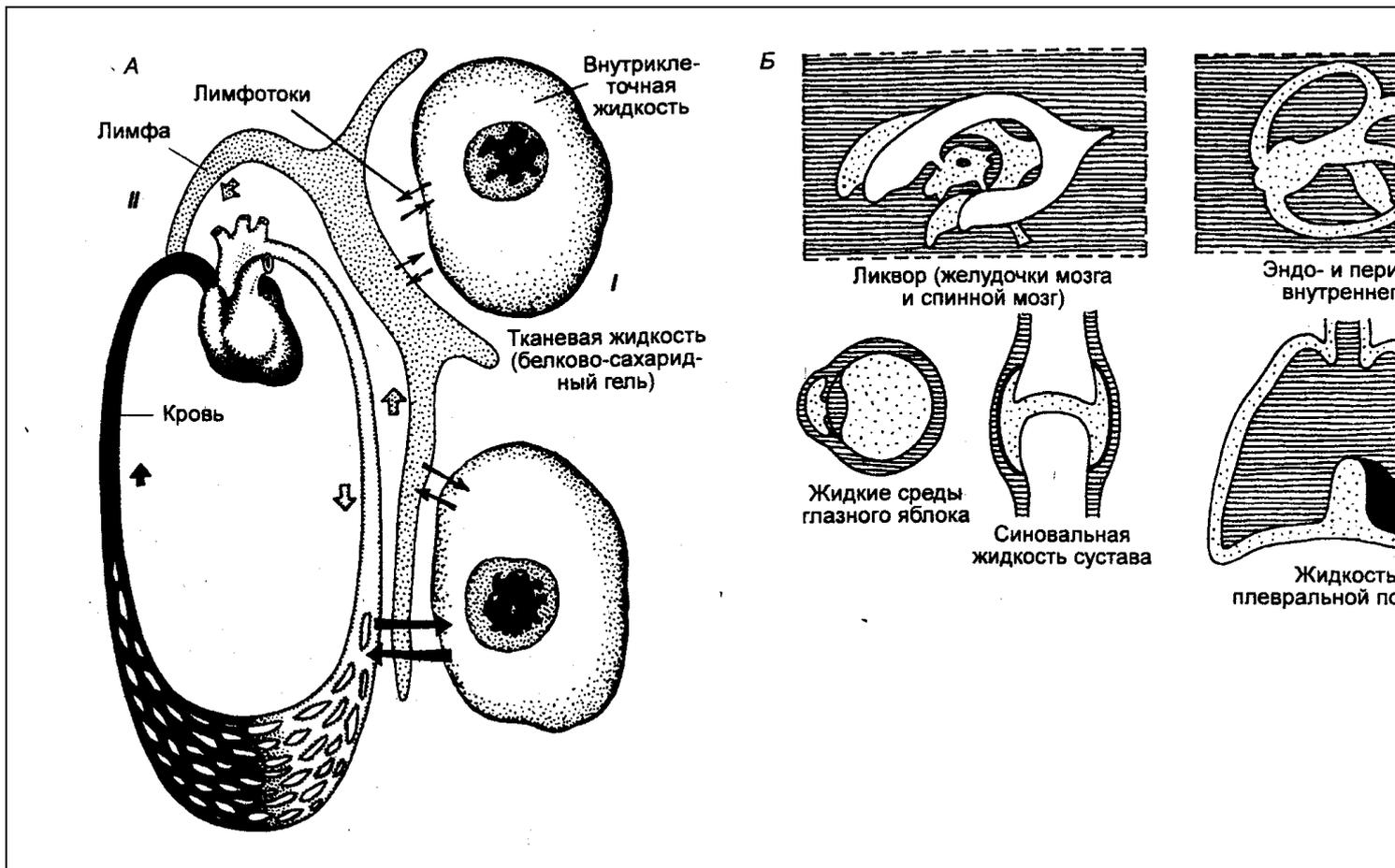


Рис. 1. Классификация жидких сред

А — общие среды; Б — некоторые специализированные среды; I — внесосудистые (внутриклеточная и межтканевая жидкость),

// — внутрисосудистые (кровь и лимфа).

Кровь — основная транспортная система организма. Она представляет собой ткань, состоящую из жидкой части — плазмы — и взвешенных в ней клеток (форменных элементов) (рис. 2). Ее главной функцией является перенос различных веществ, посредством которых осуществляется защита от воздействий внешней среды или регуляция деятельности отдельных органов и систем. В зависимости от характера переносимых веществ и их природы кровь выполняет следующие функции: 1) дыхательную, 2) питательную, 3) экскреторную, 4) гомеостатическую, 5) регуляторную, 6) креаторных связей, 7) терморегуляционную, 8) защитную.

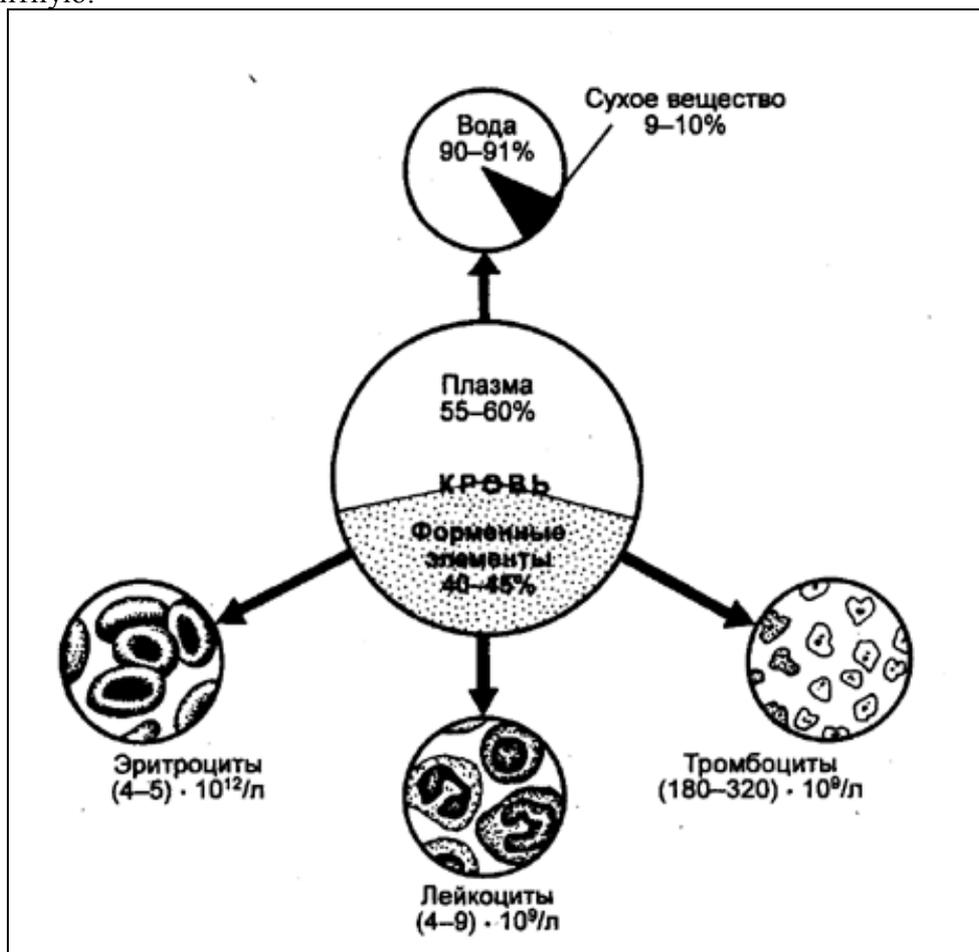


Рис. 2 Состав крови.

**Дыхательная функция.** Эта функция крови представляет собой процесс переноса кислорода из органов дыхания к тканям и углекислого газа в обратном направлении. В легких и тканях обмен газов основан на разности парциальных давлений (или напряжений), в результате чего происходит их диффузия. Кислород и углекислый газ содержатся в основном в связанном состоянии и лишь в небольших количествах — в виде растворенного газа. Кислород обратимо связывается с дыхательным пигментом — гемоглобином, углекислый газ — с основаниями, водой и белками крови. Азот находится в крови только в растворенном виде. Его содержание невелико и составляет около 1,2% по объему,

Транспорт  $O_2$  обеспечивается гемоглобином, который легко вступает с ним в соединение. Соединение это непрочное, и гемоглобин легко отдает кислород. У человека при парциальном давлении в легких около 100 мм рт. ст. (13,3 кПа) гемоглобин на 96—97% превращается в оксигемоглобин ( $HbO_2$ ). При значительно более низких парциальных давлениях  $O_2$  в тканях оксигемоглобин отдает кислород и превращается в восстановленный гемоглобин, или дезоксигемоглобин (Hb).

Способность гемоглобина связывать и отдавать  $O_2$  принято выражать кислородно—диссоциационной кривой. Чем больше изогнута кривая, тем больше разница между содержа-

нием  $O_2$  в артериальной и венозной крови, а следовательно больше  $O_2$  отдано тканям. Возможность крови как переносчика  $O_2$  характеризуется величиной ее кислородной емкости. Кислородной емкостью обозначают количество  $O_2$ , которое может быть связано кровью до полного насыщения гемоглобина. Она составляет около 20 мл  $O_2$ , на 100 мл крови. Способность гемоглобина связывать  $O_2$  понижает постоянно образующийся в организме  $CO_2$ , в результате чего его накопление в тканях способствует отдаче гемоглобином кислорода.

Реагируя с водой,  $CO_2$  образует слабую и неустойчивую двуосновную угольную кислоту. Она необходима для поддержания кислотно—щелочного равновесия, участвует в синтезе жиров, неогликогенезе. Вступая в соединения с основаниями, угольная кислота образует гидрокарбонаты.

Углекислый газ вместе с гидрокарбонатом натрия образует важную буферную систему. В транспорте кровью  $CO_2$  существенную роль играет гемоглобин. Содержание  $CO_2$  в крови значительно выше, чем  $O_2$ , перепады его концентраций между артериальной и венозной кровью соответственно меньше. В венозной крови  $CO_2$  диффундирует в эритроциты, в артериальной, напротив, выходит из них. При этом свойства гемоглобина как кислоты изменяются. В капиллярах ткани оксигемоглобин отдает  $O_2$ , в результате чего ослабевают его кислотные свойства. В этот момент угольная кислота отнимает у гемоглобина связанные с ним основания и образует гидрокарбонат. В капиллярах легких гемоглобин снова превращается в оксигемоглобин и вытесняет углекислоту из бикарбоната. Хорошая растворимость бикарбоната в воде и большая способность углекислоты к диффузии облегчают ее поступление из тканей в кровь и из крови в альвеолярный воздух.

**Питательная функция.** Питательная функция крови заключается в том, что кровь переносит питательные вещества от пищеварительного тракта к клеткам организма. Глюкоза, фруктоза, низкомолекулярные пептиды, аминокислоты, соли, витамины, вода всасываются в кровь непосредственно в капиллярах ворсинок кишки. Жир и продукты его расщепления всасываются в кровь и лимфу. Все попавшие в кровь вещества по воротной вене поступают в печень и лишь затем разносятся по всему организму. В печени избыток глюкозы задерживается и превращается в гликоген, остальная ее часть доставляется к тканям. Разносимые по всему организму аминокислоты используются как пластический материал для белков тканей и энергетических потребностей. Жиры, всосавшиеся частично в лимфу, попадают из нее в кровяное русло и, переработанные в печени до липопротеинов низкой плотности, вновь попадают в кровь. Избыток жира откладывается в подкожной клетчатке, сальнике и других местах. Отсюда он может вновь поступать в кровь и переноситься ею к месту использования.

**Экскреторная функция.** Экскреторная функция крови проявляется в удалении ненужных и даже вредных для организма конечных продуктов метаболизма, избытка воды, минеральных и органических веществ, поступивших с пищей. К их числу относится один из продуктов дезаминирования аминокислот — аммиак. Он токсичен для организма, и в крови его содержится немного.

Большая часть аммиака обезвреживается, превращаясь в конечный продукт азотистого обмена — мочевины. Образующаяся при распаде пуриновых оснований мочевиная кислота также переносится кровью к почкам, а появляющиеся в результате распада гемоглобина желчные пигменты — к печени. Они выделяются с желчью. В крови имеются и ядовитые для организма вещества (производные фенола, индол и др.). Некоторые из них являются продуктами жизнедеятельности гнилостных микробов толстой кишки.

**Гомеостатическая функция.** Кровь участвует в поддержании постоянства внутренней среды организма (например, постоянства pH, водного баланса, уровня глюкозы в крови).  
**Регуляторная функция крови.** Некоторые ткани в процессе жизнедеятельности выделяют в кровь химические вещества, обладающие большой биологической активностью. Находясь постоянно в состоянии движения в системе замкнутых сосудов, кровь тем самым осуществляет связь между различными органами. В результате организм функционирует как единая система, обеспечивающая приспособление к постоянно меняющимся условиям среды.

Таким образом, кровь объединяет организм, обуславливая его гуморальное единство и адаптивные реакции.

**Функция креаторных связей.** Она состоит в переносе плазмой и форменными элементами макромолекул, осуществляющих в организме информационные связи. Благодаря этому регулируются внутриклеточные процессы синтеза белка, клеточные дифференцировки, поддержание постоянства структуры тканей.

**Терморегуляционная функция крови.** В результате непрерывного движения и большой теплоемкости кровь способствует перераспределению тепла по организму и поддержанию температуры тела. Циркулирующая кровь объединяет органы, в которых вырабатывается тепло, с органами, отдающими тепло. Например, во время интенсивной мышечной деятельности в мышцах возрастает образование тепла, но тепло в них не задерживается. Оно поглощается кровью и разносится по всему телу, вызывая возбуждение гипоталамических центров терморегуляции. Это приводит к соответствующему изменению продукции и отдачи тепла. В результате температура тела поддерживается на постоянном уровне.

**Защитная функция.** Ее выполняют различные составные части крови, обеспечивающие гуморальный иммунитет (выработку антител) и клеточный иммунитет (фагоцитоз). К защитным функциям относится также свертывание крови. При любом, даже незначительном, ранении возникает тромб, закупоривающий сосуд и прекращающий кровотечение. Тромб образуется из белков плазмы крови под влиянием веществ, содержащихся в тромбоцитах.

#### **Объем и состав крови**

Кровь у высших животных и человека состоит из жидкой части плазмы — и взвешенных в ней форменных элементов. Между плазмой и форменными элементами существуют определенные соотношения — гематокритное число (гематокрит), согласно которому объем клеток составляет у человека 40—45% объема крови, остальной объем (55—60%) приходится на плазму. Показатель дает представление об общем объеме эритроцитов, характеризует степень гемоконцентрации или гидремии (повышенное содержание воды в крови). Различают красные кровяные тельца — эритроциты, белые кровяные тельца — лейкоциты и кровяные пластинки — тромбоциты. В норме в 1 мкл крови человека содержится примерно 4—5 млн. эритроцитов, 4—9 тыс. лейкоцитов и 180—320 тыс. тромбоцитов.

Общее количество крови зависит от пола, интенсивности обмена веществ. Чем выше обмен, тем выше потребность в кислороде, тем больше крови. У человека количество крови составляет приблизительно 6—8% массы тела (4—6 л). Количество крови в организме — величина довольно постоянная и тщательно регулируемая. Имеющаяся в организме кровь в обычных условиях циркулирует по сосудам не вся. Часть ее находится в так называемых депо: в печени — до 20%, селезенке — до 16%, в коже — примерно 10% от общего количества крови.

#### **Физико—химические свойства крови**

Кровь представляет собой коллоидно—полимерный раствор, растворителем в котором является вода, растворимыми веществами — соли и низкомолекулярные органические соединения, коллоидным компонентом — белки и их комплексы.

**Плотность.** Плотность крови колеблется в узких пределах и зависит в основном от содержания в ней форменных элементов, белков и липидов. Плотность крови у человека 1,060—1,064 г/мл. Плотность лейкоцитов и кровяных пластинок ниже, чем эритроцитов. При отстаивании в пробирке или центрифугировании не свернувшейся крови сверху располагается слой желтоватой жидкости, представляющий собой плазму, под ним находится тонкий беловатый пояс - лейкоциты и кровяные пластинки, наконец, внизу толстый слой (40—45% объема) — эритроциты. Вязкость — еще один физический показатель крови. Она в 3—6 раз больше вязкости воды и находится в прямой зависимости от содержания в крови эритроцитов и белков. Вязкость возрастает при сгущении крови, наблюдаемом, например, при обильном потении.

**Осмотическое давление.** Клетки крови, а также клетки органов и тканей имеют полупроницаемые мембраны, способные пропускать воду и не пропускать различные растворен-

ные в ней соединения. Таких соединений в плазме крови много. Это прежде всего соли, находящиеся в диссоциированном состоянии. Концентрация солей в крови у млекопитающих составляет около 0,9%. От их содержания главным образом и зависит осмотическое давление крови. Осмотическое давление — сила движения растворителя через полупроницаемую мембрану из менее концентрированного раствора в более концентрированный.

Осмотическое давление играет значительную роль в поддержании концентрации различных веществ, растворенных в жидкостях организма, на физиологически необходимом уровне. Следовательно, осмотическое давление определяет соотношение воды между тканями и клетками. Растворы с осмотическим давлением, более высоким, чем осмотическое давление содержимого клеток (гипертонические растворы), вызывают сморщивание клеток вследствие перехода воды из клетки в раствор. Напротив, растворы с более низким, чем в клетках осмотическим давлением (гипотонические растворы) вызывают увеличение объема клеток в результате перехода воды из раствора в клетку. Растворы с осмотическим давлением, которое равно осмотическому давлению содержимого клеток (изотонические растворы), не вызывают изменения объема клеток. Все это свидетельствует о том, что даже незначительные изменения состава плазмы крови могут оказаться губительными для многих клеток организма и прежде всего самой крови.

Осмотическое давление крови млекопитающих всегда находится на относительно постоянном оптимальном для обмена веществ уровне и составляет 7,3 атм (5600 мм рт. ст., или 745 кПа, что соответствует температуре замерзания — 0,54 °С). Для его поддержания существует совокупность специальных осморегуляторных механизмов, но прежде всего способностью к нормализации осмотического давления обладает сама кровь. Она может выполнять роль осмотического буфера при различных сдвигах либо в сторону осмотической гипертонии, либо гипотонии. Эта функция связана с перераспределением ионов между плазмой и эритроцитами, а также со способностью белков плазмы крови связывать и отдавать ионы.

Помимо этого, в стенках кровеносных сосудов, тканях, гипоталамусе находятся специальные осморорецепторы, реагирующие на изменение осмотического давления. Их раздражение сопровождается рефлекторным изменением деятельности выделительных органов, приводящих к удалению избытка воды или поступивших в кровь солей. Такими органами являются почки и потовые железы.

**Онкотическое давление.** Помимо солей в плазме крови содержится много белков (7 – 8%). Белки также создают осмотическое давление, которое принято называть онкотическим. Это давление гораздо меньше создаваемого солями осмотического и составляет в среднем 30 мм рт. ст. Разница в величине давлений объясняется тем, что хотя белки и имеют огромную молекулярную массу, но они менее подвижны, чем ионы. Главным же условием создания осмотического давления является не масса, а число ионов и их подвижность. Этим условиям в большей степени отвечают растворенные в плазме соли.

Онкотическое давление является фактором, способствующим переходу воды из тканей в кровяное русло. Онкотическому давлению противодействует давление, под которым находится кровь в капиллярах, т. е. гидростатическое давление крови. В артериальной части капилляров оно достигает 35 мм рт. ст. и, следовательно, превышает величину онкотического давления плазмы. Поэтому здесь жидкость переходит из крови в окружающую капилляры ткань. Наоборот, у венозного конца капилляра гидростатическое давление крови уже меньше онкотического и вода из тканей переходит обратно в кровь. Благодаря такому механизму, основанному на разности между онкотическим и гидростатическим давлениями, кровь находится в непрерывном обмене с тканевой жидкостью.

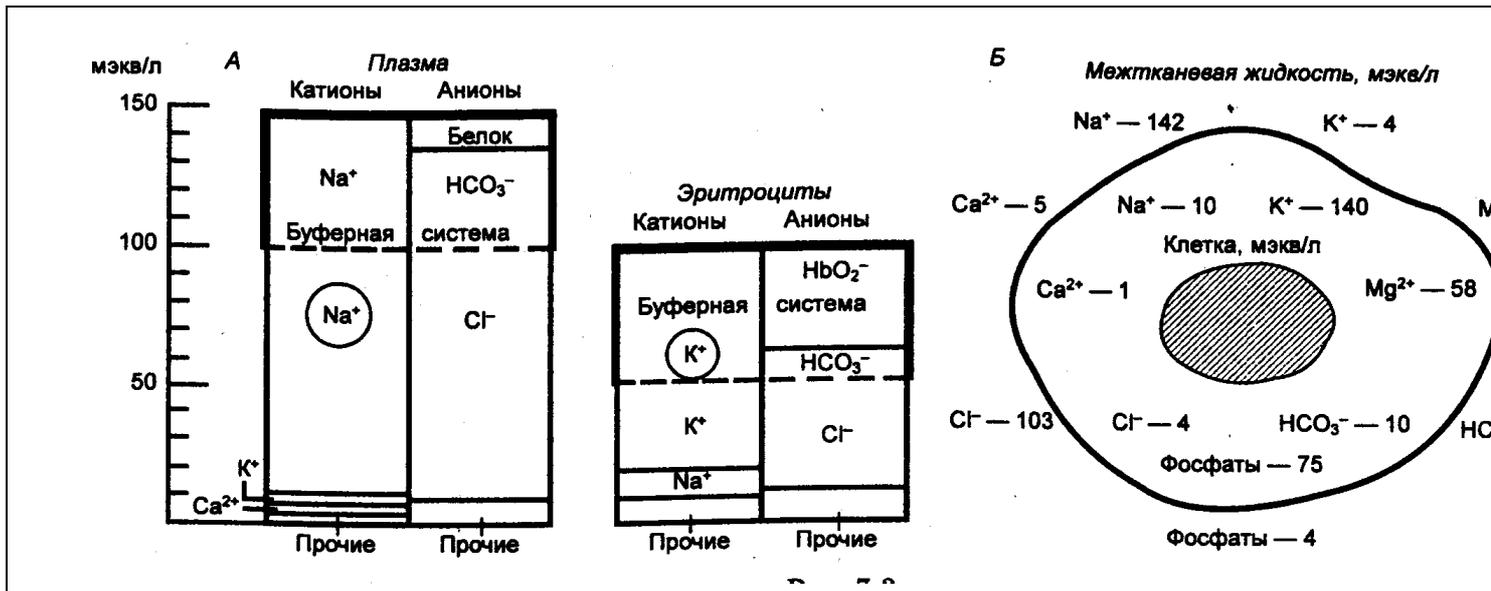


Рис. 3. Ионный состав крови (А), межтканевой и внутриклеточной жидкостей (Б)

**Реакция крови. Буферные функции.** Важнейшим показателем постоянства внутренней среды организма является ее активная реакция, определяемая концентрацией водородных (H<sup>+</sup>) и гидроксильных (OH<sup>-</sup>) ионов. Для оценки активной реакции крови применяют во-

дородный показатель — рН (от фр. *pouvoir hydrogene* — сила водорода), являющийся отрицательным десятичным логарифмом концентрации водородных ионов. Активная реакция имеет исключительное значение, поскольку абсолютное большинство обменных реакций может нормально протекать только при определенных величинах рН.

Кровь человека имеет слабощелочную реакцию: рН артериальной крови составляет 7,35—7,47, венозной — на 0,02 единицы ниже. Содержимое эритроцитов обычно на 0,1—0,2 единицы рН более кислое, чем плазма.

Несмотря на непрерывное поступление в кровь кислых и щелочных продуктов обмена, рН крови сохраняется на относительно постоянном уровне. Поддержание этого постоянства обеспечивается многочисленными физико—химическими биохимическими и физиологическими механизмами. В крови существует довольно постоянное отношение между кислыми и щелочными компонентами, его принято обозначать термином кислотно—щелочное равновесие.

Известны три главных пути поддержания рН на постоянном уровне: 1 — буферные системы жидкой внутренней среды организма и тканей; 2 — выделение  $\text{CO}_2$  легкими; 2 — выделение кислых или удержание щелочных продуктов почками. В крови существуют следующие буферные системы: гемоглобиновая, карбонатная, фосфатная, белков плазмы крови.

Гемоглобиновая буферная система составляет примерно 75% всех буферов крови. Гемоглобин в восстановленном состоянии является очень слабой кислотой, в окисленном — его кислотные свойства усиливаются. Карбонатная буферная система (рис. 7.3) состоит из угольной кислоты ( $\text{H}_2\text{CO}_3$ ), гидрокарбонатов натрия и калия ( $\text{NaHCO}_3$ ,  $\text{KHCO}_3$ ). При поступлении в плазму крови более сильной кислоты, чем угольная, анионы сильной кислоты взаимодействуют с катионами натрия и образуют нейтральную соль. В то же время ионы водорода соединяются с анионами  $\text{HCO}_3^-$ . При этом возникает малодиссоциированная угольная кислота. В легких под действием содержащегося в эритроцитах фермента карбоангидразы угольная кислота распадается на  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ . Углекислый газ выделяется легкими, и изменения реакции крови не происходит.

При поступлении в кровь оснований они вступают в соединение с угольной кислотой. В результате образуются гидрокарбонаты и вода. Реакция снова остается постоянной. Роль этой системы в организме значительна, так как с ее помощью осуществляется выделение с выдыхаемым воздухом  $\text{CO}_2$  и почти мгновенная нормализация реакции крови.

Фосфатная буферная система складывается из смеси однозамещенного и двузамещенного фосфорнокислого натрия ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  и  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ ). Первый слабо диссоциирует и обладает свойствами слабой кислоты, второй имеет свойства слабой щелочи. Поступившие в кровь кислоты и щелочи взаимодействуют с одним из компонентов системы, в результате рН крови сохраняется.

Белки плазмы крови осуществляют роль нейтрализации кислот и щелочей вследствие присущих им амфотерных свойств: с кислотами они вступают в реакцию как основания, с основаниями — как кислоты. В результате рН крови поддерживается на постоянном уровне.

Обычно в организме кислых продуктов образуется больше, чем щелочных. Существующая в результате этого опасность закисления крови предотвращается тем, что запасы щелочных веществ в крови, представленные в основном щелочными солями слабых кислот, во много раз превышают таковые кислых. В силу способности этих соединений нейтрализовать кислоты их рассматривают как щелочной резерв крови. Резервную щелочность измеряют количеством ( $\text{CO}_2$  (мл), которое может быть связано 100 мл крови при напряжении  $\text{CO}_2$  в плазме, равном 40 мм рт. ст.

Хорошая защищенность крови буферными системами все же не всегда может противодействовать изменению кислотно — щелочного равновесия. Если возникает сдвиг активной реакции в кислую сторону, то это состояние называют ацидозом, в щелочную — алкалозом. Различают их компенсированную и некомпенсированную формы. Как показывают результаты экспериментов на теплокровных животных и клинические наблюдения, крайние совместимые с жизнью пределы изменений рН крови составляют 7,0—7,8.

Помимо крови буферные системы существуют и в тканях. Это в основном белковые и фосфатные комплексы. У разных видов животных мощность буферных систем крови и ткани не одинакова. Она особенно значительна у животных, биологически приспособленных к интенсивной мышечной работе.

### ПЛАЗМА КРОВИ

Плазма — жидкая часть крови, остающаяся после удаления форменных элементов и состоящая из растворенных в воде солей, белков, углеводов, биологически активных соединений (табл.1), а также  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ . В плазме содержится около 90% воды, 7—8% белка, 1,1% других органических веществ и 0,9% неорганических компонентов. Осмотическое давление плазмы и сыворотки (плазма без фибриногена) крови составляет 7,6 атм, pH плазмы артериальной крови в среднем 7,4.

Таблица 1

#### Компоненты плазмы крови и их функции

<b>Компоненты, присутствующие в постоянной концентрации</b>						
Вода						
Основной компонент плазмы. Служит источником воды для клеток. Разносит по телу множество растворенных в ней веществ. Способствует поддержанию кровяного давления и объема крови						
Белки плазмы						
Белковая фракция		Средняя кон- центрация		Мол.мас- са, кДа	Изоэлек- трическая точка	Физиологическое значе- ние
	иммуноэлектрофоретиче- ская	г/л	мкмоль/л			
Альбумин	Преальбумин	0,3	4,9	61	4,7	Связывание тироксина; онкотическое давление; транспортная функция; белковый резерв
	Альбумин	40,0	579,0	69	4,9	
$\alpha 1$ -глобули- ны	Кислый $\alpha 1$ -гликопроте- ин	0,8	18,2	44	2,7	Продукт распада тканей
	$\alpha 1$ -Липопротеид («липо- протеиды высокой плотности»)	3,5	17,5	2000	5,1	Транспорт липидов (в частности, фосфолипидов)
$\alpha 2$ - Глобули- ны	Церулоплазмин	0,3	1,9	160	4,4	Обладает оксидазной ак- тивностью, связывает медь
	$\alpha 2$ -Макроглобулин	2,5	3,1	820	5,4	Ингибирует плазмин и протеиназы
	$\alpha 2$ -Гаптоглобулин	1,0	11,8	8,5	4,1	Связывает гемоглобин и препятствует его выделе- нию с мочой
В-Глобулины	Трансферрин	3,0	33,3	90	5,8	Транспорт железа
	В-Липопротеид («липо- протеиды низкой плот- ности»)	5,5	0,3—1,8	3000— 20 000	—	Транспорт липидов (в частности, холестерина)
	Фибриноген	3,0	8,8	340	5,8	Свертывание крови
Г-Глобулины	IgG	12,0	76,9	156	5,8	Иммуноглобулины: анти- тела против бак- териальных антигенов и чужеродных белков
	IgA	2,4	16,0	150	7,3	
	IgM	1,25	1,3	960		Изогемагтлутинины
	IgE	0,0003	0,002	190		Антитела (реагины)
Минеральные ионы						
$\text{Na}^+$ , $\text{K}^+$ , $\text{Ca}^{2+}$ , $\text{Mg}^{2+}$		Совместно участвуют в регуляции осмотического давления и pH кро- ви				

$H_2PO_4^-$ , $PO_4^{3-}$ , $Cl^-$ , $HCO_3^-$ , $SO_4^{2-}$	Оказывают ряд других воздействий на клетки организма; например, $Ca^{2+}$ может участвовать в свертывании крови, а также в регуляции мышечного сокращения и чувствительности нервных клеток, влияет на коллоидное состояние клеточного содержимого
Компоненты, концентрации которых изменяются	
Растворимые продукты пищеварения. Растворимые продукты, подлежащие экскреции: витамины, гормоны	Постоянно транспортируются в клетки и выделяются из них

Плазма циркулирующей крови обеспечивает постоянство объема внутрисосудистой жидкости и кислотно—щелочного равновесия. Она также переносит биологически активные вещества и продукты метаболизма. Через большую поверхность стенок капилляров плазма обменивается веществами с межклеточной жидкостью (рис. 4). Обмен ионами, водой, небольшими молекулами происходит быстро, поэтому состав интерстициальной жидкости колеблется незначительно и существенно не отличается от состава плазмы. Различия касаются лишь белков, крупные молекулы которых не могут проходить через стенку капилляров.

Для сохранения функций ткани и клеток кроме объема жидких сред необходимо наличие определенных соотношений присутствующих ионов. Эти соотношения широко применяют для приготовления физиологических растворов, соответствующих по составу и содержанию солей плазме крови (табл. 2).

Таблица 2

*Состав наиболее распространенных физиологических растворов, г/л*

Физиологические растворы	NaCl	KCl	CaCl <sub>2</sub>	NaHCO <sub>3</sub>	MgCl <sub>2</sub>	NaHPO <sub>4</sub>	Глюкоза
Раствор Рингера для холоднокровных	6,5	0,14	0,1—0,12	0,2	—	—	—
Раствор Рингера – Локка для теплокровных	9,0	0,42	0,24	0,15	—	—	—
Раствор Тиреде для теплокровных	8,0	0,2	0,2	1,1	0,1	0,05	1,0

### **Белки плазмы крови и их функциональное значение**

Белковую фракцию плазмы составляет несколько десятков различных белков. Большая величина молекул дает основание относить их к коллоидам. Присутствие коллоидов в плазме обуславливает ее вязкость.

Белки плазмы различают по строению и функциональным свойствам. Их количественное и качественное определение производят специальными методами электрофореза, основанного на различной подвижности белков в электрическом поле, ультрацентрифугирования, иммуноэлектрофореза, при котором в электрическом поле передвигаются целые комплексы связанных со специфическими антителами молекул. В плазме крови человека содержится примерно 200—300 г белка. Белки плазмы делят на две основные группы: альбумины и глобулины. В глобулиновую фракцию входит фибриноген.

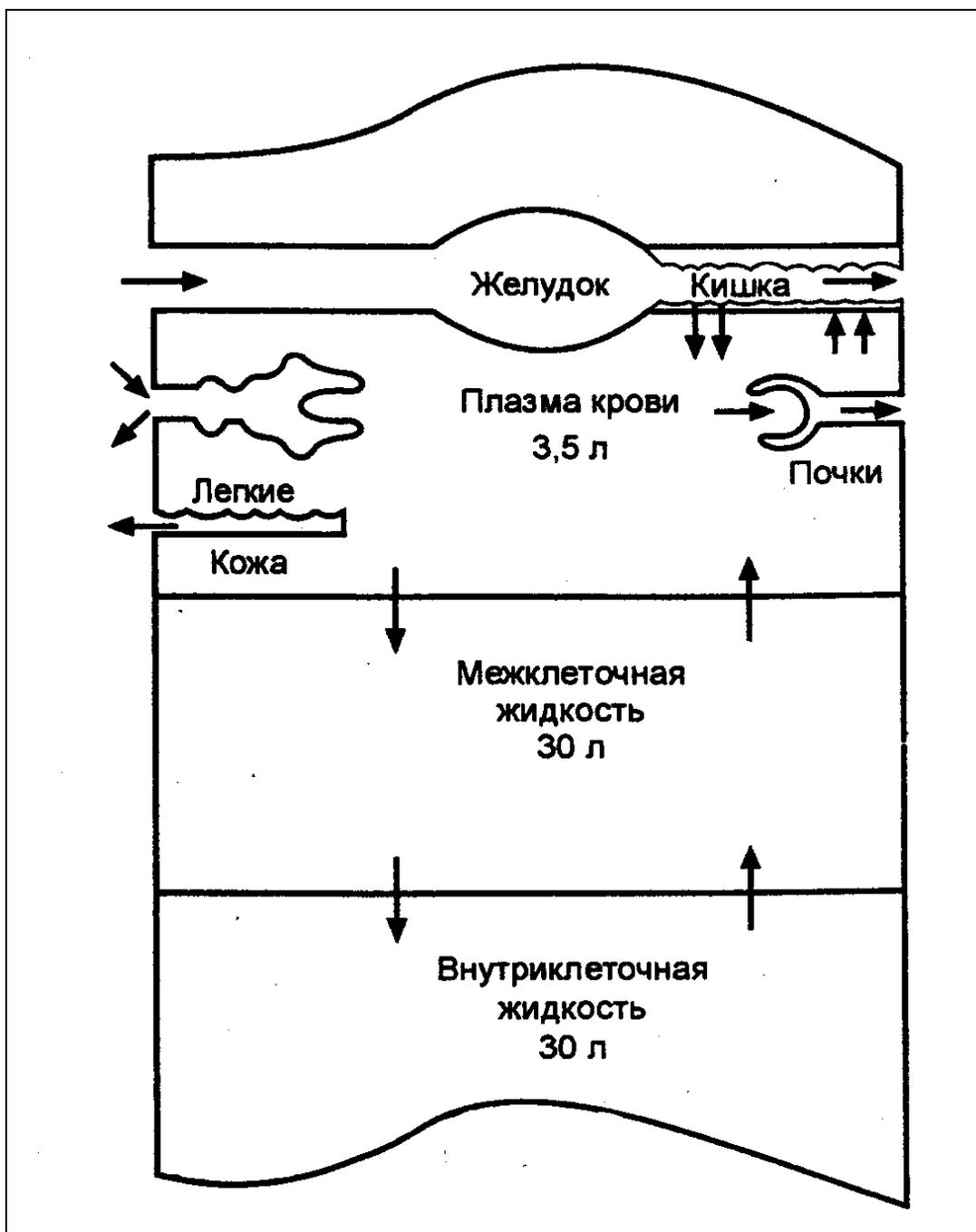


Рис. 4 Жидкостные пространства организма, представлены округленные значения для человека массой 70 кг.

**Альбумины.** Альбумины составляют около 60% белков плазмы. Их высокая концентрация, большая подвижность при относительно небольших размерах молекулы, определяют онкотическое давление плазмы. Большая общая поверхность мелких молекул альбумина играет существенную роль в транспорте кровью различных веществ, таких как билирубин, соли тяжелых металлов жирные кислоты, фармакологические препараты (сульфаниламиды, антибиотики и др.). Известно, что, например, одна молекула альбумина может одновременно связать 25—50 молекул билирубина.

**Глобулины.** Эту группу белков электрофоретически, по показателям подвижности, разделяют на несколько фракций:  $\alpha_1$ —,  $\alpha_2$ —,  $\beta_3$ — и  $\gamma$ —глобулины. С помощью иммуноэлектрофореза эти фракции подразделяют на мелкие субфракции более однородных белков. Так, во фракции  $\alpha_1$ —глобулинов имеются белки, простетической группой которых являются углеводы. Эти белки называются гликопротеинами. В составе гликопротеинов циркулирует около 60% всей глюкозы плазмы. Еще одна группа — мукопротеины — содержит мукополисахариды, фракцию  $\alpha_2$  составляет медьсодержащий белок церулоплазмин, в котором на каж-

дую белковую молекулу приходится восемь атомов меди. Таким образом связывается около 90% всей содержащейся в плазме меди. В плазме имеются еще тироксинсвязывающий и другие белки.

$\beta$  – глобулины. участвуют в транспорте фосфолипидов, холестерина, стероидных гормонов, металлических катионов. Они удерживают в растворе около 75% всех липидов плазмы. Металлсодержащий белок трансферрин осуществляет перенос железа кровью. Каждая молекула трансферрина несет два атома железа.

$\gamma$  – глобулины характеризуются самой низкой электрофоретической подвижностью. В эту фракцию белков входят различные антитела, защищающие организм от вторжения вирусов и бактерий. Количество этой фракции возрастает при иммунизации животных.

К  $\gamma$ -глобулинам относятся также агглютинины крови. Фибриноген занимает промежуточное положение между фракциями  $\beta$ - и  $\gamma$ -глобулинов. Этот белок образуется в клетках печени и ретикулоэндотелиальной системы; обладает свойством становиться нерастворимым в определенных условиях (под воздействием тромбина), принимать при этом волокнистую структуру, переходя в фибрин. Содержание фибриногена в плазме крови составляет всего 0,3%, но именно его переходом в фибрин обуславливается свертывание крови и превращение ее в течение нескольких минут в плотный сгусток. Сыворотка крови по своему составу отличается от плазмы только отсутствием фибриногена.

Альбумины и фибриноген образуются в печени, глобулины в печени красном костном мозгу, селезенке, лимфатических узлах. При нормальном питании в организме человека за 1 сут вырабатывается около 17 г альбумина и 5 г глобулина. Период полураспада альбумина составляет 10—15 сут, глобулина — 5 сут.

Белки плазмы вместе с электролитами являются ее функциональными элементами. С их помощью в значительной степени осуществляется транспорт веществ из крови к тканям. К числу транспортируемых компонентов относятся питательные вещества, витамины, микроэлементы, гормоны, ферменты а также конечные продукты обмена веществ.

Из питательных веществ самую большую часть составляют липиды. Их концентрация колеблется в широком диапазоне, но максимальное содержание отмечается после приема жирной пищи. На относительно постоянном уровне удерживаются переносимая плазмой глюкоза (44,4—66,6 ммоль/л) и аминокислотные остатки (4 мг%). Витамины могут переноситься либо в связанном белками, либо в свободном виде. Их уровень в плазме также подвержен колебаниям и зависит не только от их содержания в продуктах питания и синтеза кишечной флорой, но и от наличия особого фактора, облегчающего их всасывание в кишке.

Микроэлементы циркулируют в плазме в виде металлсодержащих белков (Со и др.) или белковых комплексов (Fe). Из конечных продуктов обмена наибольшей концентрации, особенно при тяжелой мышечной работе и недостатке кислорода, достигает молочная кислота. Не использованные организмом и подлежащие удалению конечные продукты обмена веществ (мочевина, мочевая кислота, билирубин, аммиак) доставляются плазмой к почкам, где и удаляются с мочой.

Белки плазмы в силу способности связывать большое число циркулирующих в плазме низкомолекулярных соединений участвуют, кроме того, в поддержании постоянства осмотического давления. Им принадлежит ведущая роль в таких процессах, как образование тканевой жидкости, лимфы, мочи, всасывание воды.

### **ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ**

У позвоночных животных к форменным элементам крови относятся эритроциты, лейкоциты и тромбоциты (рис. 5). Объем их у человека составляет 40—45% общего объема крови. У большинства беспозвоночных животных нет эритроцитов. Лейкоциты распространены у всех многоклеточных, включая и кишечнополостных, не имеющих еще крови в привычном понимании этого слова. Лейкоциты являются единственными клетками в гемолимфе большинства беспозвоночных.

**Эритроциты** составляют основную массу крови. Они и определяют ее красный цвет. В процессе филогенеза эритроциты возникли как специализированные клетки, осуществляю-

щие перенос  $O_2$  и  $CO_2$ . Этот перенос происходит благодаря наличию в эритроцитах дыхательных пигментов. Эритроциты (рис. 6) имеют форму двояковогнутых дисков диаметром 7,2—7,5 мкм. Цитоплазма их гомогенна. Такая форма не только увеличивает поверхность клетки, но и способствует более быстрой и равномерной диффузии газов через клеточную мембрану. Эритроциты отличаются большой эластичностью. Они легко проходят по капиллярам, имеющим вдвое меньший диаметр, чем сама клетка. Общая площадь поверхности всех эритроцитов взрослого человека составляет примерно  $3800\text{ м}^2$ , т. е. в 1500 раз превышает поверхность тела. Эритроцит состоит из однородной электронно – оптически плотной цитоплазмы, содержащей гемоглобин.

<i>Клетки</i>	<i>Число в 1 мкл</i>
<b>Эритроциты</b>	<b>4 000 000–5 000 000</b>
<b>Лейкоциты</b>	
<b>а) Гранулоциты (72% общего количества лейкоцитов)</b>	<b>4000–9000</b>
<b>Нейтрофилы (70%)</b>	<b>2800–6300</b>
<b>Эозинофилы (1,5%)</b>	<b>60–135</b>
<b>Базофилы (0,5%)</b>	<b>20–45</b>
<b>б) Агранулоциты (28%)</b>	<b>180–360</b>
<b>Моноциты (4%)</b>	
<b>Лимфоциты (24%)</b>	<b>960–2160</b>
<b>Тромбоциты (кровяные пластинки)</b>	<b>180 000–320 000</b>

Рис. 5. Форменные элементы крови

В нем отсутствуют органеллы. Клеточная мембрана является тем местом, где протекают важнейшие ферментативные процессы и осуществляются иммунные реакции. Она также несет информацию о группах крови и тканевых антигенах. Мембрана состоит из четырех слоев. Наружный образован гликопротеинами и содержит комплексы концевых отделов групповых антигенов. Средние два слоя образуют классическую двойную липидную мембрана-

ну. Обращенный к цитоплазме внутренний слой состоит из белков, с которыми связаны молекулы гликолитических ферментов и гемоглобина. Мембрана эритроцита обладает избирательной проницаемостью. Через нее проходят газы, вода, катионы  $H^+$  анионы  $OH^-$ ,  $Cl^-$ ,  $HCO_3^-$ ; она малопроницаема для глюкозы, мочевины, катионов  $K^+$  и  $Na^+$ . Через нее почти не проходит большинство катионов, и она совершенно не пропускает белков. Сухой остаток эритроцитов содержит около 95% гемоглобина, остальное приходится на долю липидов, углеводов, солей, ферментов. В эритроцитах больше ионов  $K^+$  чем  $Na^+$  (в плазме, наоборот).

Процесс разрушения эритроцитов, при котором гемоглобин выходит из них в плазму, называют гемолизом. Существуют сведения о том, что нарушение целостности эритроцитов при гемолизе не обязательно и что процесс может ограничиваться лишь функциональными изменениями эритроцитов с растяжением мембраны клетки и изменением ее проницаемости. Кровь после гемолиза эритроцитов представляет собой прозрачную жидкость красного цвета («лаковая» кровь). Гемолиз может возникать под влиянием ряда факторов разной природы. Его можно вызывать физическими воздействиями на эритроциты, химическими агентами, ге-

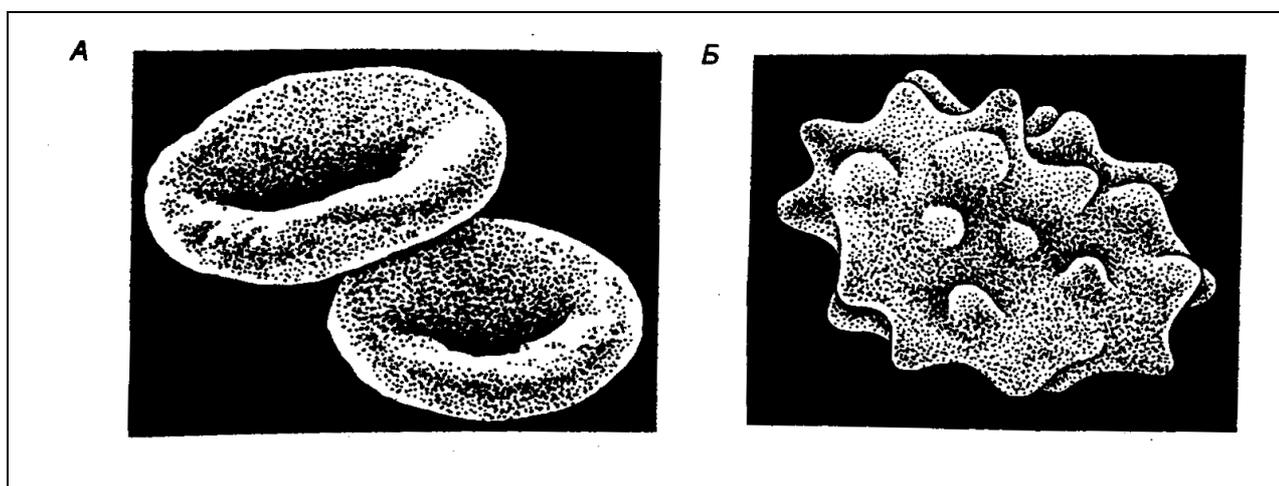


Рис. 6. Нормальные эритроциты в форме двояковогнутого диска (А) и сморщенные эритроциты в гипертоническом солевом растворе (Б)

молитическими ядами растительного, животного и бактериального происхождения, добавлением сыворотки крови животных, не иммунизированных к эритроцитам.

Нормальными усредненными показателями содержания эритроцитов в 1 мкл крови, определяемыми с помощью счетных камер или электронных целлоскопов, принято считать для мужчин 4,0—5,0 млн., для женщин — 3,9 – 4,7 млн. Однако даже в одном и том же организме количество эритроцитов в единице объема крови может меняться. Увеличение числа эритроцитов в результате их усиленного образования носит название истинного эритроцитоза, если же число эритроцитов возрастает из-за их поступления из депо крови — перераспределительного эритроцитоза. После кровопотерь, разрушения или пониженного образования эритроцитов происходит уменьшение их количества в крови — анемия.

Общее количество эритроцитов, циркулирующих в организме взрослого человека, в обычных условиях составляет  $25 \cdot 10^{12}$  —  $30 \cdot 10^{12}$ .

Основной функцией эритроцитов является транспорт  $O_2$  от легких к тканям и участие в переносе  $CO_2$  от тканей к легким. Эритроциты переносят также адсорбированные на их поверхности питательные вещества в виде аминокислотных остатков, биологически активные вещества, обмениваются липидами с плазмой крови. Эритроциты участвуют в регуляции кислотно-щелочного равновесия в организме, а также ионного равновесия плазмы, водносолевого обмена организма. Важную роль они играют также в регуляции активности свертывающей системы крови. Целые эритроциты, так же как и тромбоциты, влияют на образование тромбопластина. Появление в циркулирующей крови разрушенных эритроцитов может способствовать гиперкоагуляции и тромбообразованию.

## Пигменты крови

Пигментами называются вещества различной химической структуры, обладающие определенным цветом и окрашивающие среду, в которой они находятся. Цвет пигментов обусловлен наличием в их молекулах хромофорных групп, поглощающих свет определенной длины волны. Выполняемые пигментами физиологические функции разнообразны. Основные из них — перенос и депонирование  $O_2$  и  $CO_2$ , участие в тканевом дыхании, в окислительно – восстановительных реакциях. В процессе эволюции внутренней среды появилось несколько типов таких пигментов. Все они являются белками, содержащими металл.

Гемоглобин, миоглобин, гемеритин, хлоркруорин содержат железо, гемоцианин — медь, гемованадин — ванадий. Важнейшими из пигментов являются хромопротеиды. Это белки, молекула которых состоит из белка и окрашенной простетической группы. В качестве простетической группы многие пигменты содержат металлопроизводные порфиринов.

Порфирины привлекают особое внимание. Это связано с тем, что они входят в основной пигмент крови — гемоглобин и в зеленый пигмент растений — хлорофилл. В плазме крови беспозвоночных животных обнаружены железопорфирин—дыхательные пигменты. В крови и лимфе многих беспозвоночных имеются голубые или зеленовато—голубые дыхательные пигменты, содержащие медь. В состав окрашенного белка цитокупреина включены медь и цинк.

**Гемоглобин.** Гемоглобин является наиболее распространенным кровяным пигментом. Он содержится в эритроцитах. В одном эритроците находится около 400 млн. молекул гемоглобина. Именно железо играет ключевую роль в деятельности гемоглобина. Одна из валентностей железа реализуется при связывании гема с глобином, ко второй присоединяется  $O_2$ , вода,  $CO_2$ . Количество гемоглобина в крови подвержено индивидуальным колебаниям. Средней нормальной величиной у человека считают 140 г/л крови, что, например, для индивидуума массой 65 кг составляет более 600 г. Вычислено также, что 1 г гемоглобина содержит 3,5 мг железа, и, таким образом, во всех эритроцитах организма его находится 2,1 г.

В процессе переноса кислорода гемоглобин превращается в оксигемоглобин ( $HbO_2$ ). Оксигемоглобин ( $HbO_2$ ) имеет ярко – алый цвет, что и определяет цвет артериальной крови. Образование оксигемоглобина происходит в капиллярах легких, где напряжение  $O_2$  высоко. Количество гемоглобина в эритроцитах обуславливает кислородную емкость крови. Следовательно, кровь человека, содержащая около 600 г оксигемоглобина, будучи вся насыщена кислородом, может связать более 800 см<sup>3</sup>  $O_2$ . Кислородную емкость выражают как количество кислорода, связываемое 1 см<sup>3</sup> крови. Соответственно этому кислородная емкость нормальной крови, содержащей в каждом кубическом сантиметре 0,14 г гемоглобина, составляет около 0,190 см<sup>3</sup>  $O_2$ .

В отличие от капилляров легких, в капиллярах тканей кислорода меньше, его напряжение ниже и здесь оксигемоглобин распадается на гемоглобин и кислород. Гемоглобин, отдавший кислород, называют восстановленным, или редуцированным, гемоглобином (Hb). Именно он определяет вишневый цвет венозной крови. Следовательно, гемоглобин представляет собой своеобразное химическое вещество, вступающее в обратимое соединение с кислородом.

По мере того как кровь проходит через ткани и отдает  $O_2$ , она попутно вбирает в себя конечный продукт окислительных обменных процессов в клетках –  $CO_2$ . Реакция связывания гемоглобина с  $CO_2$  сложнее, чем присоединение  $O_2$ . Это объясняется, прежде всего, ролью  $CO_2$  в создании кислотно – щелочного равновесия в организме. Механизмы, обеспечивающие транспорт газа, призваны также поддерживать и это равновесие. Гемоглобин, связанный с  $CO_2$ , называют карбогемоглобином.

Гемоглобин особенно легко соединяется с угарным газом — оксидом углерода — CO. Происходит образование карбоксигемоглобина ( $HbCO$ ), не способного к переносу  $O_2$ . В этом случае закономерности его реакции те же, что и для кислорода, но химическое сродство CO к гемоглобину почти в 300 раз выше, чем к  $O_2$ . Это означает, что достаточно в воздухе оказаться небольшому количеству CO, чтобы произошло образование значительного числа связанных молекул гемоглобина. Образовавшееся соединение — блокированный угарным газом

гемоглобин — уже не может служить переносчиком кислорода. Так, при концентрации CO в воздухе, равной 0,1%, около 80% гемоглобина крови оказываются связанными не с кислородом, а с угарным газом. В результате в организме возникают тяжелые последствия кислородного голодания (рвота, головная боль, потеря сознания).

Слабые отравления угарным газом являются процессом обратимым: CO постепенно отщепляется и выводится при дыхании свежим воздухом. Использование искусственного дыхания чистым кислородом ускоряет примерно в 20 раз эту реакцию. При концентрации CO, равной 1%, через несколько минут наступает гибель организма. В нормальных условиях на долю НЬСО приходится лишь 1% общего количества гемоглобина крови, у курильщиков его содержание достигает 3%, а после глубокой затяжки — 10%.

Гемоглобин, приведенный в соприкосновение с сильнодействующими окислителями (перманганат калия, бертолетова соль, нитробензол, анилин), образует соединение метгемоглобин (НЬОН), имеющее коричневый цвет. При этом происходит окисление железа и переход его в трехвалентную форму. В результате истинного окисления гемоглобин прочно удерживает кислород и в итоге перестает быть его переносчиком. При наследственной метгемоглобинемии происходит нарушение равновесия между процессами окисления гемоглобина и метгемоглобина и восстановления гемоглобина. Проявляется на первом году жизни синюшным цветом кожи (цианоз) и повышением содержания в крови метгемоглобина

**Миоглобин.** В скелетных и сердечной мышцах находится мышечный гемоглобин — миоглобин. Это дыхательный пигмент красного цвета. По своей биохимической характеристике миоглобин близок к гемоглобину крови. В сердце содержится около 0,5% миоглобина.

#### **Скорость оседания эритроцитов (СОЭ)**

При помещении крови, лишенной возможности свертываться, в вертикально расположенную пипетку наблюдается способность эритроцитов к оседанию. Это происходит потому, что удельная плотность эритроцитов выше, чем плазмы (1,096 и 1,027). СОЭ (традиционно используется и термин «РОЭ» — реакция оседания эритроцитов) выражается в миллиметрах высоты столба плазмы, появившейся над слоем осевших эритроцитов за единицу времени (обычно за 1 ч). Эта реакция характеризует некоторые физико – химические свойства крови. СОЭ за первый час у здоровых мужчин составляет 5 – 9 мм, у женщин — 2 – 15 мм. Независимый от эритроцитов режим оседания имеют и лейкоциты. Механизм оседания эритроцитов является сложным процессом, зависящим от многих факторов, к которым относят количество эритроцитов, их морфологические особенности, величину заряда, способность к агрегации, белковый состав плазмы.

На величину СОЭ влияет физиологическое состояние организма. Оседание значительно ускоряется во время беременности (до 45 мм), при большинстве острых воспалительных процессов. Низкие значения характерны для новорожденных. Усиленная мышечная тренировка замедляет эту реакцию.

#### **Лейкоциты**

Лейкоциты являются форменными элементами крови, имеющим ядро и цитоплазму. Общее количество лейкоцитов в крови значительно меньше чем эритроцитов. У взрослого человека натошак в 1 мкл крови содержится 4000—9000 лейкоцитов. Однако их численность колеблется в зависимости от времени суток и функционального состояния организма. Увеличение количества лейкоцитов называется лейкоцитозом, уменьшение — лейкопенией.

Различают физиологический и патологический (реактивный) лейкоцитоз. Первый чаще всего наблюдается после приема пищи, во время беременности, при мышечной работе, сильных эмоциях, болевых ощущениях. Второй вид характерен для воспалительных процессов и инфекционных заболеваний. Физиологический лейкоцитоз по своей природе является перераспределительным. В нем чаще всего участвуют селезенка, красный костный мозг, легкие. Реактивный лейкоцитоз обусловлен повышением выброса клеток из органов кроветворения с преобладанием молодых форм клеток.

**Гранулоциты.** Эти клетки составляют 72% всех лейкоцитов крови, время их жизни равно примерно 2 сут. Гранулоциты, в свою очередь, подразделяются на три вида. Клетки,

гранулы которых окрашиваются кислыми красками (эозином), называют эозинофилами, основными красками — базофилами, наконец, клетки, способные воспринимать те и другие краски, называют нейтрофилами. Первые окрашиваются в розовый цвет, вторые — в синий, третьи — в розово-фиолетовый.

**Агранулоциты.** Эти клетки делят на лимфоциты и моноциты (рис. 8). Местом образования лимфоцитов являются многие органы (лимфатические узлы, миндалины, пейеровы бляшки, червеобразный отросток (аппендикс), селезенка, вилочковая железа, красный костный мозг), моноцитов — костный мозг. Лимфоциты происходят из стволовых лимфоидных клеток красного костного мозга, затем они переносятся к тканям, где проходят дальнейшую дифференциацию (рис. 7). При этом одни лимфоциты развиваются и зреют в вилочковой железе (тимусе), превращаясь в иммунокомпетентные Т-лимфоциты, которые в дальнейшем вновь возвращаются в кровяное русло. Главная функция лейкоцитов — фагоцитоз (клеточный иммунитет) и гуморальный иммунитет.

Лимфоциты являются центральным звеном иммунной системы, но, кроме того, они участвуют в процессах клеточного роста, дифференцировки, регенерации тканей; переносят макромолекулы информационных белков, необходимого для управления генетическим аппаратом других клеток.

Моноциты — самые крупные клетки крови (диаметр — 12—20 мкм); они имеют округлую форму с хорошо выраженной цитоплазмой. Моноциты образуются в костном мозгу, лимфатических узлах, соединительной ткани.

Продолжительность жизни лейкоцитов в целом небольшая, разная у каждого вида клеток. Гранулоциты живут максимум от 8—10 сут до нескольких часов и минут.

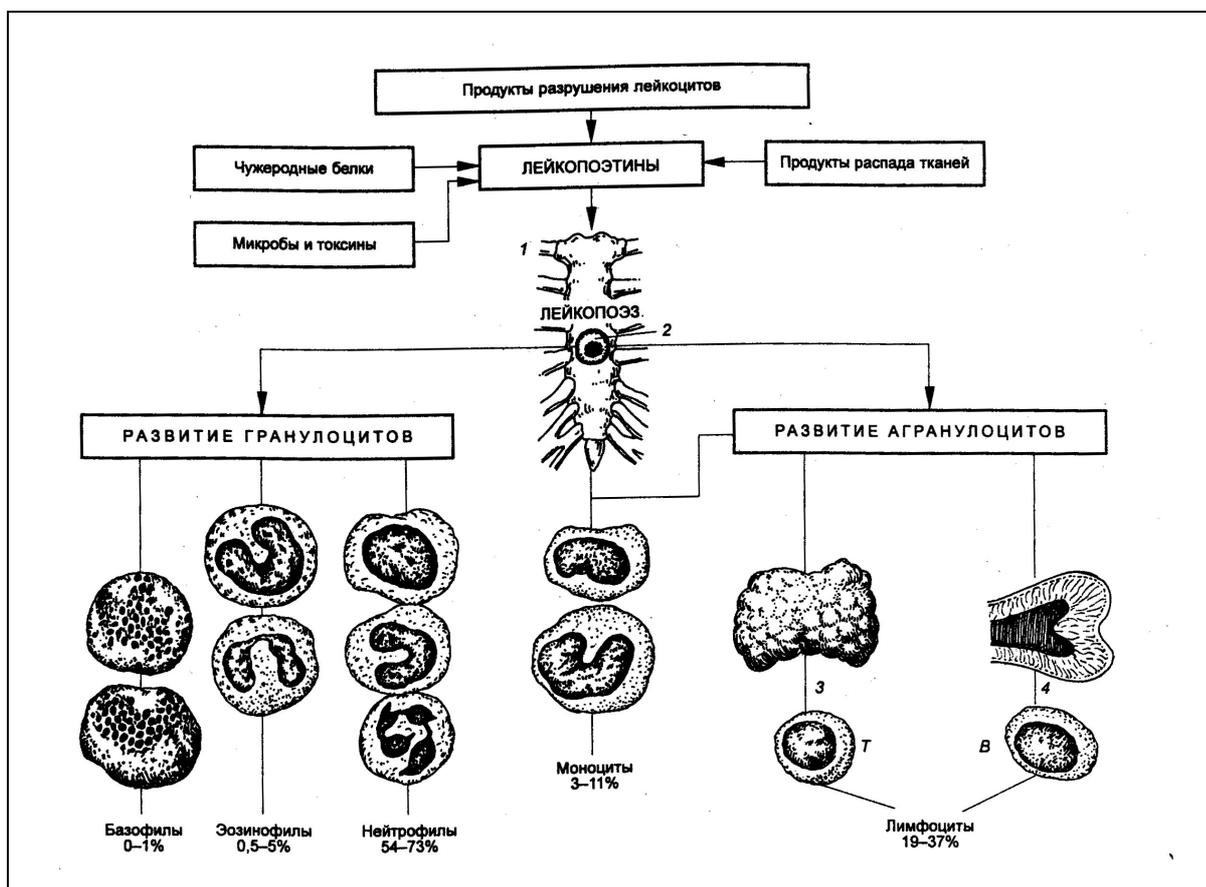


Рис. 7. Элементы, регуляции лейкопоза

1 — грудина (красный костный мозг), г — лейкопоэтинчувствительная стволовая клетка, 3 — вилочковая железа (тимус), 4 — фабрициева сумка (bursa), В — В-лимфоциты (производящие антитела), Т — Т-лимфоциты (клетки-киллеры, —хелперы и —супрессоры).

## Тромбоциты

Тромбоциты (кровяные пластинки), — третьи самостоятельные клеточные элементы крови. Тромбоциты — двояковыпуклые клетки неправильной округлой формы диаметром 1—4 мкм. Они образуются в костном мозгу путем отщепления участков цитоплазмы от мегакариоцитов. Период созревания тромбоцитов составляет 8 сут, продолжительность пребывания в кровотоке — от 5 до 11 сут. Количество тромбоцитов у человека 180 000—320 000 на 1 мкл крови. Число тромбоцитов возрастает при пищеварении, тяжелой мышечной работе, беременности. Имеют место и суточные колебания: днем тромбоцитов больше, чем ночью.

Функции тромбоцитов многообразны и определяются большим числом специфических свойств (способность к агглютинации, адгезивности, образованию псевдоподий). Тромбоциты характеризуются подвижностью и способностью продуцировать и выделять ферменты, участвующие во всех этапах свертывания крови. Благодаря способности фагоцитировать инородные тела, вирусы и иммунные комплексы тромбоциты участвуют в иммуннобиологической реакции организма. Они содержат большое количество серотонина и гистамина, оказывающих влияние на величину просвета и проницаемость мелких кровеносных сосудов.

### **ЛИМФА**

Лимфа является производной крови. Кровь, тканевая жидкость, лимфа и ликвор вместе образуют внутреннюю среду организма. Функции лимфы, как и крови, направлены на поддержание относительного постоянства внутренней среды, т. е. гомеостаза. С помощью лимфы осуществляется возврат белков из тканевых пространств, в кровь, участие в перераспределении воды в организме, молокообразовании, пищеварении и обмене веществ. Посредством транспорта из лимфоидных органов макрофагов, лимфоцитов и антител лимфа участвует в иммунных реакциях организма. Она играет решающую роль во всасывании и транспорте жиров и жирорастворимых веществ в кишке. Функция лимфы состоит и в удалении из межклеточного пространства веществ, которые не реабсорбируются в кровеносных капиллярах. Способствуя удалению жидкости из тканевого пространства, лимфатическая система выполняет дренажную функцию.

Лимфа представляет собой прозрачную или слабо опалесцирующую жидкость соленого вкуса щелочной реакции (рН 7,35—9,0). Содержание лимфы в разных органах различно; оно соответствует их функции. Наибольшее количество лимфы образуется в печени, что связано с транспортом синтезирующихся здесь белков. На 1 кг массы органа приходится в печени 21—36 мл лимфы, сердце — 5—18, селезенке — 3—12, мышцах конечностей — 2—3 мл. Находящаяся в тканях лимфа представляет собой депо жидкости, которая при необходимости используется для увеличения объема циркулирующей крови. На пути от тканей к венам лимфа проходит через биологические фильтры — лимфатические узлы. Здесь происходит задержка инородных частиц, микроорганизмов и их обезвреживание. Состав клеток лимфы не одинаков в разных участках лимфатического пути. В связи с этим различают периферическую, промежуточную и центральную лимфу.

### **Контрольные вопросы**

1. Понятие о внутренней среде организма.
2. Понятие о системе крови.
3. Основные функции крови.
4. Осмотическое давление крови.
5. Онкотическое давление крови.
6. Буферные системы крови.
7. Плазма крови.

### **Тема 4. Физиология желез внутренней секреции.**

#### **Задание**

1. Нарисовать схему гормональной регуляции организма.

2. Нарисовать схему управления эндокринными железами.
3. Перечислить гормоны, регулирующие энергетический обмен.
4. Нарисовать схему нейроэндокринной регуляции.
5. Нарисовать схему регуляции обмена глюкозы.
6. Нарисовать схему механизма действия гормонов.
7. Нарисовать схему взаимодействия гормона с внутриклеточными рецепторами.

В организме координация деятельности органов и тканей осуществляется при участии нервной системы и влияний, оказываемых внутренней средой. Различают два типа воздействий. Первый – неспецифический, охватывает отдаленные действия продуктов тканевого обмена, поступающих в кровь. Второй – строго специализированный, осуществляемый системой желез внутренней секреции. Они вырабатывают физиологически активные вещества (гормоны), которые поступают в кровяное русло. Это вещества различной химической структуры, обладающие общим для них принципом действия.

Эндокринные железы и выделяемые ими гормоны находятся в тесном взаимодействии с нервной системой, образуя общий интеграционный механизм регуляции. Регулирующее влияние ЦНС на физиологическую активность желез внутренней секреции осуществляется через гипоталамус. Гипоталамус связан афферентными путями с другими структурами ЦНС – со спинным, продолговатым и средним мозгом, таламусом, базальными ядрами, лимбическими образованиями, отдельными полями коры больших полушарий и др. Благодаря этому в гипоталамус поступает информация от всего организма и передается эндокринным железам.

Таким образом, нейросекреторные клетки гипоталамуса трансформируют афферентные нервные стимулы в гормональные факторы.

Гипоталамические гормоны оказывают влияние на функцию клеток гипофиза вырабатывающих ряд тропных гормонов, которые в свою очередь влияют на синтез и секрецию гормонов ряда периферических эндокринных желез оказывают действие на органы или ткани—мишени. Все уровни этой системы взаимодействий тесно связаны между собой комплексами обратных связей.

Важную роль в регуляции функций эндокринных желез играют медиаторы автономных нервных волокон, т. е. существует двойной контроль за деятельностью желез внутренней секреции (рис. 1).

#### **ГИПОТАЛАМО—ГИПОФИЗАРНАЯ СИСТЕМА**

Гипоталамо—гипофизарную систему можно разделить на две основные части: гипоталамо—заднегипофизарную (нейрогипофизарную) систему, в которой вырабатываются нейрогормоны (вазопрессин и окситоцин), и гипоталамо—аденогипофизарную систему, в которой вырабатываются гипофизотропные факторы — либерины и статины. Либерины (рилизинг—гормоны) стимулируют, а статины подавляют секрецию гормонов аденогипофиза. Кроме этих двух основных систем существует нейросекреторная иннервация вегетативных центров ствола мозга и лимбической системы. Проводящие нейросекрет волокна обнаружены и в других структурах головного и спинного мозга.

Гипофиз, или нижний мозговой придаток, является эндокринной железой, функции которой регулируются гипоталамическими гормонами. Следовательно, это важный регуляторный центр, который объединяет нервный и эндокринный компоненты координирующей системы организма (рис. 2).

Все гормоны гипофиза оказывают позитивное воздействие на рост, дифференцировку, иммунную активность иммунокомпетентных клеток и органов.

**Щитовидная железа.** Основной особенностью щитовидной железы, является способность эпителия ее фолликулов поглощать йод из окружающей среды и в комбинации с аминокислотой тирозином синтезировать йодсодержащие тиреоидные гормоны: три- и тетра- йодтиронины.

Основной структурной и функциональной единицей щитовидной железы является фолликул. Стенка фолликула образована тиреоидным эпителием, в полости фолликула находится кол-

лоид, в котором образуются тиреоидные гормоны. Фолликулы окружены соединительной тканью с кровеносными сосудами. Щитовидная железа обильно снабжается кровью; по капиллярам поступают компоненты, необходимые для образования гормонов, и выводятся синтезированные гормоны.

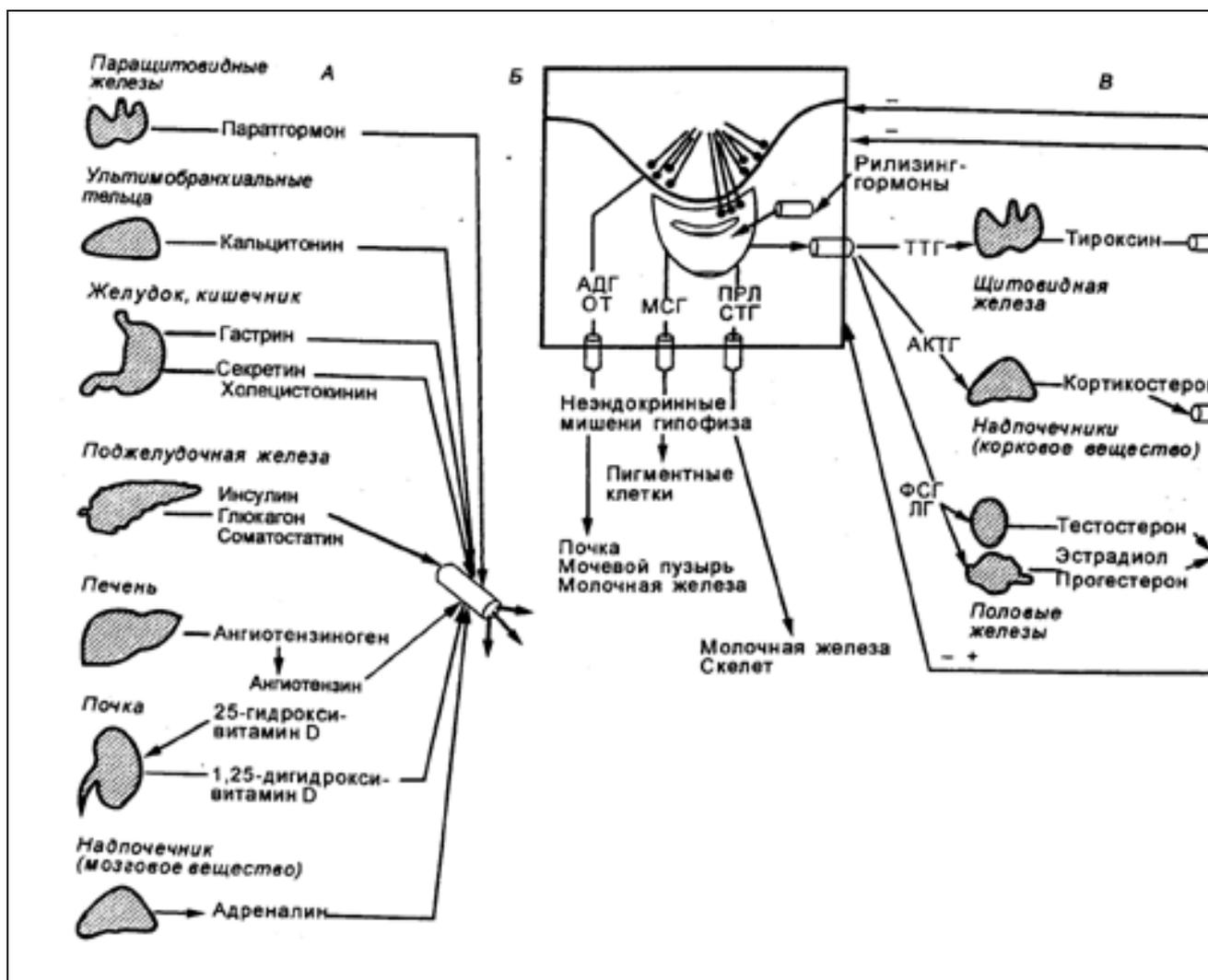


Рис. 1. Система гормональной регуляции организма. А — эндокринные железы, не являющиеся органами—мишенями гипофиза—Б — гипоталамо—гипофизарная система; В — эндокринные железы—мишени гормонов аденогипофиза. Висперотропные нейрогормоны: АДГ — антидиуретический гормон, ОТ — окситоцин; гормоны аденогипофиза: АКТГ — адrenокортикотропный гормон, ЛГ — лютеинизирующий гормон ПРЛ — пролактин, СТГ — соматотропный гормон, ТТГ — тиреотропный гормон ФСГ — фолликулостимулирующий гормон; гормон промежуточной доли гипофиза—МСГ — меланодитстимулирующий гормон.

Основная особенность клеток щитовидной железы – активно извлекать йод из плазмы крови, накапливать его и преобразовывать в органически связанный йод и физиологически активные тиреоидные гормоны. Йод поступает в основном с пищей и водой. Трийодтиронин и тетраiodтиронин обладают примерно одинаковым действием, но активность Т3 почти в пять раз выше, чем Т4. Тиреоидные гормоны имеют широкий спектр действия (табл. 1). Их основные эффекты состоят во влиянии на различные обменные процессы, рост и развитие, они участвуют также в адаптивных реакциях.

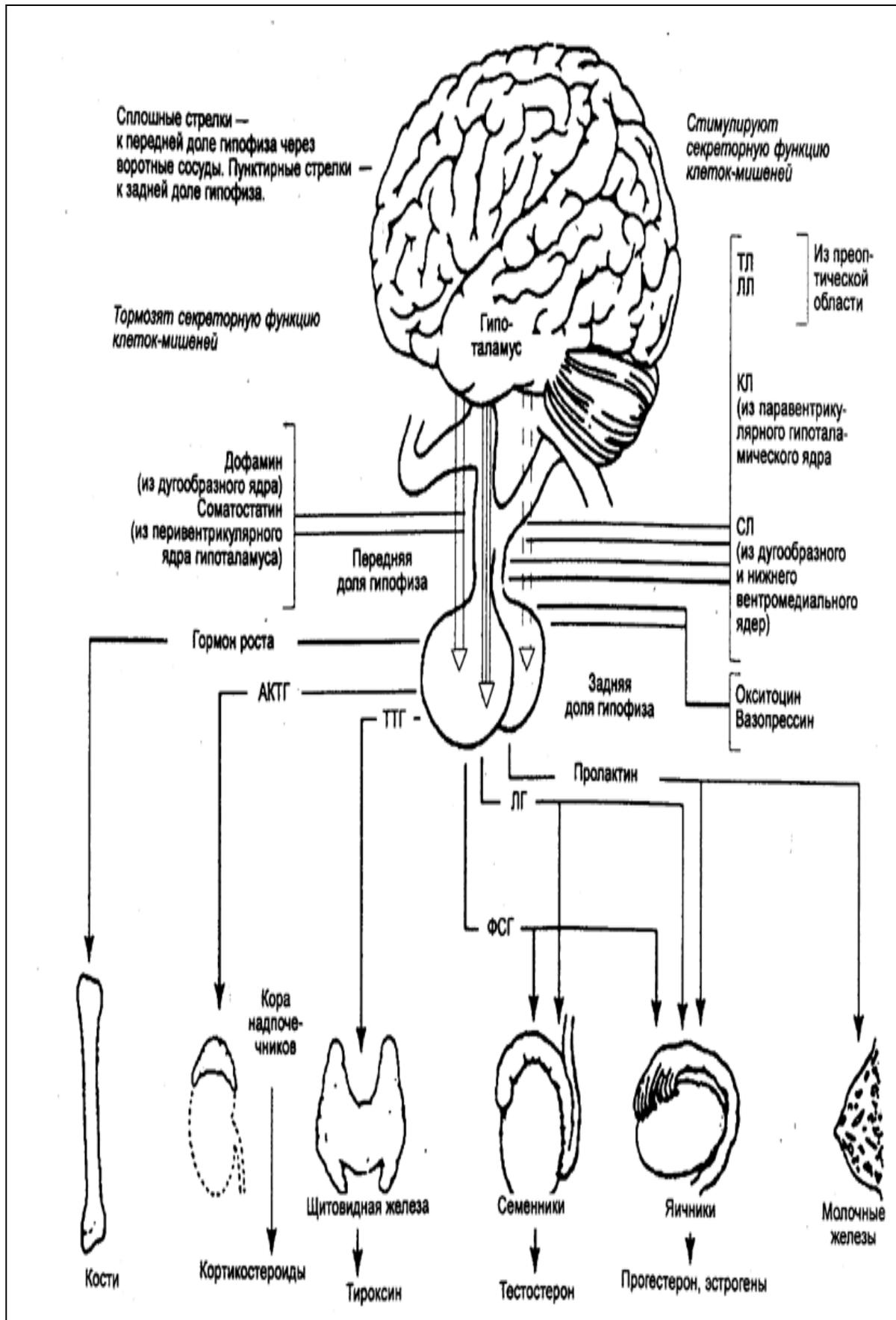


Рис. 2. Схема управления эндокринными железами, расположенными в разных частях тела. АКТГ — адренокортикотропный гормон (кортикотропин); КЛ — кортиколиберин; ЛГ — лютеинизирующий гормон; СЛ — соматолиберин; ЛЛ — люлиберин; ТЛ — тиреолиберин; ТТГ — тиреотропный гормон; ФСГ — фолликулостимулирующий гормон.

## Гормоны, регулирующие энергетический обмен

<i>Гормон</i>	Источник	Химическая природа	Место действия	Основной эффект	Регуляция секреции
инсулин	Бета – клетки поджелудочной железы	Пептид	Все ткани (кроме нервной)	Повышает поглощение клетками глюкозы и аминокислот	Стимулируется высокой концентрацией глюкозы и аминокислот, а также глюкагоном; соматостатин тормозит секрецию
глюкагон	Альфа–клетки поджелудочной железы	Пептид	Печень, жировая ткань	Стимулирует в печени гликогенолиз и мобилизацию глюкозы, а в жировой ткани – липолиз	Стимулируется низким содержанием глюкозы в крови
тироксин	Щитовидная железа	Производное аминокислоты	Большинство клеток, особенно клетки мышц, сердца, печени и почек	Повышает интенсивность метаболизма, термопродукцию; ускоряет рост и развитие; вызывает метаморфоз у амфибий	Стимулируется тиреотропным гормоном
Норадреналин и адреналин	Хромаффинные Клетки мозгового слоя надпочечников	Производные аминокислоты (катехоламины)	Большинство клеток	Усиливают сердечную деятельность, вызывают сужение сосудов, ускоряют гликолиз, вызывают гипергликемию и липолиз	Стимулируется симпатической нервной системой через нервы внутренних органов
СТГ	Аденогипофиз	Полипептид	Все ткани	Стимулирует синтез РНК и белка, рост тканей, транспорт глюкозы и аминокислот в клетки, липолиз и образование антител	Стимулируется выбросом соматотропина при падении уровня глюкозы и повышении концентрации аминокислот, подавляется соматостатином

глюкокортикоиды	Кора надпочечников	Стероиды	Большинство клеток	Стимулируют мобилизацию аминокислот из мышц и глюконеогенез в печени, что приводит к повышению уровня глюкозы в крови. Обладают противовоспалительным действием	Стимулируется физиологическим стрессом и биологическими часами при участии кортиколиберина и АКТГ
-----------------	--------------------	----------	--------------------	---	---

Тироксин стимулирует общий рост тела, поэтому его недостаток может привести к карликовости. Недостаток этих гормонов сопровождается нарушением состояния нервной системы, задержкой роста и развития. У человека при недостатке гормонов в эмбриональный период наблюдается тяжелая умственная отсталость.

Тиреоидные гормоны играют важную роль в регуляции жизненно важных функций организма, изменение уровня их содержания приводит к тяжелым патологическим состояниям, диффузному токсическому зобу (болезнь Базедова).

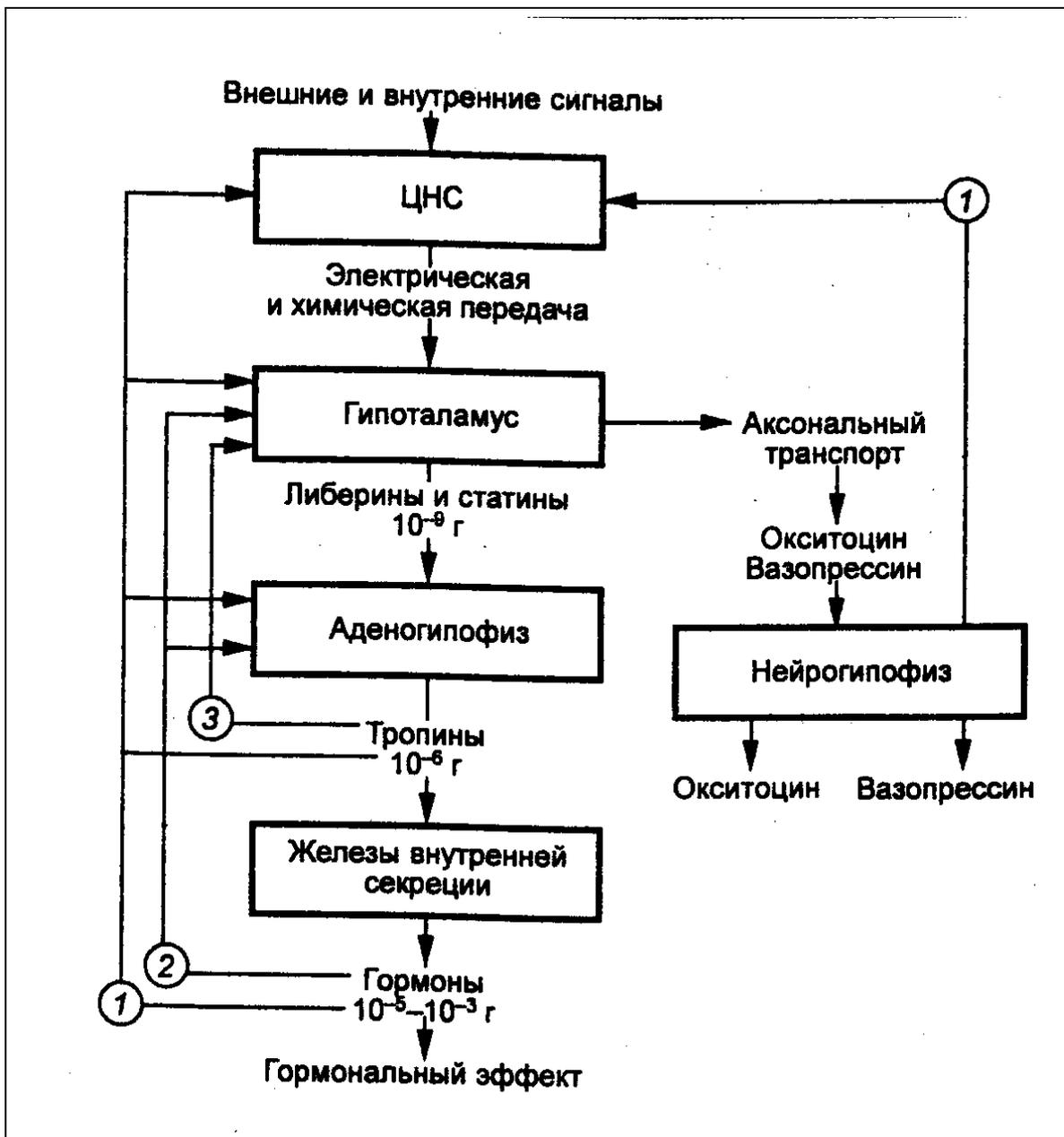


Рис. 3. Прямые и обратные связи в системе нейроэндокринной регуляции. 1 — медленно развивающееся и продолжительное ингибирование секреции гормонов и нейромедиаторов, а также изменение поведения и формирования памяти; 2 — быстро развивающееся, но продолжительное ингибирование; 3 — кратковременное ингибирование.

Избыточная продукция тиреоидных гормонов приводит к нарушению углеводного обмена, торможению перехода углеводов в жиры, усилению мобилизации жира, нарушению водного и минерального обмена, нарушаются процессы окислительного фосфорилирования. Заболевание сопровождается похуданием, тахикардией, повышенной нервной возбудимостью, часто наблюдается пучеглазие (экзофтальм).

Гипотиреоидное состояние связано с пониженной продукцией тиреоидных гормонов. Нарушение секреции тиреоидных гормонов часто связано с недостаточным количеством йода в окружающей среде (эндемический зоб). Развитие этой формы зоба наблюдается в различных районах земного шара, например, в Амурской области. В этих случаях введение йода с пищей предотвращает развитие заболевания.

Синдром врожденной недостаточности щитовидной железы именуется кретинизмом. Снижение окислительных процессов и понижение синтеза белка приводят к задержке роста у детей. У взрослых недостаточность функции щитовидной железы вызывает умственную и физиче-

скую отсталость. При этом происходит нарушение белкового (понижение синтеза и распада белка), углеводного (гипогликемия), водного и минерального обмена, наблюдается брадикардия. Резко выраженная форма гипотериоза называется микседемой (от греч. туха — слизь — и oedema — отек); она сопровождается тестовидным утолщением кожи, связанным с увеличением объема соединительной ткани и задержкой в ней воды, и отложением муциноподобных веществ.

**Надпочечник** имеет обильное кровоснабжение. Из коры надпочечника выделено около 50 различных стероидов (табл. 2).

#### Надпочечник и его гормоны.



Рис. 4. Схема зон надпочечника и вырабатываемые ими гормоны  
1 — пучковая зона, 2 — сетчатая зона, 3 — корковое вещество, 4 — мозговое вещество, 5 — клубочковая зона.

Таблица 2

### ***Стероидные гормоны***

Гормон	Источник	Ткань—мишень	Главные эффекты	Регуляция секреции
Тестостерон (андроген)	Клетки Лейдига	Большинство тканей	Способствует развитию и поддержанию мужских вторичных половых признаков, поведения и сперматогенеза	Стимулируется ЛГ
17 $\beta$ -эстрадиол (эстроген)	Фолликулы яичника, желтое тело	Большинство тканей	Способствует развитию и поддержанию женских вторичных половых признаков и поведения, созреванию ооцитов, пролиферации эндометрия	Стимулируется ЛГ и ФСГ
Прогестерон	Желтое тело	Матка, молочные железы	Поддерживает секрецию желез в матке и стимулирует развитие протоков молочных желез	Стимулируется ЛГ и пролактином
Кортизол (глюкокортикоид)	Кора надпочечников	Печень, жировая ткань, мышцы	Стимулирует транспорт аминокислот из мышц и жирных кислот из жировой ткани в печень. Усиливает глюконеогенез, оказывает противовоспалительное действие	Стимулируется АКТГ
Альдостерон (минералокортикоид)	Кора надпочечников	Дистальные почечные каналцы	Способствует реабсорбции ионов натрия из почечного фильтрата	Стимулируется ангиотензином II

В коре надпочечника вырабатываются гормоны, называемые кортикостероидами, или кортикоидами. Они разделяются на две основные группы: глюкокортикоиды, выделяемые пучковой и сетчатой зонами, и минералокортикоиды, образующиеся в наружной клубочковой зоне. Кроме того, в коре надпочечника, главным образом в сетчатой зоне, секретируются небольшие количества половых стероидов, в основном андрогенов.

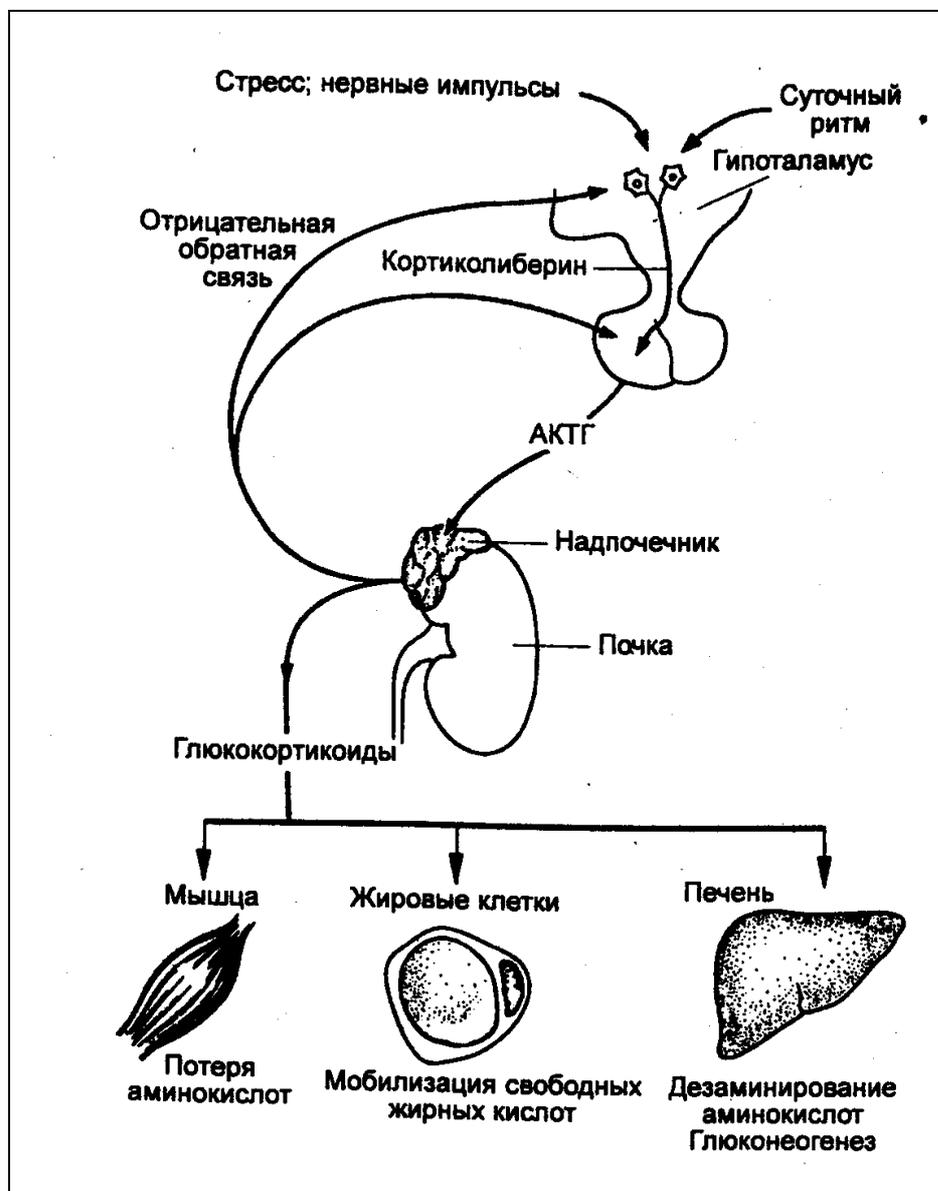


Рис. 5. Секреция глюкокортикоидов и их действие

Повышение и снижение выработки глюкокортикоидов приводят к серьезным нарушениям функций организма. В результате повышенного содержания наблюдаются ожирение, гипергликемия, усиленный распад белков (катаболическое действие), задержка воды и хлорида натрия в организме (отеки), гипертензия, пониженная резистентность.

При недостаточности функции коры надпочечников, снижении выработки кортикостероидов развивается тяжелое состояние — аддисонова (бронзовая) болезнь. Она характеризуется гиперпигментацией кожи и слизистых оболочек (бронзовый оттенок), ослаблением сердечной мышцы, артериальной гипотензией, повышенной утомляемостью, восприимчивостью к инфекциям, нарушениями водно—солевого обмена.

#### ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА И ЕЕ ГОРМОНЫ

В поджелудочной железе вырабатываются гормоны: инсулин и глюкагон.

Инсулин стимулирует метаболизм глюкозы. Под влиянием инсулина увеличивается проницаемость для глюкозы клеток миокарда, скелетных мышц, что усиливает ток глюкозы внутрь клеток и ее обмен. Инсулин стимулирует синтез гликогена в печени, влияет на обмен липидов, усиливая способность жировой ткани и печени к накоплению их резервов в форме триглицеридов. Инсулин активно взаимодействует с другими гормонами, как, например, гормоном роста.

Действие глюкагона осуществляется в печени, он является антагонистом инсулина.

Концентрация гормонов поджелудочной железы в плазме крови зависит от поступления глюкозы с пищей, скорости ее окисления и от уровня других гормонов, участвующих в регуляции содержания глюкозы. При повышении содержания глюкозы в крови усиливается секреция инсулина, при ее снижении выделяется больше глюкагона.

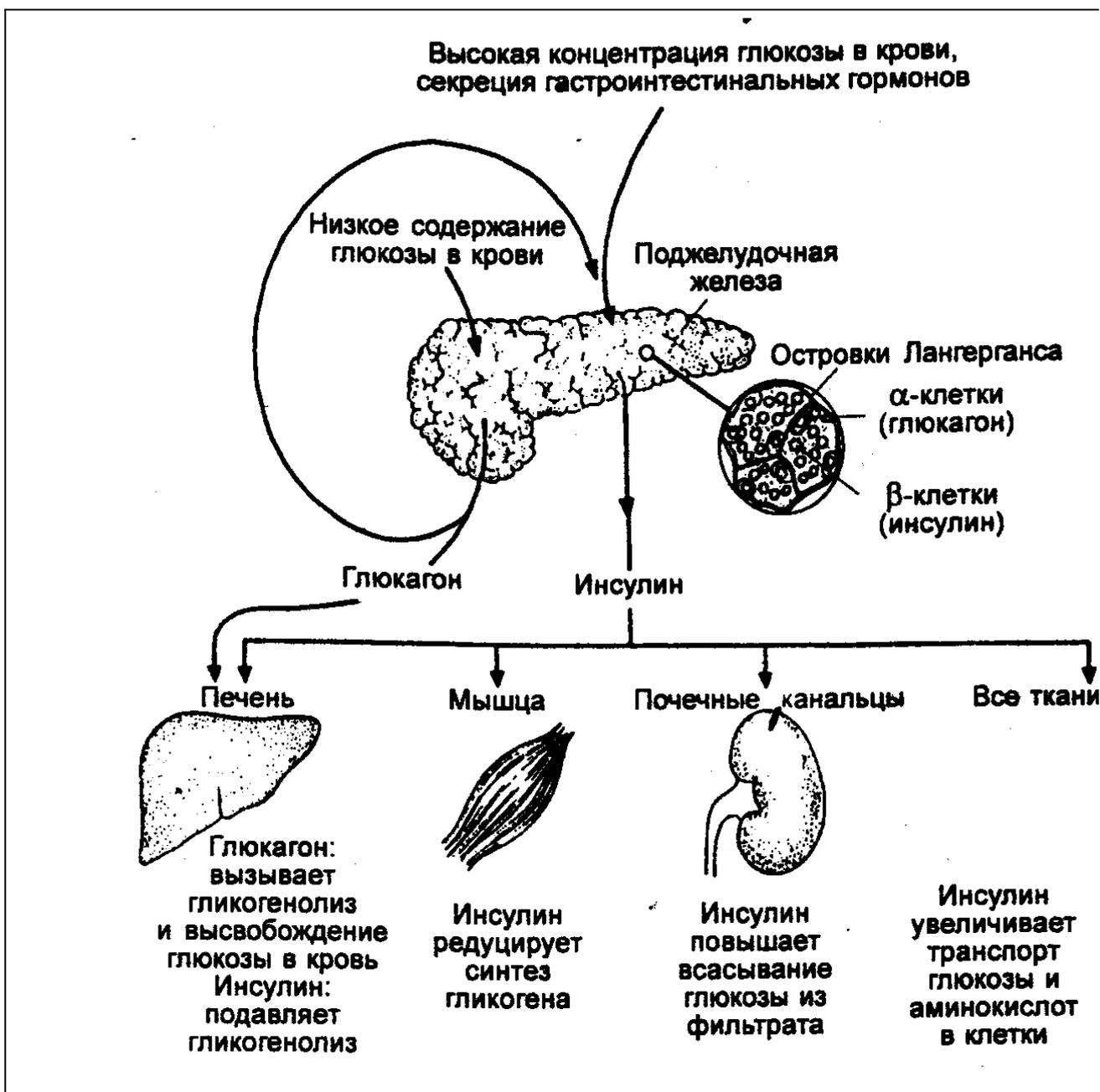


Рис. 6. Взаимоотношения между инсулином и глюкагоном в регуляции обмена глюкозы

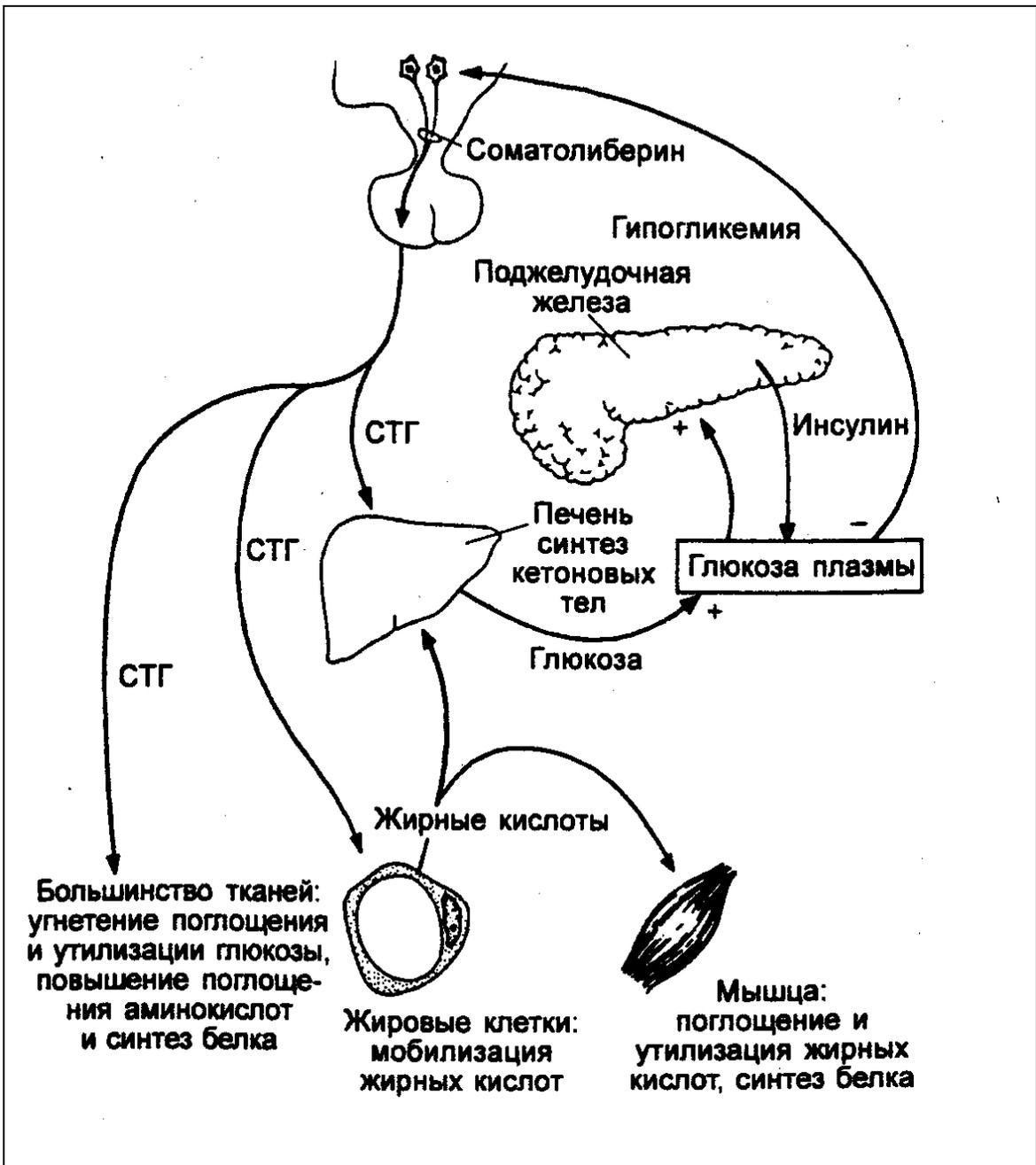


Рис. 7. Действие инсулина и гормона роста СТГ — соматотропный гормон.

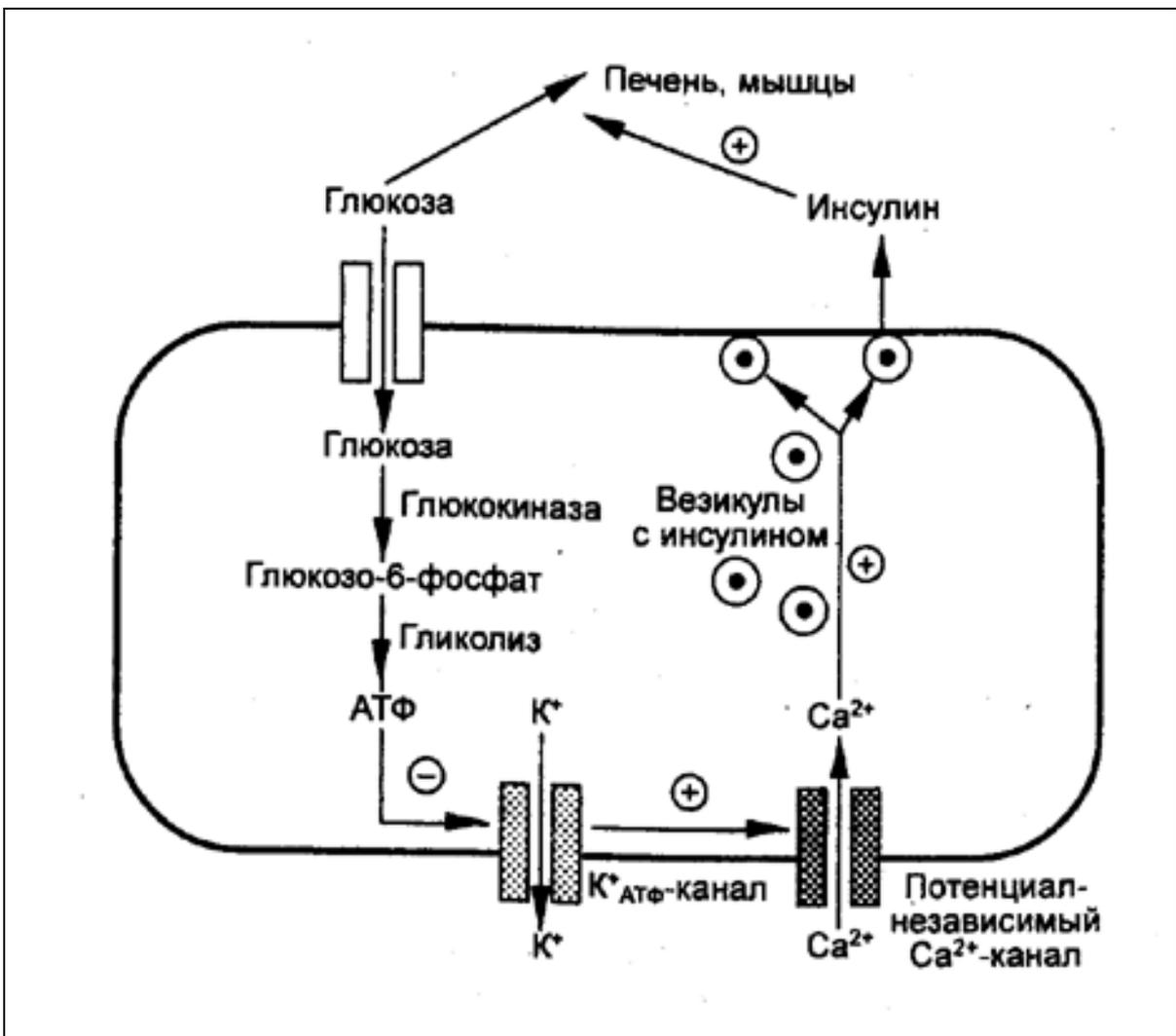


Рис. 8. Регуляция уровня гормона в крови по механизму обратной связи

Регуляция секреции гормонов осуществляется симпатической и парасимпатической нервной системой. При отклонениях уровня глюкозы в крови от нормы наблюдаются явления гипо— или гипергликемии.

В норме концентрация глюкозы в крови человека относительно постоянна и составляет около 80—120 мг% (44,4—66,6 ммоль/л).

При гипогликемии, т. е. резком снижении уровня глюкозы, наблюдаются тахикардия, голод, возбуждение. В результате гипогликемической комы может наступить смерть. Предотвращение этих явлений возможно при вливаниях глюкозы и введении глюкагона. При уровне глюкозы выше 180 мг% (99,9 ммоль/л) она выводится с мочой, что происходит при ослабленной функции инсулина и является одним из проявлений сахарного диабета.

#### РЕЦЕПТОРЫ ГОРМОНОВ

Рецептором называют молекулу (или их комплекс), способную к связыванию гормона и передаче сигнала об этом событии к внутриклеточным структурам. Гормон попадает в клетку через плазматическую мембрану и взаимодействует с рецептором.

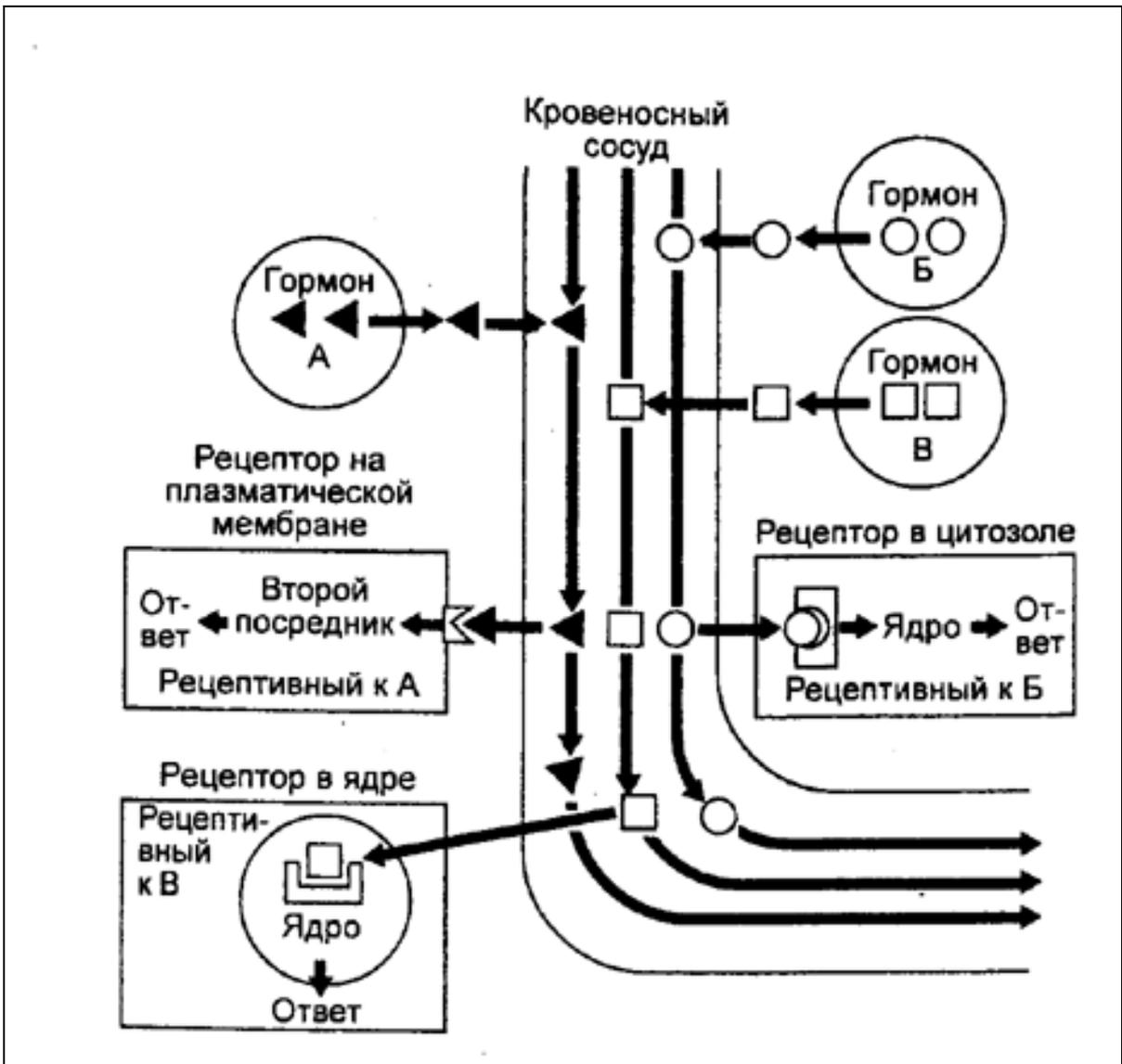


Рис. 9. Механизм действия гормонов

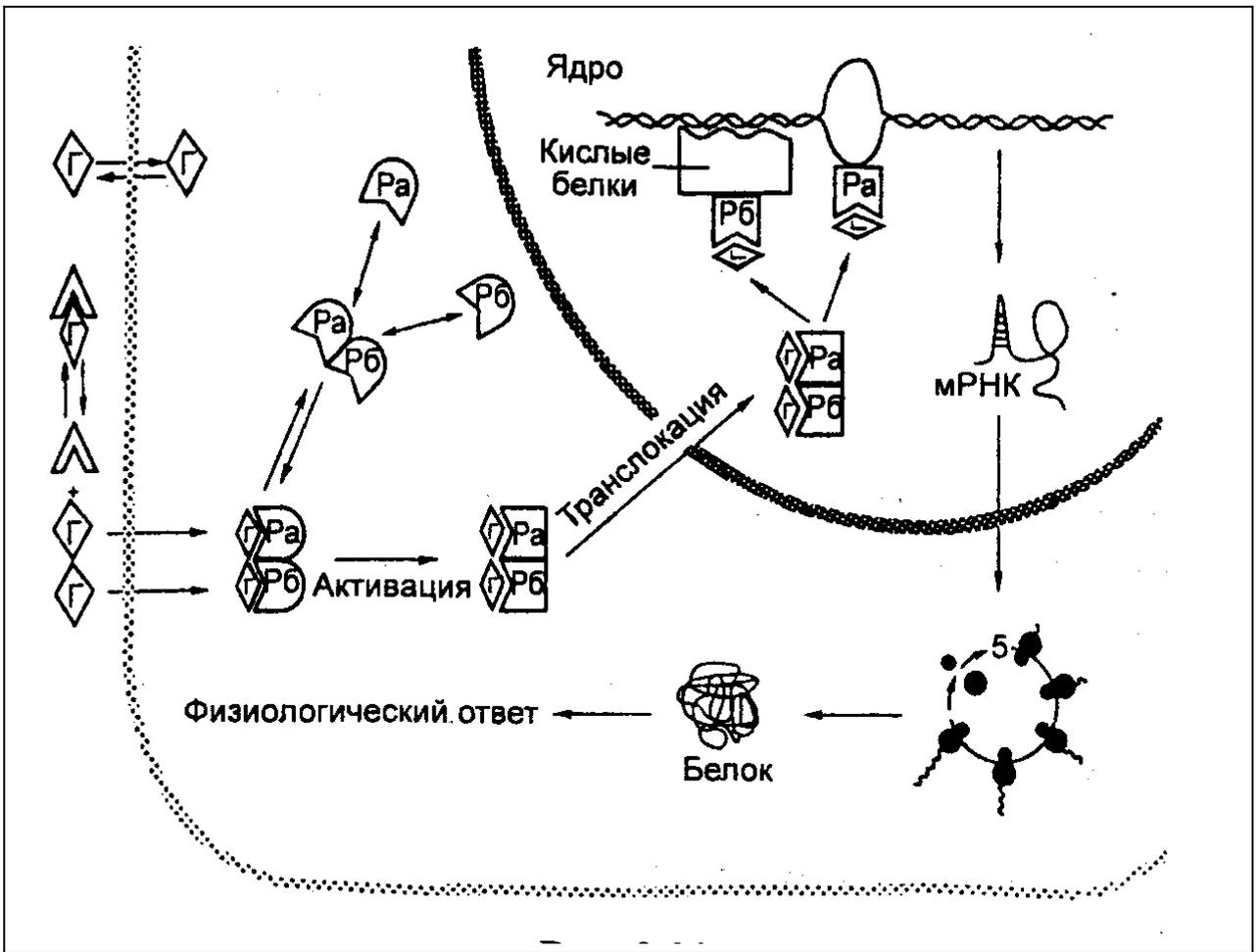


Рис. 11. Механизм действия стероидных гормонов Pa и Pб — две субъединицы рецептора; Г — гормон.

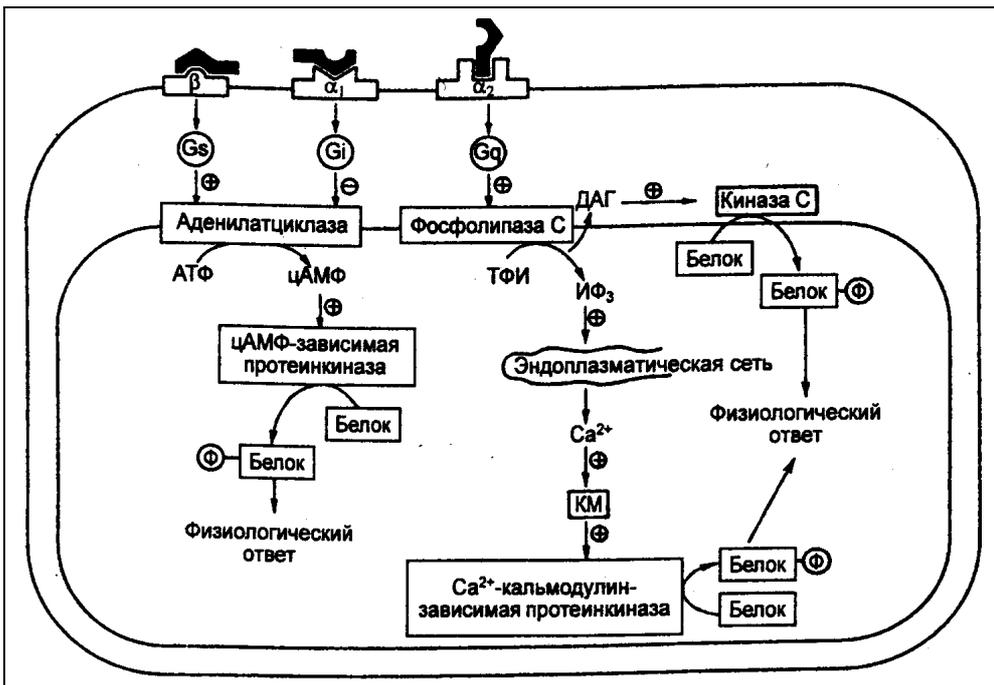


Рис. 12. Механизм проведения гормонального сигнала в клетке при участии вторичных посредников

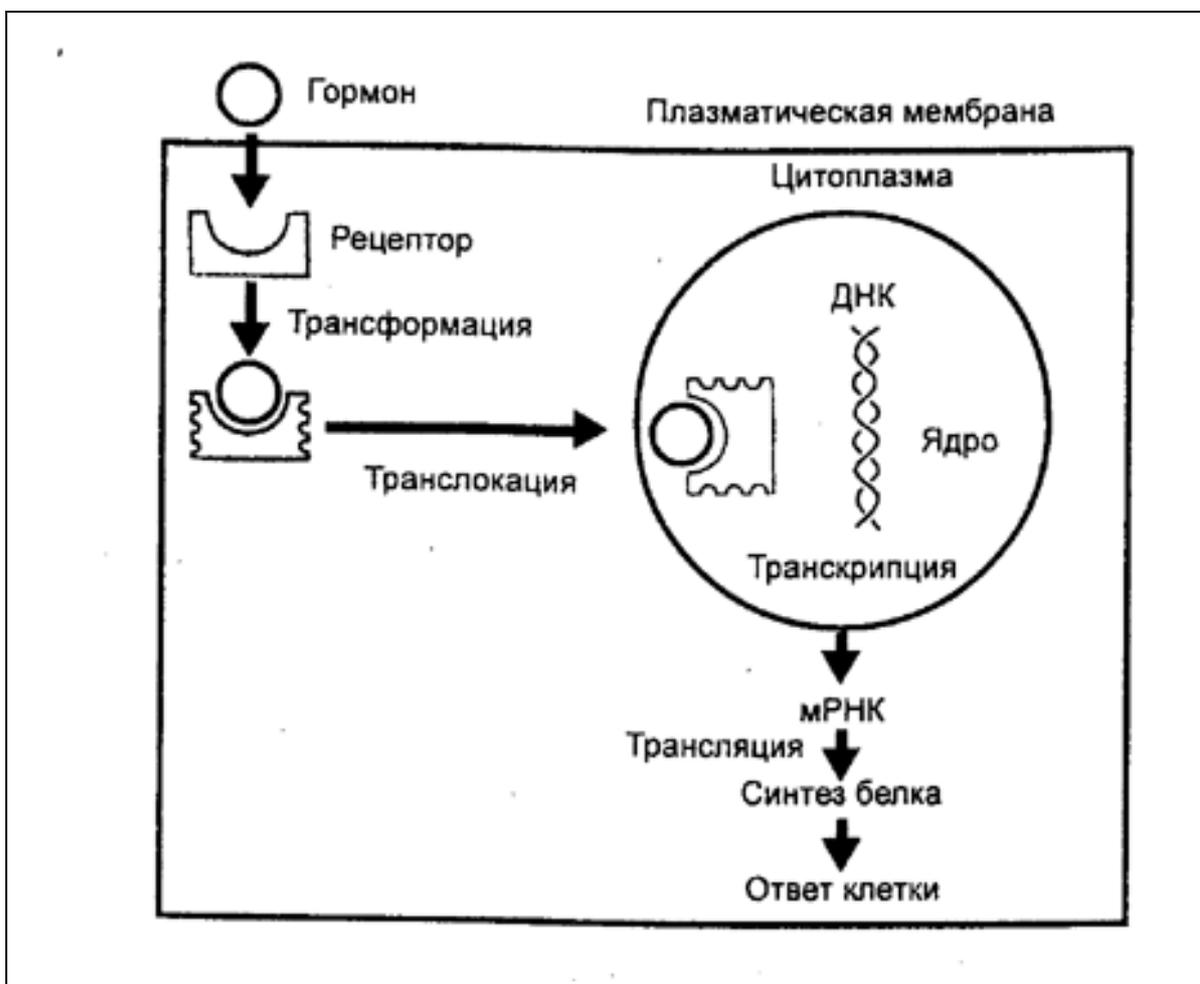


Рис. 13. Взаимодействие гормона с внутриклеточным рецептором

### Контрольные вопросы

1. Гипоталамо-гипофизарная система.
2. Щитовидная железа.
3. Надпочечники.
4. Поджелудочная железа.
5. Рецепторы гормона.

### Тема 5. Физиология кровообращения.

#### Задание.

1. Нарисовать схему кровообращения.
2. Нарисовать схему фаз сердечного цикла.
3. Нарисовать схему общей иннервации сердца.
4. Нарисовать схему сосудодвигательного центра.

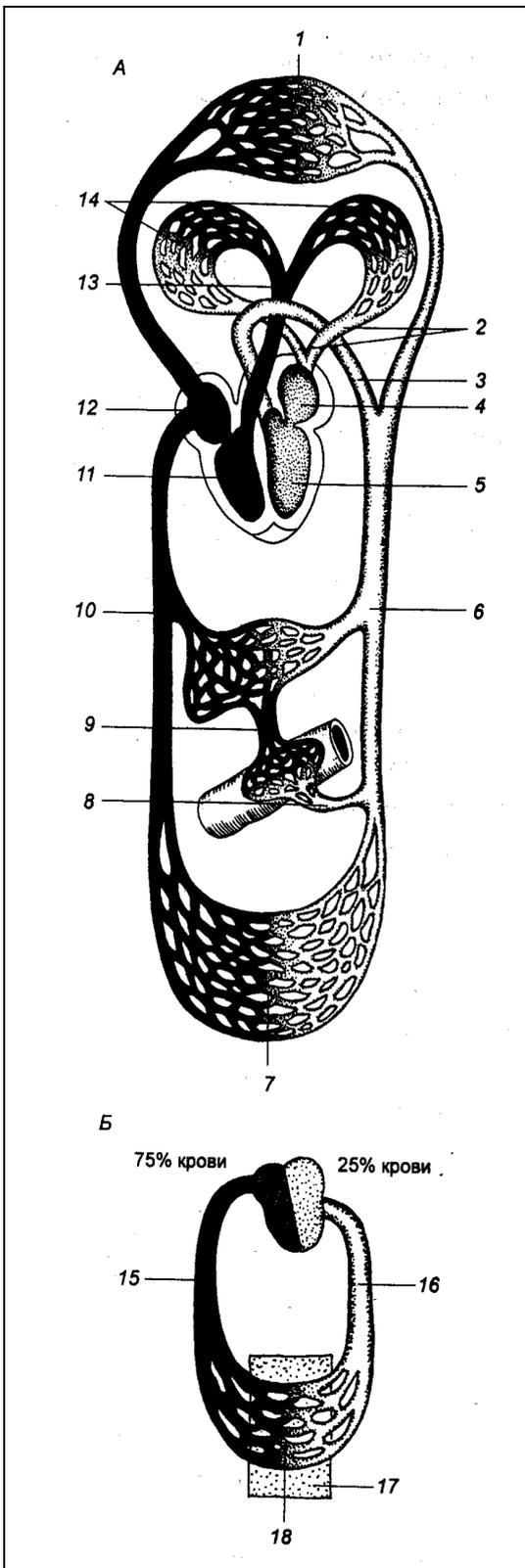


Рис. 1. Кровообращение (А) и распределение крови в сосудах различного типа (Б)

1 — капилляры головы, 2 — легочная вена, 3 — дуга аорты, 4 — левое предсердие, 5 — левый желудочек, 6 — брюшная аорта, 7 — капилляры большого круга, 8 — кишечная артерия, 9 — воротная вена, 10 — печеночная вена, 11 — правый желудочек, 12 — правое предсердие, 13 — легочная артерия, 14 — капилляры, 15 — русло емкостных сосудов, 16 — русло резистивных сосудов, 17 — ткани, 18 — русло обменных сосудов.

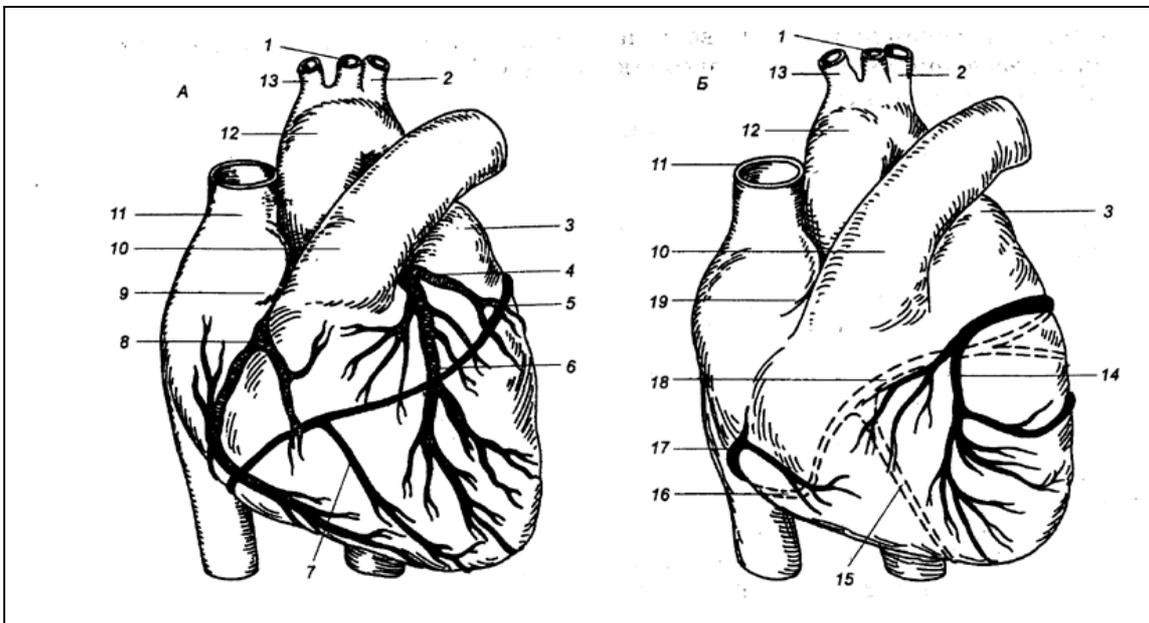


Рис. 2. Внешний вид сердца, его главных артерий (А) и вен (Б)

1 — левая общая сонная артерия, 2 — левая подключичная артерия, 3 — левое предсердие, 4 — левая венечная артерия, 5 — левая нисходящая ветвь венечной артерии, 6 — правая венечная артерия, 7 — задняя нисходящая ветвь левой венечной артерии. 8 — правая верхняя полая вена, 9 — левая верхняя полая вена, 10 — левая вена предсердия, 11 — левая вена предсердия, 12 — аорта, 13 — плечеголовный ствол, 14 — большая вена сердца, 15 — средняя вена сердца, 16 — малая вена сердца, 17 — левая вена предсердия, 18 — левая вена предсердия, 19 — правое предсердие (оттянуто).

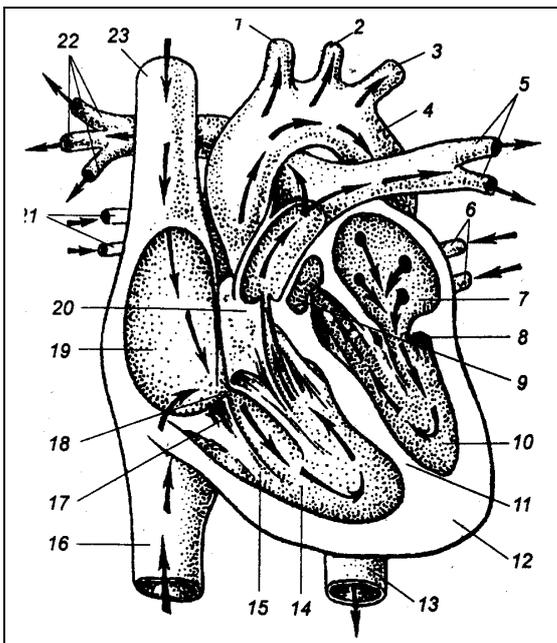


Рис. 3. Внутреннее строение сердца

Видны клапаны и места впадения и выхода основных артерий и вен. 1 — плечеголовный ствол, 2 — левая общая сонная артерия, 3 — левая подключичная артерия, 4 — аорта, 5 — ветви левой легочной артерии, 6 — левые легочные вены, 7 — левое предсердие, 8 — двустворчатый (левый атриовентрикулярный) клапан, 9 — аортальный полулунный клапан, 10 — левый желудочек, 11 — межжелудочковая перегородка, 12 — верхушка сердца, 13 — нисходящая аорта, 14 — правый желудочек, 15 — сосочковая мышца, 16 — нижняя полая вена, 17 — сухожильные нити, 18 — трехстворчатый (правый атриовентрикулярный) клапан, 19 — правое предсердие, 20 — полулунный клапан легочной артерии, 21 — правые легочные вены, 22 — ветви правой легочной артерии, 23 — верхняя полая вена.

#### Свойства сердечной мышцы

К основным свойствам сердечной мышцы относятся автоматия, возбудимость, проводимость, сократимость.

**Автоматия сердца.** Способность к ритмическому сокращению без всяких видимых раздражений под влиянием импульсов, возникающих в самом органе, является характерной особенностью сердца. Это свойство называется *автоматизмом*. В том случае, когда импульсы появляются в мышечных волокнах, сердечная деятельность считается *миогенной*, если же импульсы возникают в клетках нервных ганглиев сердца — *нейрогенной*.

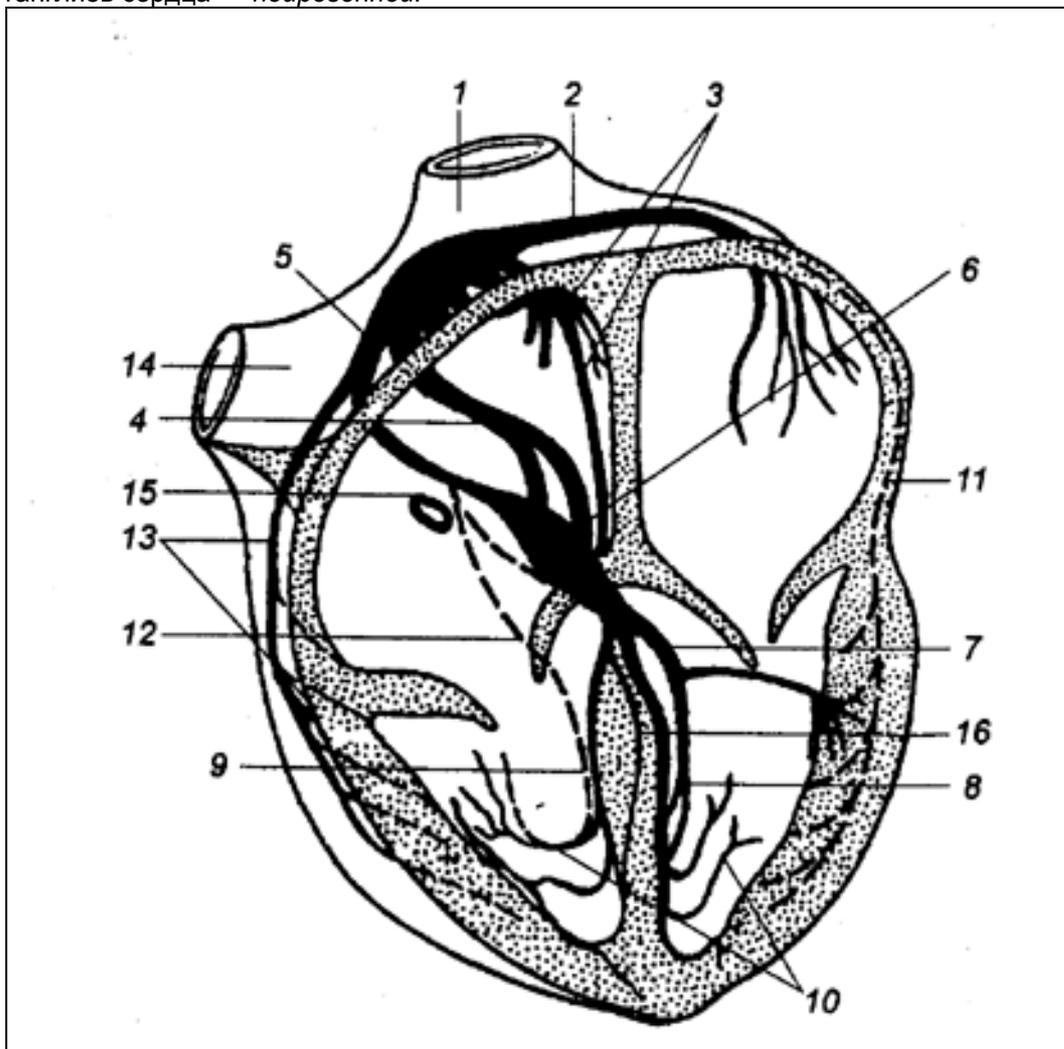


Рис. 4. Проводящая система сердца

1 — верхняя полая вена, 2 — синусно—предсердный узел, 3 — передний межузловой и межпредсердный пучки Бахмана, 4 — средний межузловой пучок Венкенбаха, 5 — задний межузловой пучок Торела, 6 — предсердно—желудочковый узел, 7 — предсердно—желудочковый пучок (Гиса), 8, 9 — левая и правая ножки пучка Гиса, 10 — субэндокардиальная сеть волокон Пуркинье, 11 — пучок Кента, 12 — пучок Махайма, 13 — пучок Паладино, 14 — нижняя полая вена, 15 — венечный синус, 16 — передняя ветвь ножки пучка Гиса.

**Возбудимость сердечной мышцы.** Под действием электрических, химических, термических и других раздражителей сердце способно приходить в *состояние возбуждения*. В основе процесса возбуждения лежит появление отрицательного электрического потенциала в первоначально возбужденном участке.

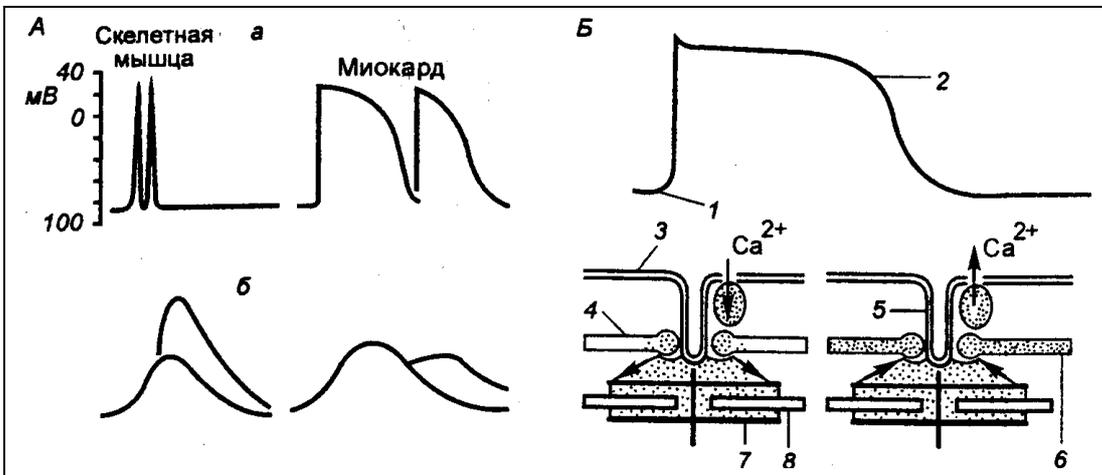


Рис. 5. Потенциалы, действия и сокращение скелетной и сердечной мышц (А) и соответствующие им. изменения сократительного аппарата (Б)  
 а — потенциалы действия, б — изометрическое сокращение, 1 — начало сокращения, 2 — расслабление, 3 — сарколемма, 4 — миоплазма, 5 — поперечная трубочка, 6 — продольная трубочка, 7 — актив, 8 — миозин, стрелками обозначено движение ионов  $Ca^{2+}$ .

### Механическая работа сердца

Сердце нагнетает кровь благодаря ритмическому последовательному сокращению мышечных волокон предсердий и желудочков. Его механической деятельностью управляют процессы возбуждения. Наличие проводящей системы сердца, общих слоев миокарда у обоих предсердий, одновременного прихода возбуждения по ножкам пучка Гиса и волокнам Пуркинью к клеткам миокарда желудочков делают сокращение предсердий и позже сокращение желудочков практически одновременным. Несмотря на большую сложность процессов, лежащих в основе сердечной деятельности, сердце построено по принципу *насоса ритмического действия*. Как и всякий насос для перекачивания жидкости, оно снабжено двумя видами клапанов, расположенных на входе и выходе желудочков.

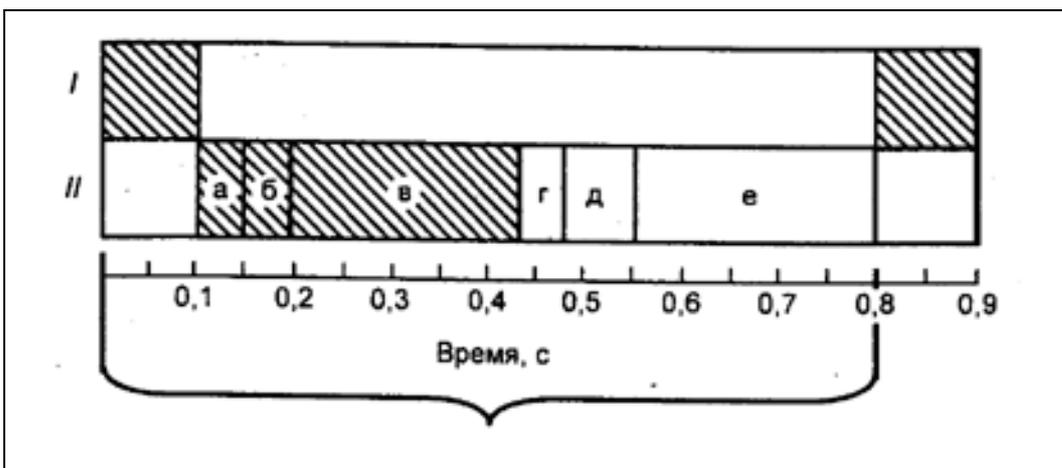


Рис. 6. Фазы сердечного цикла  
 I — предсердия; II — желудочки; фаза систолы заштрихована, фаза диастолы — светлая; а — асинхронное сокращение; б — изометрическое сокращение (а + б — фаза напряжения); в — фаза изгнания; г — протодиастолический период; д — изометрическое расслабление; е — фаза наполнения желудочков.

### РЕГУЛЯЦИЯ РАБОТЫ СЕРДЦА

### **Внутрисердечная нервная регуляция**

Внутрисердечный уровень регуляции является автономным. Собственная нервная регуляция сердца осуществляется метасимпатической нервной системой, нейроны которой располагаются в интрамуральных ганглиях сердца. Метасимпатическая нервная система обладает полным набором функциональных элементов, необходимых для самостоятельной рефлекторной деятельности: сенсорными клетками, интегрирующим интернейронным аппаратом, двигательными нейронами.

Сенсорные нейроны обслуживают не только внутрисердечные механизмы регуляции. По их аксонам, проходящим в составе блуждающих и симпатических нервов, чувствительная импульсация может достигать высших отделов нервной системы. В свою очередь, на вставочных и моторных метасимпатических нейронах синаптически оканчиваются преганглионарные волокна блуждающего нерва и сердечных симпатических ветвей, т. е. метасимпатические нейроны — общий конечный путь для импульсов внутрисердечного и центрального происхождения.

*Местные сердечные рефлексy*, осуществляемые метасимпатической нервной системой, регулируют уровень сердечной деятельности в соответствии с потребностями общей гемодинамики организма. Например, раздражение рецепторов растяжения при усилении притока крови и переполнении коронарных сосудов сопровождается ослаблением силы сердечных сокращений, уменьшением притока крови. В результате в артериальную систему перекачивается меньший объем крови. Она задерживается в венах, обладающих большей емкостью, предотвращая, таким образом, внезапный выброс излишней крови в артерии, который мог бы привести к тяжелым последствиям для организма.

Опасно для организма и уменьшение сердечного выброса. Оно может вызвать критическое для жизни падение артериального давления. При недостаточном растяжении механорецепторов сердца из-за слабого заполнения его камер кровью возникает процесс рефлекторного возрастания силы сердечных сокращений, что в результате приводит к более интенсивному перекачиванию крови в *аорту*, усилению притока из вен и более полному заполнению камер во время диастолы!

Следовательно, осуществляемые метасимпатической нервной системой внутрисердечные периферические рефлексy выполняют в организме защитную роль, поддерживая стабильность наполнения кровью артериальной системы.

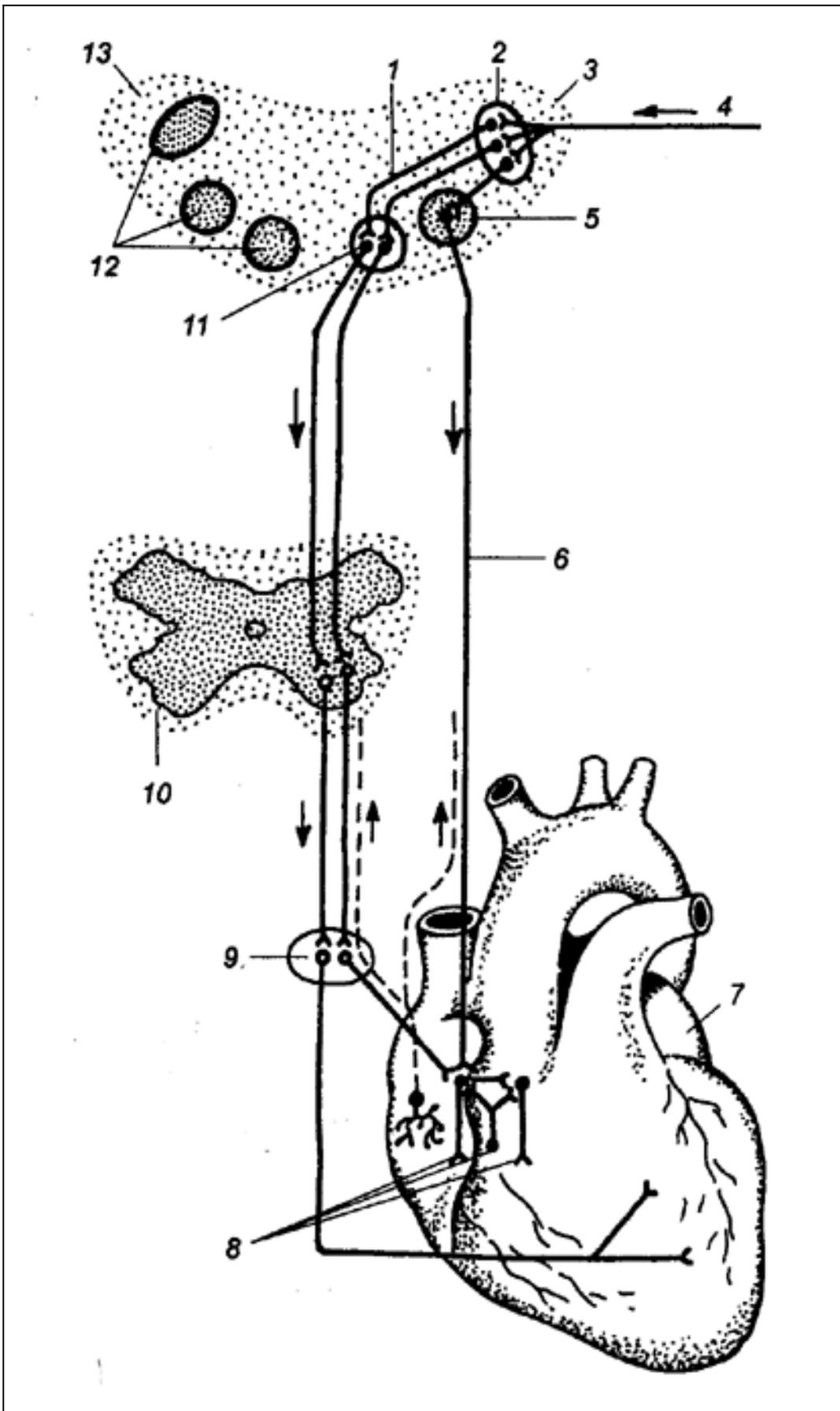


Рис. 7. Общая иннервация сердца  
 1 — мозжечковые влияния, 2 — ядро одиночного пути, 3 — гипоталамические влияния, 4 — афференты от периферических механо- и хеморецепторов, 5 — ядро блуждающего нерва, 6 — блуждающий нерв, 7 — сердце, 8 — метасимпатическая

нервная сеть, 9 — симпатический узел, 10 — спинной мозг, 11 — ядро сосудодвигательного центра, 12 — стволые центры, 13 — ствол мозга.

**Симпатические влияния.** Влияние на сердце раздражения симпатического нерва впервые исследовали И. Ф. Цион (1867), а затем в 80—х гг. одновременно И. П. Павлов и У. Гаскелл. Оказалось, что симпатический нерв, как и блуждающий, влияет на все стороны сердечной функции. Однако это влияние имеет противоположную направленность по сравнению с раздражением блуждающего нерва и проявляется в учащении сокращений сердца — *положительный хронотропный эффект*, усилении сокращений предсердий и желудочков — *положительный инотропный эффект*, улучшении проведения возбуждения в сердце — *положительный дромотропный эффект*, повышении возбудимости сердца — *положительный батмотропный эффект*.

Среди симпатических ветвей, идущих к сердцу, как установил И. П. Павлов находятся волокна, раздражение которых вызывает избирательное увеличение силы сердечных сокращений, это *усиливающий нерв сердца*. По мнению И. П. Павлова, этот нерв играет трофическую роль, он оказывает влияние на проведение возбуждения в сердечной мышце. Посредством его стимуляции можно снять блокаду проведения возбуждения в предсердно—желудочковом узле.

### **Гуморальная регуляция**

Гуморальная регуляция деятельности сердца осуществляется биологически активными веществами, выделяющимися в кровь и лимфу из эндокринных желез, а также ионным составом межклеточной жидкости. Эта регуляция в наибольшей степени присуща *адреналину*, секретлируемому мозговым слоем надпочечников. Адреналин выделяется в кровь при эмоциональных нагрузках, физическом напряжении и других состояниях. Его взаимодействие с ( $\beta$ —адренорецепторами кардиомиоцитов приводит к активации внутриклеточного фермента *аденилатциклазы*. Последний ускоряет образование циклического АМФ (цАМФ). В свою очередь, цАМФ необходим для превращения неактивной фосфорилазы в активную. Активная фосфорилаза обеспечивает снабжение миокарда энергией путем расщепления внутриклеточного гликогена с образованием глюкозы. Адреналин повышает также проницаемость клеточных мембран для ионов  $Ca^{2+}$

Важное значение имеет гормон поджелудочной железы и кишки — *глюкагон*. Он оказывает на сердце положительный инотропный эффект путем стимуляции аденилатциклазы. Гормон щитовидной железы — *тироксин* — увеличивает частоту сердечных сокращений и повышает чувствительность сердца к симпатическим воздействиям. Гормоны коры надпочечников — *кортикостероиды*, биологически активный полипептид — *ангиотензин II*, вещество энтерохромафинных клеток кишки — *серотонин* — увеличивают силу сокращений миокарда.

Большое влияние на деятельность сердечной мышцы оказывает *ионный состав среды*. Повышение содержания во внеклеточной среде  $K^+$  угнетает деятельность сердца. При этом вследствие изменения градиента концентрации иона увеличивается проницаемость мембран для  $K^+$  падают возбудимость, скорость проведения возбуждения и длительность ПД. В этих условиях синусно—предсердный узел перестает выполнять роль водителя ритма. Подобным образом на сердце влияют ионы  $HCO_3^-$  и  $H^+$ . Ионы  $Ca^{2+}$  повышают возбудимость и проводимость мышечных волокон, активируя фосфорилазу и обеспечивая сопряжение возбуждения и сокращения.

### **Корковая регуляция**

Кора головного мозга является органом психической деятельности обеспечивающим целостные приспособительные реакции организма. Многочисленные наблюдения показывают, что работа сердца изменяется при действии условия, влияющих на деятельность коры мозга: боли, страха, радости, тревоги, ярости и т. п. Например, у спортсменов наблюдается так называемое *предстартовое состояние*, проявляющееся учащением сердцебиения. Оно связано с активацией корой мозга гипоталамо—гипофизарной системы и надпочечников выделяющих адреналин в кровь. Сигналы, непосредственно предвещающие возникновение этих ситуаций или возможность их наступления, способны по механизму условного рефлекса вызывать перестройку функций сердца, чтобы обеспечить предстоящую деятельность организма.

Влияние коры полушарий на работу сердца подтверждается многочисленными наблюдениями с образованием экстероцептивных и интероцептивных условных рефлексов. В обоих случаях модулирующие влияния коры направлены к центрам продолговатого и спинного мозга, где формируется эфферентная импульсация к сердцу. Она приспособливает работу сердца к текущим или предстоящим потребностям организма в целом, отдельных органов и систем и, наконец, самого сердца. При очень сложных ситуациях, действиях чрезвычайных раздражителей могут возникнуть нарушения и срывы высших регуляторных механизмов (*неврозы*). В этих случаях параллельно с расстройствами поведенческих реакций возможны существенные нарушения деятельности сердца.

## СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

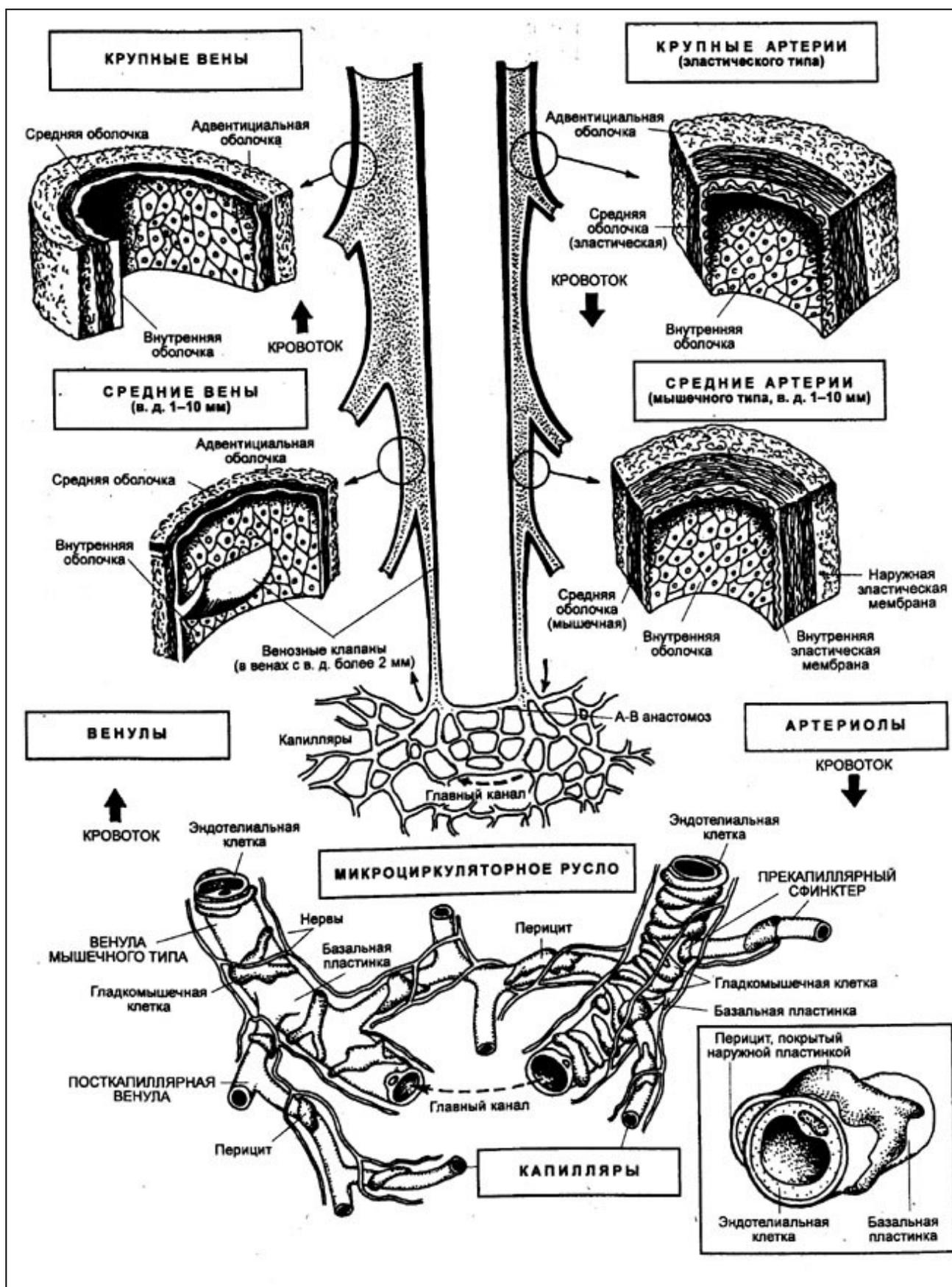


Рис. 8. Основные структуры, сосудистой системы млекопитающих

Кровь поступает из крупных артерий в крупные вены через микроциркуляторные русла;  $v$ . д. — внутренний диаметр; А—В — артерио—венозный.

У млекопитающих большой круг кровообращения начинается от левого желудочка сердца аортой, которая ветвится на многочисленные артерии, дающие начало регионарным сосудистым сетям. По мере ветвления число артерий возрастает, диаметр их уменьшается. Эти артерии снабжают кровью каждый отдельный орган (кожу, мышцы, печень, сердце, легкие, мозг и т. д.). В толще органов мельчайшие артерии (*артериолы*) формируют густое сплетение мелких сосудов с тонкими стенками — *капиллярную сеть*. Именно здесь происходит обмен веществами вены между клетками и кровью. Общая площадь поверхности всех капилляров организма достигает у человека  $1000 \text{ м}^2$ . Сливаясь между собой, капилляры образуют *венулы*. Процесс слияния заканчивается двумя большими венами — *краниальной* и *каудальной полыми венами*, впадающими в правое предсердие. Таково общее правило. Исключением являются кишка и селезенка; сосуды, несущие от них венозную кровь, разветвляются в печени еще на одну систему капилляров (*портальное кровообращение*), после чего кровь по печеночным венам попадает в каудальную полую вену.

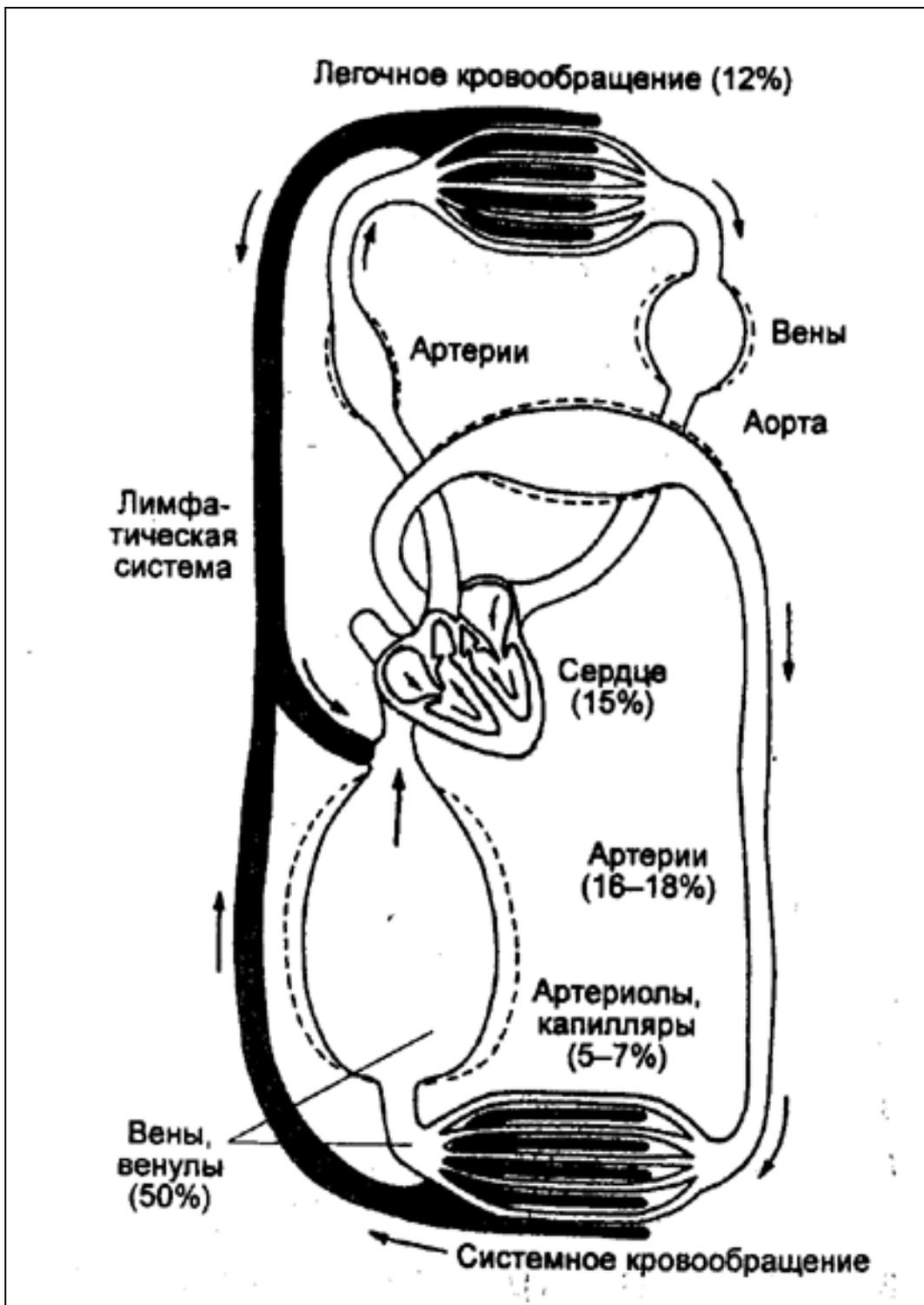


Рис. 9. Кровообращение млекопитающего .

В процентах указано относительное содержание крови в различных участках сердечнососудистой системы.

*Малый круг кровообращения* начинается от правого желудочка легочной артерией, которая, разветвляясь, переходит в сосудистые сети легких и заканчивается легочными венами, впадающими в левое предсердие. В итоге оба круга кровообращения замыкаются. *Легочная артерия* — единственная в организме артерия, по которой из правого желудочка в легкие течет венозная кровь, а *легочная вена* — единственная вена, по которой из легких в левое предсердие течет обогащенная кислородом артериальная кровь.

Помимо большого и малого круга кровообращения в организме существует *система лимфатических сосудов* (см. разд. 9.10). Эта система осуществляет резорбцию межклеточной жидкости и белка из тканей, образование лимфы и отведение ее в венозную систему. В органах наряду с кровеносными капиллярами существуют сети лимфатических капилляров, из кото-

рых начинаются лимфатические сосуды. Из сплетений мелких лимфатических сосудов формируются более крупные. Они отводят лимфу из органов к регионарным лимфатическим узлам. Пройдя через узлы, лимфа поступает в лимфатические стволы, а затем в грудной проток и правый лимфатический проток, впадающие в вены.

Сосуды, составляющие большой и малый круг кровообращения (табл. 9.1), подразделяют на несколько типов: амортизирующие, резистивные, сосуды—сфинктеры, обменные, емкостные, шунтирующие.

К *амортизирующим* сосудам относят аорту, легочную артерию и прилежащие к ним участки крупных сосудов. В их средней оболочке преобладают эластические элементы. Благодаря такому приспособлению сглаживаются возникающие во время регулярных систол подьемы артериального давления.

*Резистивные сосуды* — концевые артерии и артериолы — характеризуются *толстыми гладкомышечными стенками*, способными при сокращении изменять величину просвета, что является основным механизмом регуляции кровоснабжения различных органов.

*Сосуды—сфинктеры* являются последними участками прекапиллярных артериол. Они, как и резистивные сосуды, также *способны изменять свой внутренний диаметр*, определяя тем самым число функционирующих капилляров и, соответственно, величину обменной поверхности.

К *обменным* сосудам относят капилляры, в которых происходит обмен различных веществ и газов между кровью и тканевой жидкостью. Стенки капилляров состоят из *одного слоя эпителия и звездчатых клеток*. Способность к сокращению у капилляров отсутствует: величина их просвета зависит от давления в резистивных сосудах.

*Емкостное звено* сердечно—сосудистой системы составляют посткапиллярные вены, вены и крупные вены. Вены по строению сходны с артериями, но их средняя оболочка значительно тоньше. Они имеют также *клапаны*, препятствующие обратному току венозной крови. Вены могут вмещать и выбрасывать большие количества крови, способствуя тем самым ее перераспределению в организме. Наиболее емкими являются вены печени, брюшной полости, подсосочкового сплетения кожи.

Таблица 1

### Сравнение структуры и функций артерий, капилляров и вен

Артерии	Капилляры	Вены
Несут кровь от сердца	Соединяют артерии с венами. Служат местом обмена веществами между кровью и тканями	Несут кровь к сердцу
Средний слой стенки толстый, состоит из эластических и мышечных волокон	Средний слой отсутствует. Стенки состоят только из эндотелия и не содержат	Средний слой относительно тонкий и содержит мало мышечных элементов. Эластические волокна немногочисленны
Полулунные клапаны отсутствуют	Полулунные клапаны отсутствуют	По всей длине имеются полулунные клапаны, препятствующие обратному току крови
Давление крови высокое и пульсирующее	Давление крови понижающееся, неппульсирующее	Давление крови низкое, неппульсирующее

<i>Кровь течет быстро</i>	<i>Течение крови замедляется</i>	<i>Кровь течет медленно</i>
<i>Кровь оксигенированная, за исключением легочных артерий</i>	<i>Смешанная оксигенированная и дезоксигенированная кровь</i>	<i>Кровь дезоксигенированная, за исключением легочных вен</i>

*Шунтирующие* сосуды находятся лишь в некоторых областях тела (койка уха, носа, стопы и других органов) и представляют *анастомозы*, связывающие между собой артериальное русло с венозным (артериолы и венулы), минуя капилляры. При открытом состоянии этих сосудов кровь устремляется в венозное русло, резко уменьшая или полностью прекращая кровоток в капиллярах. Шунтирующие сосуды выполняют функцию регуляции регионарного периферического кровотока. Они участвуют в терморегуляции, регуляции давления крови, ее распределении.

#### **Основные законы гемодинамики**

*Гемодинамика* — раздел физиологии кровообращения, использующий законы гидродинамики (физические явления движения жидкости в замкнутых сосудах) для исследования причин, условий и механизмов движения крови в сердечно—сосудистой системе. Гемодинамика определяется двумя силами: *давлением*, которое оказывает влияние на жидкость, и *сопротивлением*, которое она испытывает при трении о стенки сосудов и вихревых движениях.

Силой, создающей давление в сосудистой системе, является сердце. У человека среднего возраста при каждом сокращении сердца в сосудистую систему выталкивается 60—70 мл крови (*систолический объем*) или 4—5 л/мин (*минутный объем*). Движущей силой крови служат разность давлений, возникающая в начале и конце трубки.

Почти во всех отделах сосудистой системы кровоток носит *ламинарный характер* — кровь движется отдельными слоями параллельно оси сосуда. При этом слой, прилегающий к стенке сосуда, остается практически неподвижным, по этому слою скользит второй, а по нему, в свою очередь, третий и т. д. Форменные элементы крови составляют центральный, осевой поток, плазма движется ближе к стенке сосуда. Следовательно, чем меньше диаметр сосуда, тем ближе располагаются центральные слои к стенке и больше тормозится скорость их движения из—за вязкого взаимодействия со стенкой. В целом это означает, что в мелких сосудах скорость кровотока ниже, чем в крупных. В правильности этого положения легко убедиться, сопоставив скорости кровотока в разных участках сосудистого русла. В аорте она составляет 50—70 см/с, в артериях — от 40 до 10, артериолах — 10—0,1, капиллярах — меньше 0,1, венулах — меньше 0,3, венах — 0,3—5,0, полой вене — 5—20 см/с.

Наряду с ламинарным в сосудистой системе существует *турбулентное движение* с характерным завихрением крови. Частицы крови перемещаются не только, параллельно оси сосуда, как при ламинарном кровотоке, но и перпендикулярно ей. Результатом такого сложного перемещения является значительное увеличение внутреннего трения жидкости. В этом случае объемная скорость тока крови будет уже не пропорциональной градиенту давления, а примерно равной квадратному корню из него. Турбулентное движение *обычно* возникает в местах разветвлений и сужений артерий, в участках крутых изгибов сосудов.

Кровь представляет собой взвесь форменных элементов в коллоидно—солевом растворе, она обладает определенной *вязкостью*, не являющейся величиной постоянной. При протекании крови через капилляр, диаметр которого меньше 1 мм, вязкость уменьшается. Последующее уменьшение диаметра капилляра еще более уменьшает вязкость протекающей крови. Этот гемодинамический парадокс объясняется тем, что во время движения крови эритроциты сосредоточиваются в центре потока. Пристеночный же слой состоит из чистой плазмы с гораздо меньшей вязкостью, по которому легко скользят форменные элементы. В итоге улучшаются условия тока крови и происходит снижение перепадов давления, что, в общем, компенсирует увеличение вязкости крови и снижение скорости ее тока в мелких артери-

ях. Переход от ламинарного движения крови к турбулентному сопровождается значительным ростом сопротивления течению крови.

Соотношение между характером течения жидкости в жестких трубках и давлением обычно определяют по *формуле Пуазейля*. Используя эту формулу, можно вычислить сопротивление  $R$  току крови в зависимости от ее вязкости  $\eta$ , длины  $l$  и радиуса  $r$  сосуда:

$$R=8l\eta/\pi r^2$$

Сосудистую систему в целом можно представить в виде последовательно и параллельно соединенных трубок разной длины и диаметра. В случае последовательного соединения общее сопротивление составляет сумму сопротивлений отдельных сосудов:  $R = R_1 + R_2 + \dots + R_n$ . При параллельном соединении величину сопротивления вычисляют по другой формуле:  $1/R = 1/R_1 + 1/R_2 + \dots + 1/R_n$ . Учитывая сложность геометрии сосудов всего организма, ее непостоянство, зависящее от открытия и закрытия шунтов, коллатералей, степени сокращения гладких мышц, эластичности стенок, изменения вязкости крови и других причин, в реальных условиях рассчитать величину сосудистого сопротивления трудно. Поэтому его принято определять как частное от деления кровяного давления  $P$  на минутный объем крови  $Q$ :

$$R = P/Q.$$

Для всей сосудистой системы организма в целом эта формула применима лишь при том условии, если в конце системы, т. е. в полых венах вблизи места их впадения в сердце, давление будет близким к нулю. Соответственно при необходимости вычисления сопротивления отдельного участка сосудистой системы формула приобретает вид

$$R=P_1-P_2/Q$$

Значения  $P_1$  и  $P_2$  отражают давление в начале и конце определяемого участка.

*Основная кинетическая энергия*, необходимая для движения крови, сообщается ей сердцем во время систолы. Одна часть этой энергии расходуется на проталкивание крови, другая — превращается в потенциальную энергию растяжимой во время систолы эластичной стенки аорты, крупных и средних артерий. Их свойства зависят от наличия эластических и коллагеновых волокон, растяжимость которых примерно в шесть раз выше, чем, например, резиновых нитей той же толщины. Во время диастолы энергия стенки аорты и сосудов переходит в кинетическую энергию движения крови.

Кроме эластичности и растяжимости, т. е. пассивных свойств, сосуды обладают еще способностью активно реагировать на изменение в них кровяного давления. При повышении давления гладкие мышцы стенок сокращаются и диаметр сосуда уменьшается. Таким образом, пульсирующий ток крови, создаваемый функцией сердца, благодаря особенностям аорты и крупных сосудов выравнивается и становится относительно непрерывным.

*Основными показателями гемодинамики* являются объемная скорость, скорость кругооборота крови, давление в разных областях сосудистой системы.

*Объемная скорость движения крови* характеризует ее количество (в миллилитрах), протекающее через поперечное сечение сосуда за единицу времени (1 мин). Объемная скорость кровотока прямо пропорциональна перепаду давления в начале и конце сосуда и обратно пропорциональна его сопротивлению току крови. В организме отток крови от сердца соответствует ее притоку к нему. Это означает, что объем крови, протекающей за единицу времени через всю артериальную и всю венозную систему большого и малого круга кровообращения, одинаков.

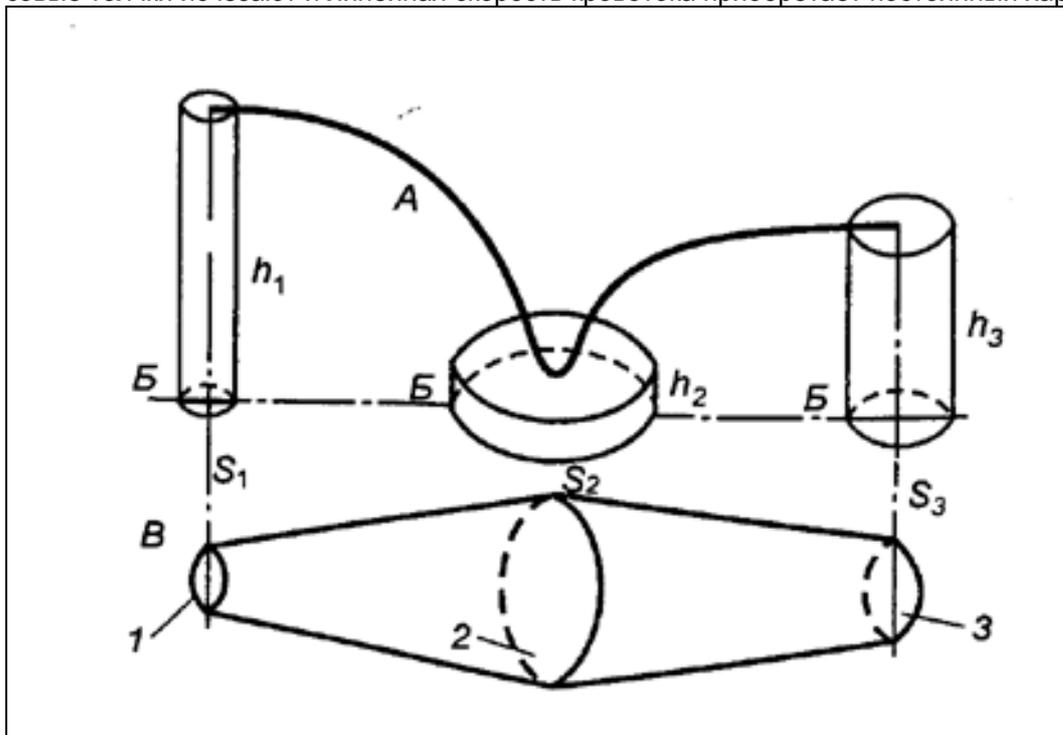
*Линейная скорость движения крови ( $v$ )* характеризует скорость перемещения ее частиц вдоль сосуда при ламинарном потоке. Она выражается в сантиметрах в секунду и определяется как отношение объемной скорости кровотока  $Q$  к площади поперечного сечения сосуда  $\pi r^2$ :

$$v=Q/\pi r^2$$

Полученная таким образом величина является сугубо средним показателем, так как, согласно законам ламинарного движения, скорость перемещения крови в центре сосуда является максимальной и падает в слоях, прилежащих к сосудистой стенке.

Линейная скорость кровотока различна и в отдельных участках сосудистого русла по ходу сосудистого дерева. Она зависит от общей суммы площади просветов сосудов этого калибра в рассматриваемом участке. Наименьшим поперечным сечением характеризуется аорта, в связи с чем и скорость движения крови в ней самая большая — 50—70 см/с. Наибольшей суммарной площадью поперечного сечения обладают капилляры, у млекопитающих она приблизительно в 600—800 раз больше площади поперечного сечения аорты. Соответственно и скорость крови здесь около 0,05 см/с. В артериях она составляет 20—40 см/с, в артериолах

— 0,5 см/с. В силу того, что при слиянии вен их суммарный просвет уменьшается, линейная скорость кровотока снова возрастает, достигая в полой вене 20 см/с (рис. 9.30). Кровь выталкивается отдельными порциями, поэтому кровоток в аорте и артериях пульсирует. При этом его линейная скорость возрастает в фазе систолы и снижается во время диастолы. В капиллярной сети в силу особенностей строения предшествующих ей артерий пульсовые толчки исчезают и линейная скорость кровотока приобретает постоянный характер.



*Скорость кругооборота крови* отражает время, за которое частица крови проходит большой и малый круг кровообращения. Для определения скорости кругооборота обычно используют введение радиоактивной метки с последующим контролем ее появления в соответствующей области. У человека минимальное время полного кругооборота составляет 20—23 с. При этом на прохождение малого круга кровообращения приходится около 1/5 времени, а на прохождение большого — нередко 4/5.

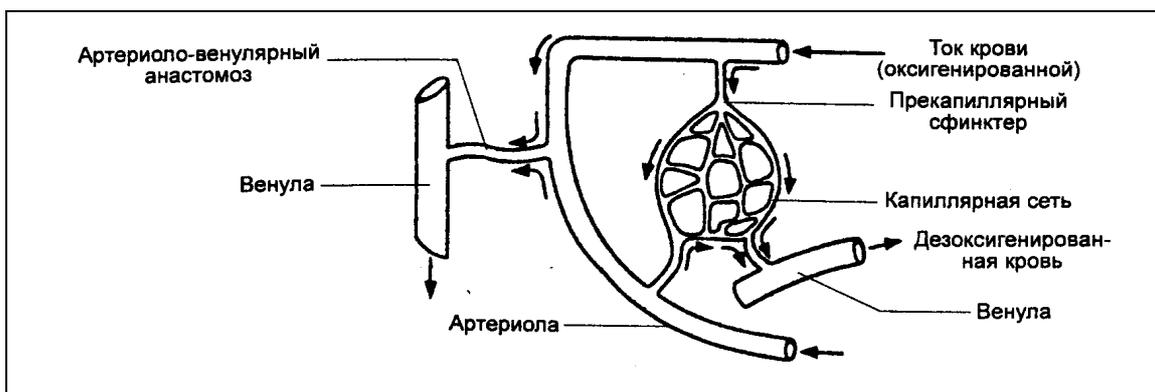


Рис. 11. Возможные пути перехода крови из артериолы в венулу

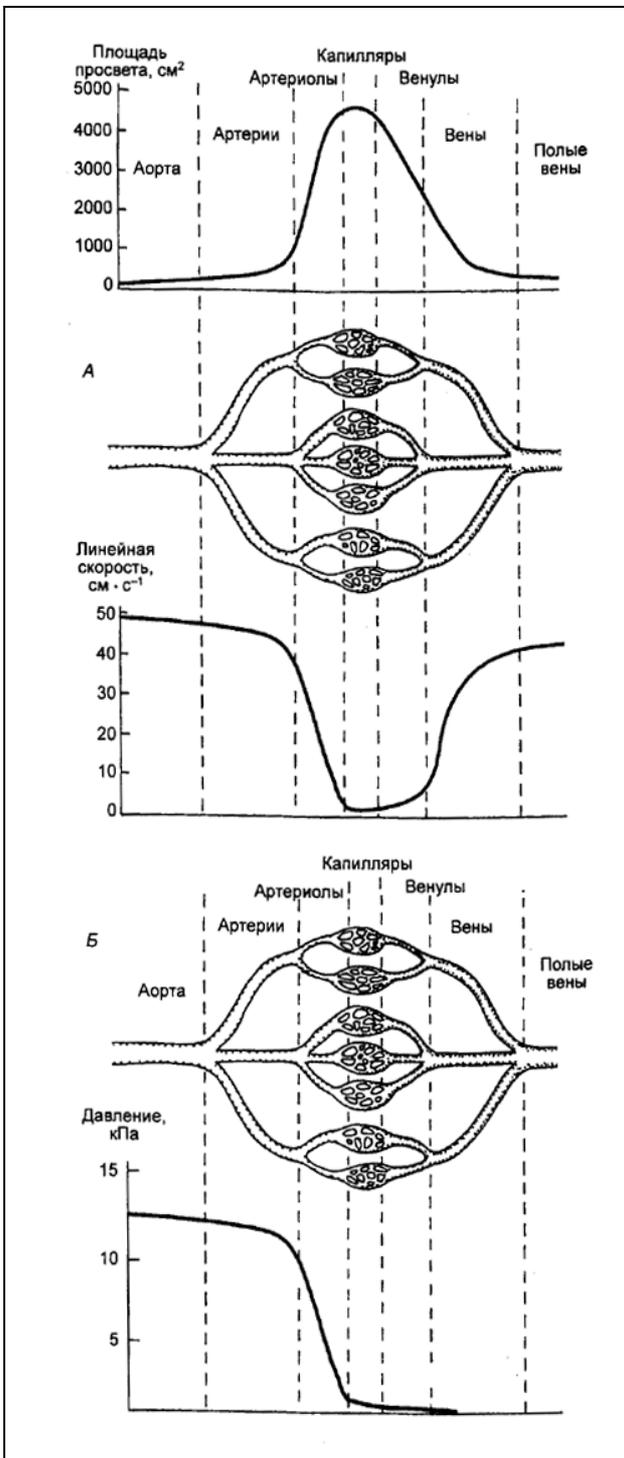


Рис. 12. Скорость кровотока и величина давления в разных областях кровяного русла

А — линейная скорость кровотока в сосудах каждого отдела кровяного русла обратно пропорциональна площади поверхности поперечного сечения этого отдела. наиболее высока эта скорость в магистральных артериях и венах и наиболее низка — в капиллярах; напротив, суммарная площадь поверхностей поперечного сечения наибольшая для капилляров и наименьшая — для крупных артерий и вен. Б — среднее давление в различных отделах кровеносной системы. Наибольшее падение давления происходит в области артериол.

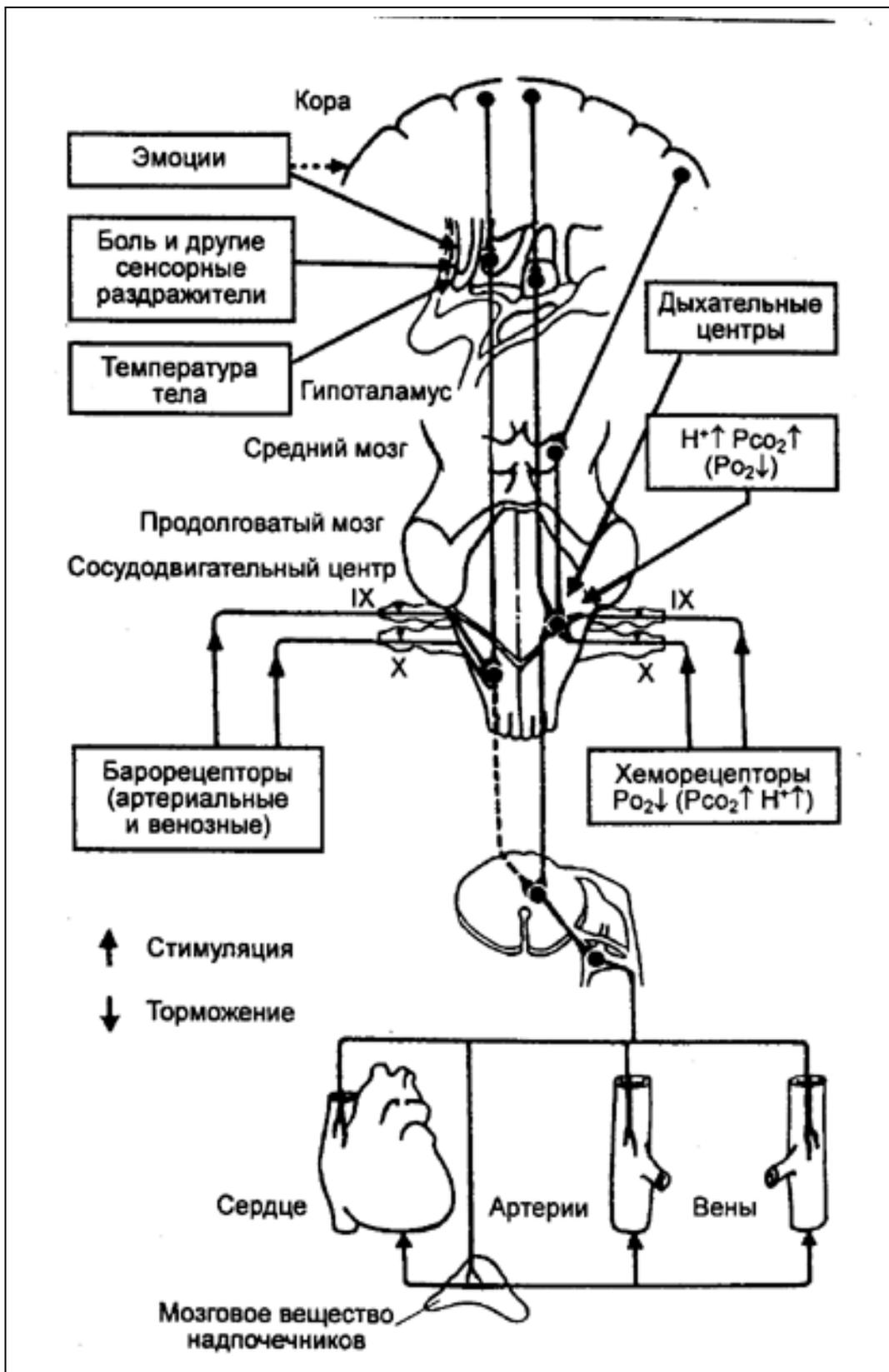


Рис. 13. Важнейшие «входы» и «выходы» сосудодвигательных центров продолговатого мозга

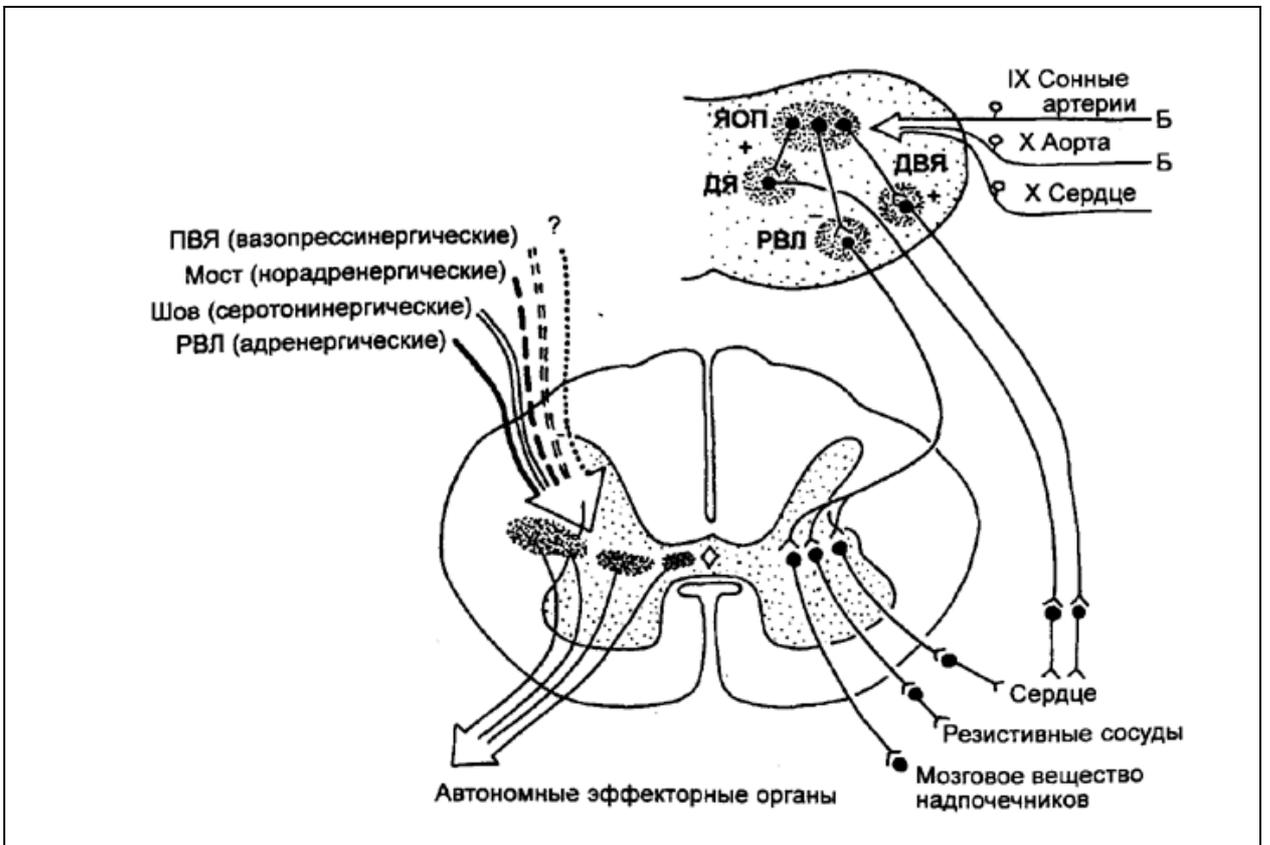


Рис. 14. Нисходящие пути ствола мозга и гипоталамуса, конвергирующие на преганглионарных нейронах пояснично—грудного отдела спинного мозга (слева). Нервная регуляция артериального давления (справа). «+», «—» — соответственно возбуждающие и тормозные эффекты раздражения артериальных барорецепторов. ЯОП — ядро одиночного пути; ДЯ — дорсальное ядро блуждающего нерва; ДВЯ — двойное ядро; ПВЯ — паравентрикулярное ядро гипоталамуса; РВЛ — рострально—вентралатеральная область продолговатого мозга; IX — языкоглоточный нерв; X — блуждающий нерв.

Симпатическая регуляция диаметра сосудов имеет большое биологическое значение, так как, во—первых, она позволяет поддерживать постоянным уровень кровяного давления, во—вторых, в зависимости от уровня метаболизма регулировать кровоснабжение отдельных органов.

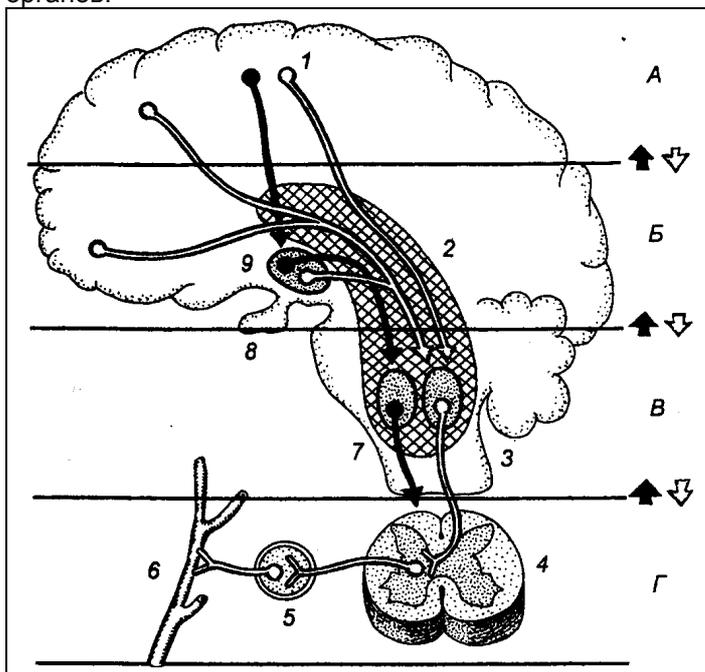


Рис. 15. Компоненты сосудодвигательного центра  
А — корковое представление сосудодвигательного центра; Б — центральная часть; В — медиальная часть; Г — периферическая часть.

тры гипоталамуса: передний гипоталамус (депрессорные зоны), задний гипоталамус (прессорные зоны); В — бульбарные центры (сосудорасширяющий, сосудосуживающий); Г — центры спинного мозга (боковые рога). 1 — кора больших полушарий, 2 — ретикулярная формация, 3 — сосудодвигательный центр, 4 — спинной мозг, 5 — симпатический ганглий, 6 — кровеносные сосуды, 7 — продолговатый мозг, 8 — гипофиз, 9 — гипоталамус.

## Контрольные вопросы

1. Системы кровообращения.
2. Ортерии сердца.
3. Внутреннее строение сердца.
4. Проводящая система сердца.
5. Регуляция работы сердца.
6. Кортикальная регуляция работы сердца.
7. Законы гемодинамики.

## Тема 6 – 7. Физиология дыхания.

### Задание.

1. Нарисовать схему транспорта газов при дыхании.
2. Зарисовать схему дыхательной системы организма (трахея, легкие).
3. Зарисовать схему и объяснить изменения плеврального и других видов давления.
4. Зарисовать схему виды легочных объемов организма.
5. Зарисовать схему альвеолы легкого.
6. Зарисовать схему транспорта газов и пояснить сущность этого явления.
7. Зарисовать схему аэрогематического барьера.
8. Зарисовать схему центрального дыхательного механизма.
9. Зарисовать схему механизма регуляции дыхания при мышечной работе.
10. Все задания должны иметь пояснения сущности процессов физиологии дыхания.

Дыхание — совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его в биологическом окислении и удаление из него углекислого газа.

Поглощение живым организмом  $O_2$  и выделение  $CO_2$  и составляют *сущность дыхания*. Биологическое окисление происходит с помощью ферментов, локализованных на внутренних мембранах и кристах митохондрий — энергетических центрах клетки. Поэтому в понятие дыхания включают все процессы, связанные с доставкой  $O_2$  из окружающей среды внутрь клетки и с выделением  $CO_2$  из клетки в окружающую среду.

Различают дыхание *клеточное* (тканевое) и *внешнее* (например, трахейное, жаберное, легочное).

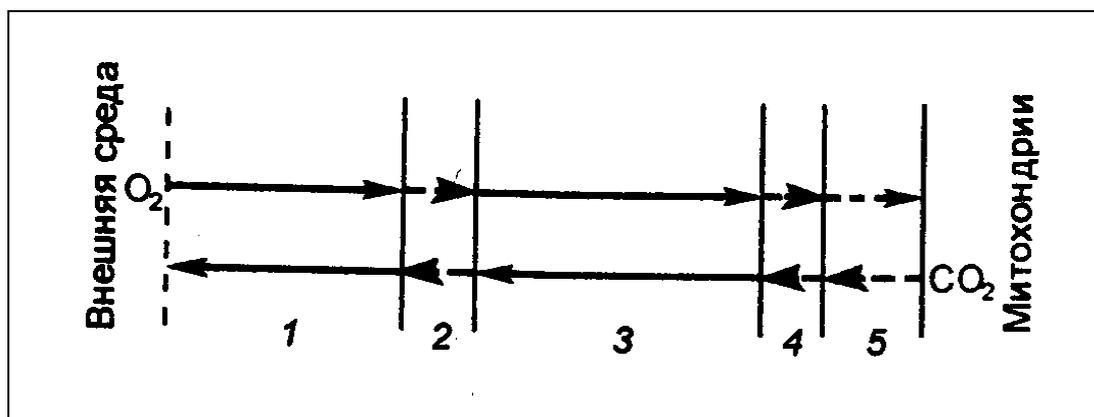


Рис. 1. Звенья газотранспортной системы организма

1 — вентиляция, 2 — аэрогематический барьер, 3 — транспорт газов кровью, 4 — гематопаренхиматозный барьер, 5 — ткани, клетки; сплошными линиями обозначен конвективный перенос газов, пунктирными — диффузионный.

Перенос газов между клеткой и внешней средой складывается из двух процессов: диффузии и конвекции.

*Диффузией* называют движение частиц вещества, приводящее к выравниванию его концентрации в среде. Молекулы газа в силу диффузии перемещаются из области большего его парциального давления в область, где его парциальное давление ниже.

Диффузионный обмен газов — проникновение  $O_2$  извне и  $CO_2$  наружу — полностью обеспечивает протекание биологического окисления у микроскопических организмов. Это так называемое *прямое дыхание*.

Однако диффузия — процесс довольно медленный, диффузия не успевает покрывать расход газа. В этом случае она дополняется несравненно более быстрым процессом — *конвекцией* — переносом  $O_2$  и  $CO_2$  с потоком газовой смеси и/или жидкости. Только конвективный перенос респираторных газов может обеспечить дыхание крупных организмов. Место диффузии и конвекции в развитой газо-транспортной системе организма в общем виде проиллюстрировано на рис. 1.

#### ДЫХАТЕЛЬНЫЙ АКТ И ВЕНТИЛЯЦИЯ ЛЕГКИХ

Дыхание человека (рис. 2) можно разделить на ряд процессов: 1 — обмен газами между окружающей средой и альвеолами легких (внешнее дыхание), 2 — обмен газами между альвеолярным воздухом и кровью, 3 — транспорт газов кровью, 4 — обмен газами между кровью и тканями, 5 — потребление кислорода клетками и выделение углекислоты (клеточное, или тканевое, дыхание). Непременным условием протекания этих процессов является их регуляция, приспособление к потребностям организма. Физиология дыхания изучает первые четыре процесса, клеточное дыхание относится к компетенции биохимии.

1. Легочный газообмен осуществляется путем возвратно—поступательной вентиляции альвеол, заполненных газовой смесью относительно постоянного состава, что способствует поддержанию ряда гомеостатических констант организма (см. рис. 10.5).

2. Главную роль в вентиляции легких играет строго специализированная инспираторная мышца — *диафрагма*, что обеспечивает известную автономию функции дыхания.

3. Центральный дыхательный механизм представлен рядом специализированных популяций нейронов ствола мозга и вместе с тем подвержен модулирующим влияниям вышележащих нервных структур, что придает его функции значительную устойчивость в сочетании с лабильностью.

Обмен газов в легких (рис. 3) поддерживается их вентиляцией за счет *возвратно—поступательного* перемещения воздуха в просвете дыхательных путей, которое происходит в процессе вдоха и выдоха.

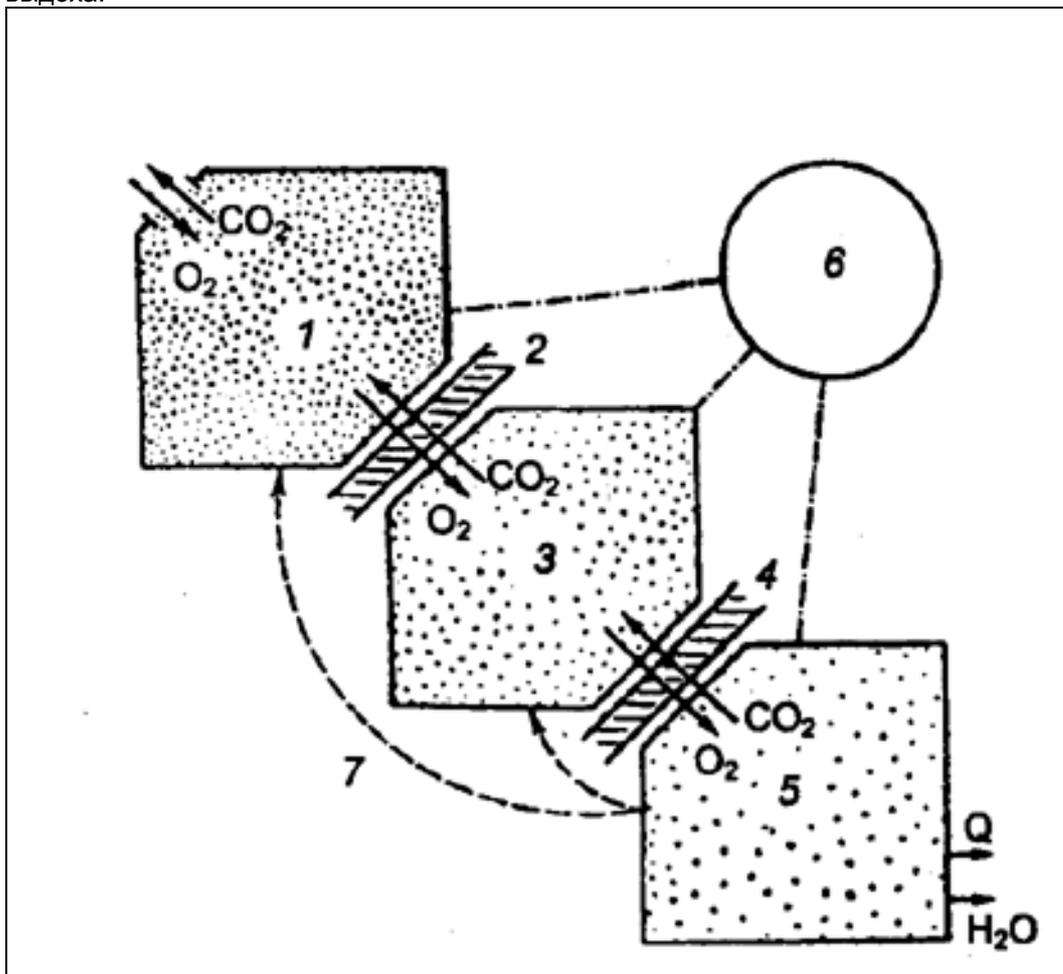


Рис. 2. Блок — схема системы дыхания человека

1 — внешнее дыхание, 2 — азотогематический барьер, 3 — транспорт газов кровью и тканевыми жидкостями, 4 — гематопаренхиматозный барьер, 5 — тканевое дыхание, 6 — нейрогуморальная регуляция дыхания, 7 — потоки энергии.

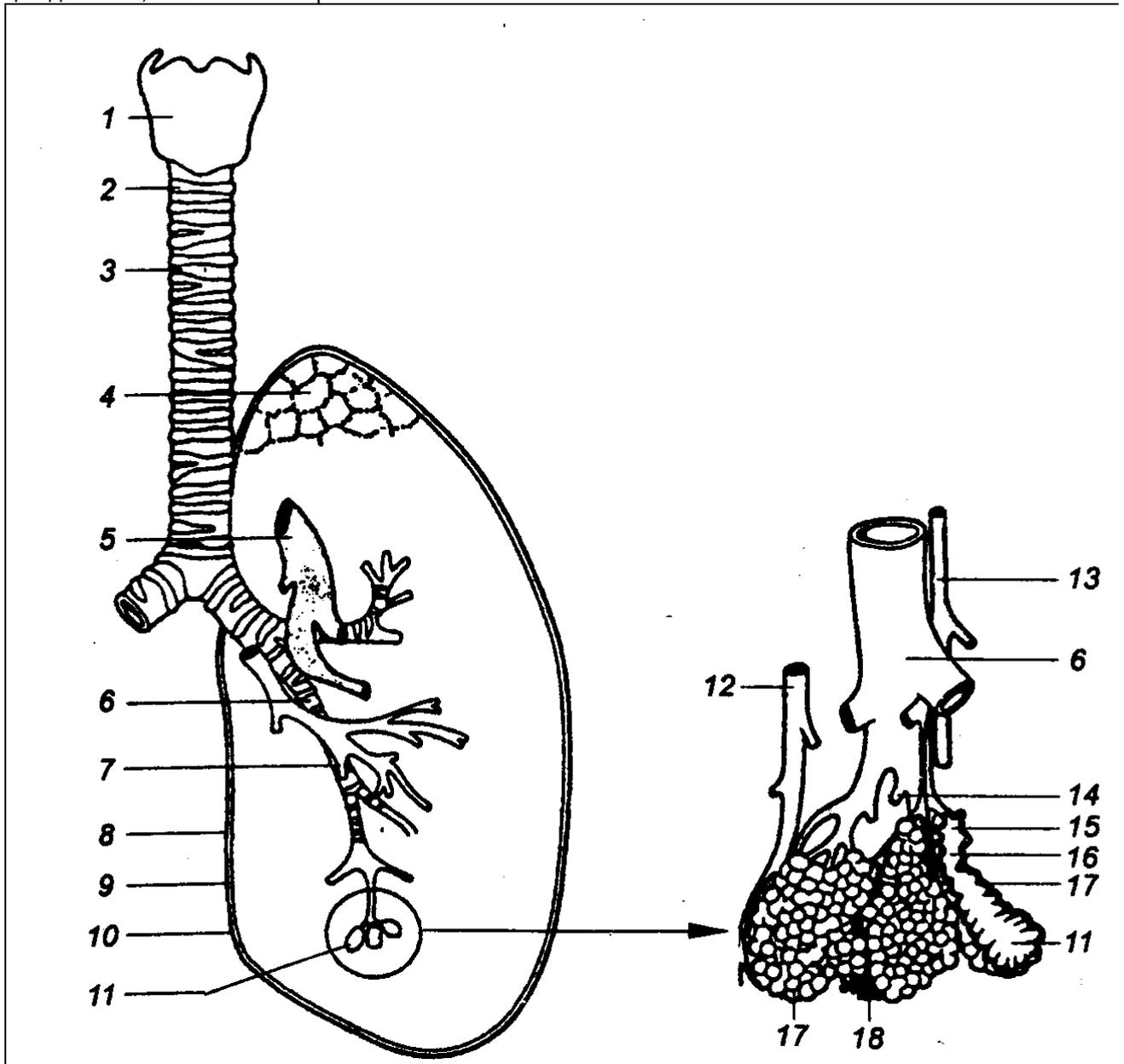


Рис. 3. Трахея и легкие человека

1 — гортань, 2 — хрящ, 3 — трахея, 4 — легкое, 5 — легочная артерия, 6 — бронхиола, 7 — легочная вена, 8 — висцеральная плевра, Я — плевральная полость, 10 — париетальная плевра, 11 — альвеолярный мешочек, в котором находятся альвеолы, 12 — ветвь легочной вены, 13 — ветвь легочной артерии, 14 — терминальная бронхиола, 15 — дыхательная бронхиола, 16 — альвеолярный ход, 17 — альвеолы, 18 — капиллярная сеть в стенках альвеол.

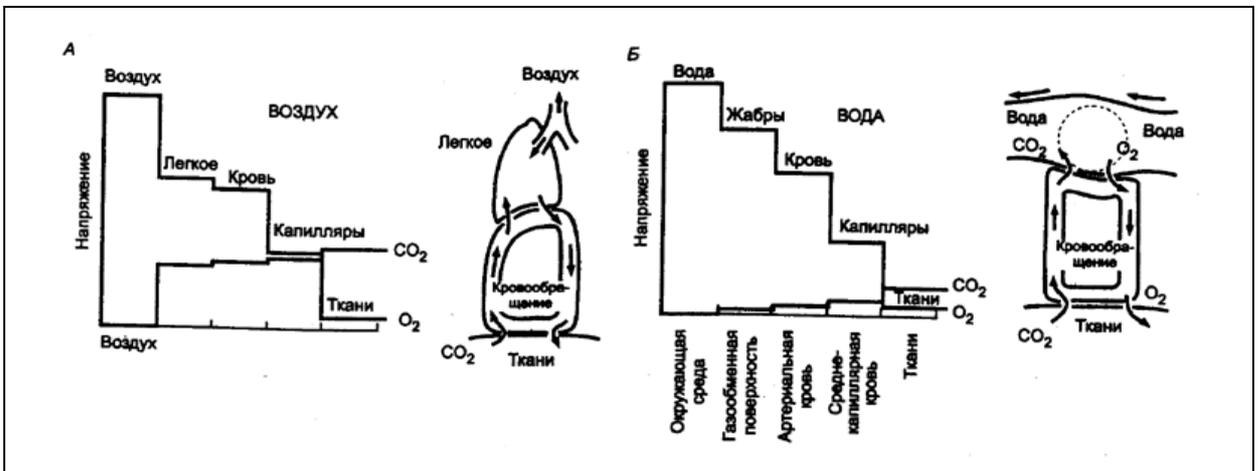


Рис. 4. Изменение парциальных давлений (напряжения) кислорода и углекислого газа в процессе газообмена

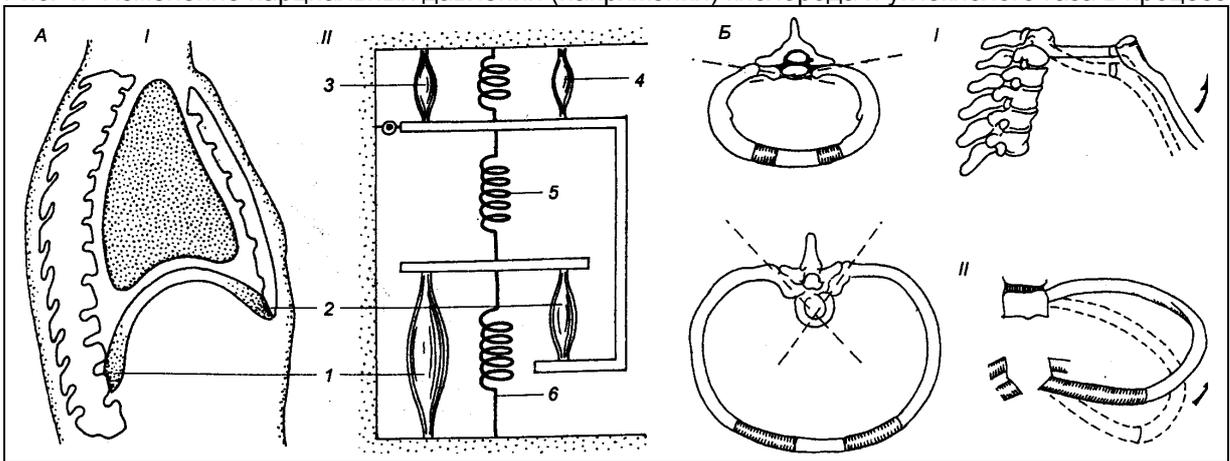


Рис. 5. Принципы работы мышц – инспираторов А — диафрагма (I) и ее модель (II): 1 — ножка диафрагмы, 2 — реберная часть диафрагмы, 3 — межреберные и вспомогательные мышцы, 4 — грудная клетка, 5 — легкое, 6 — живот; Б — движения ребер, позволяющие наружным межреберным мышцам увеличивать при вдохе переднезадний (верхние ребра) и поперечный (нижние ребра) диаметр грудной клетки;

I — 1 ребро, II — IV ребро, прямым пунктиром показаны оси шеек ребер; стрелками — перемещение ребер при вдохе.

### Дыхательный акт

Растянутое состояние легких объясняется отрицательным давлением в плевральной полости, окружающей легкие. Если в плевральную полость войдет воздух или газ, — наступает так называемый *пневмоторакс*.

Во время вдоха, вызванного сокращением мышц – инспираторов, вследствие увеличения объема грудной полости отрицательное давление в плевральной полости возрастает (рис. 6). При этом легкие растягиваются, увеличивается легочный объем, что ведет к падению внутрилегочного (внутриальвеолярного) давления, что и служит причиной поступления в них через дыхательные пути атмосферного воздуха.

Как только инспираторная мускулатура расслабляется, возросшая в ходе вдоха эластическая тяга легких возвращает их в исходное состояние. При этом из – за уменьшения объема легких давление в них становится положительным, воздух из альвеол устремляется через воздухоносные пути наружу. Таким образом, выдох в отличие от вдоха происходит пассивно, за счет высвобождения потенциальной энергии растянутых во время инспираторной фазы легких.

Однако, при форсированном дыхании включаются мышцы – экспираторы, активно способствующие дополнительному уменьшению объема грудной полости, причем давление в плевральной полости может становиться положительным.

Итак, дыхательный цикл (рис. 7) включает две фазы: *вдох (инспирацию)* и *выдох (экспирацию)*. Обычно вдох несколько короче выдоха: у человека их соотношение равно в среднем 1:1,3.

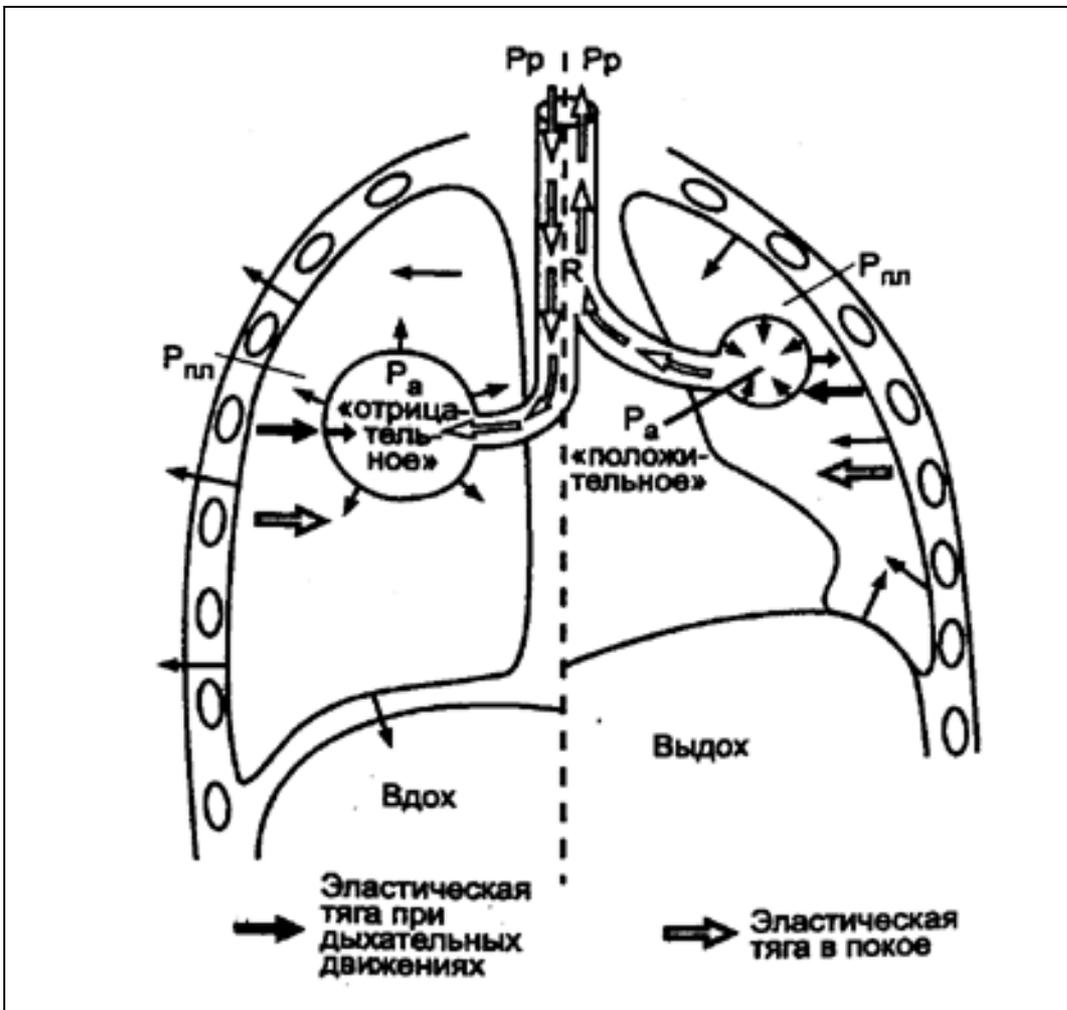


Рис. 6. Схема изменения плеврального давления ( $P_{пл}$ ) и альвеолярного давления ( $P_a$ ) при вдохе (слева) и выдохе (справа).  $P_r$  — давление в полости рта,  $R$  — аэродинамическое сопротивление воздухоносных путей.

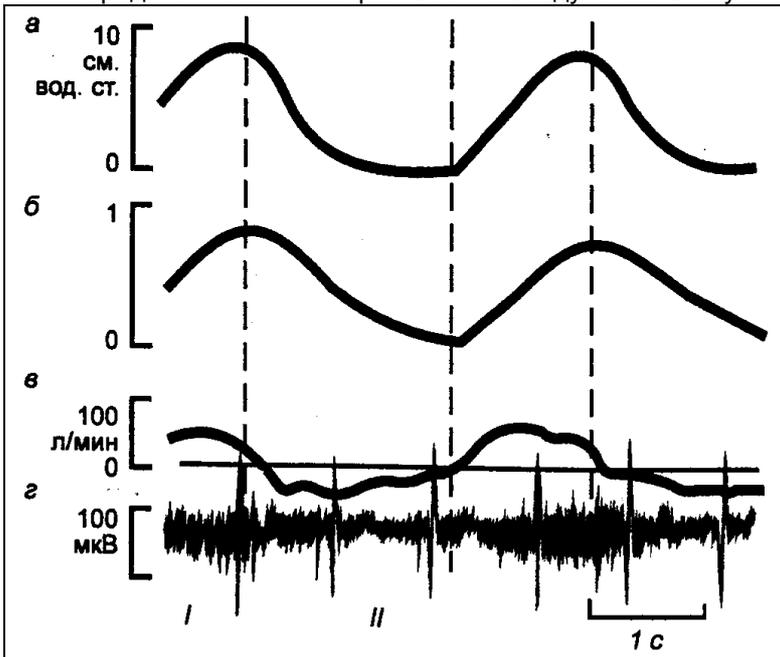


Рис. 7. Фазы дыхательного цикла I — вдох, II — выдох, а — трансдиафрагмальное давление (разность между давлениями в грудной и брюшной полости), б — объем вдыхаемого и выдыхаемого воздуха (спирограмма), в — скорости инспираторного и экспираторного потоков, г — электрическая активность диафрагмы (электромиограмма).

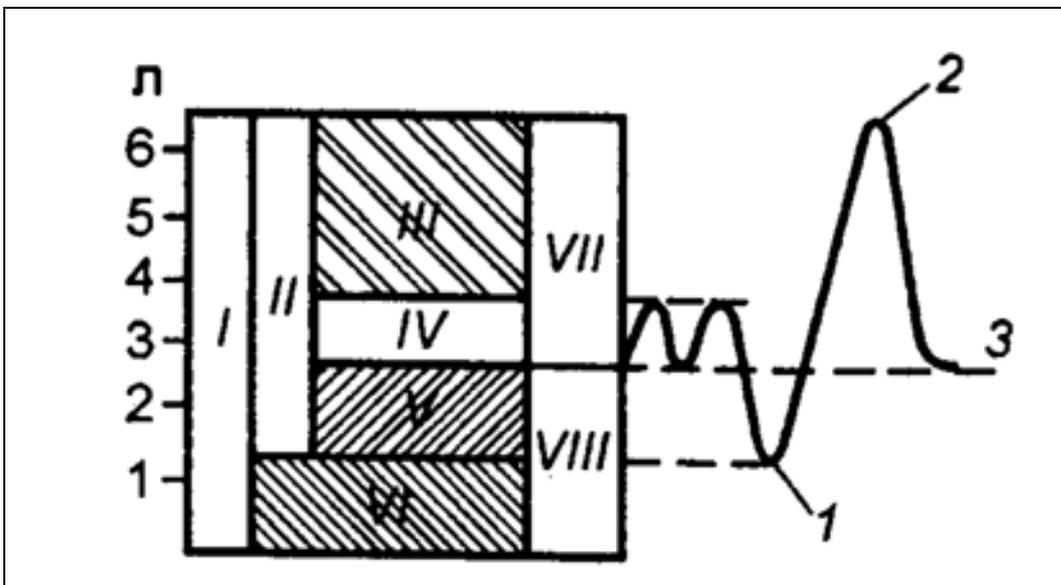


Рис. 8. Легочные объемы человека 1 — общая емкость легких, II — жизненная емкость легких. III — резервный объем вдоха, IV — дыхательный объем, V — резервный объем выдоха, VI — остаточный объем, VII — емкость вдоха, VIII — функциональная остаточная емкость; 1 — максимальный выдох, 2 — максимальный вдох, 3 — уровень спокойного выдоха.

#### Вентиляция легких и внутрилегочный объем газов

*Легочной вентиляцией* называют объем воздуха, вдыхаемого за единицу времени (обычно используют минутный объем дыхания).

Таким образом, вентиляция — это произведение дыхательного объема на частоту дыхательных циклов. Однако в легочном газообмене участвует не весь вентилируемый воздух, а лишь та его часть, которая достигает альвеол. Так, 1/3 дыхательного объема покоя приходится на вентиляцию так называемого *мертвого пространства*, заполненного воздухом, который непосредственно не участвует в газообмене и лишь перемещается в просвете воздухоносных путей при вдохе и выдохе (рис. 9, 10). Вентиляция альвеолярных пространств — *альвеолярная вентиляция* — представляет собой легочную вентиляцию за вычетом вентиляции мертвого пространства. Именно альвеолярная вентиляция обеспечивает обмен газов в легких.

В ходе ветвления воздухоносных путей (рис. 11) их суммарное сечение значительно возрастает. Так, у человека от трахеи до альвеол насчитывают 23 таких ветвления (генерации), в ходе которых общая площадь поперечного сечения увеличивается в 4500 раз. Поэтому линейная скорость потока вдыхаемого воздуха по мере приближения к альвеолам постепенно падает.

В трахее, бронхах и бронхиолах перенос газов происходит исключительно путем конвекции. В респираторных бронхиолах и альвеолярных ходах, где воздух движется очень медленно, к этому процессу присоединяется диффузионный обмен, обусловленный градиентом парциальных давлений дыхательных газов: молекулы  $O_2$  перемещаются в направлении альвеол, где  $P_{O_2}$  ниже, чем во вдыхаемом воздухе, а молекулы  $CO_2$  — в обратном направлении. Чем медленнее и глубже дыхание, тем интенсивнее идет внутрилегочная диффузия  $O_2$  и  $CO_2$ .

Происходящий в воздухоносных путях перенос газов направлен на поддержание постоянства парциального давления  $CO_2$  и  $CO_2$  в легочных альвеолах, где идет непрерывный обмен газов с кровью, протекающей через легочные капилляры.

Газовая смесь, заполняющая альвеолы, так называемый *альвеолярный газ*, служит для вскармливания своего рода внутренней атмосферой.

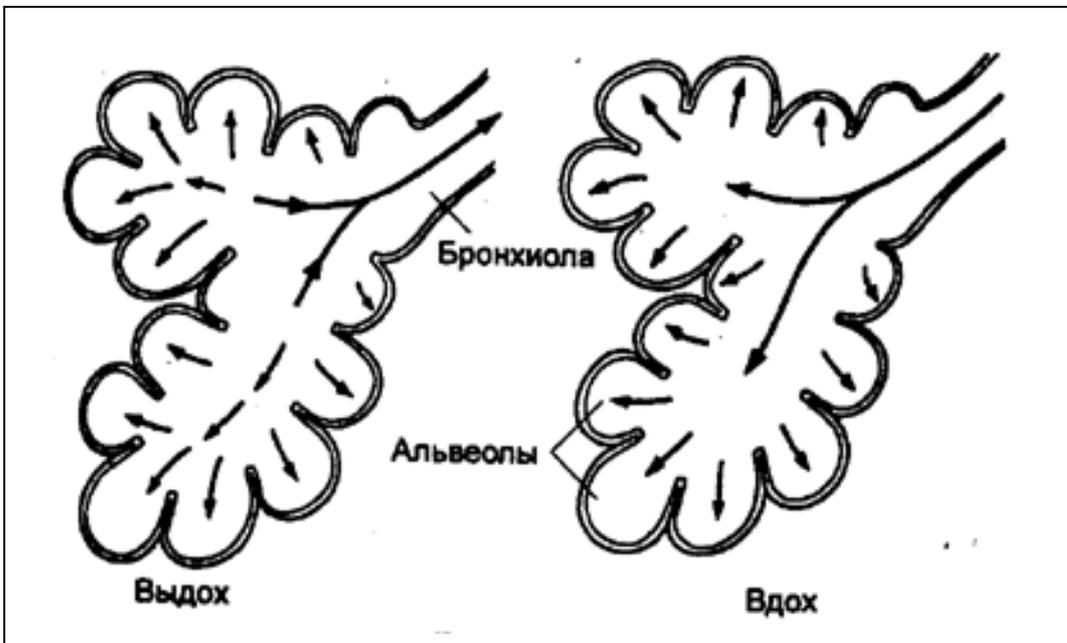


Рис. 9. Направление потоков воздуха и диффузии кислорода (стрелки) в дыхательных отделах легких во время вдоха и выдоха

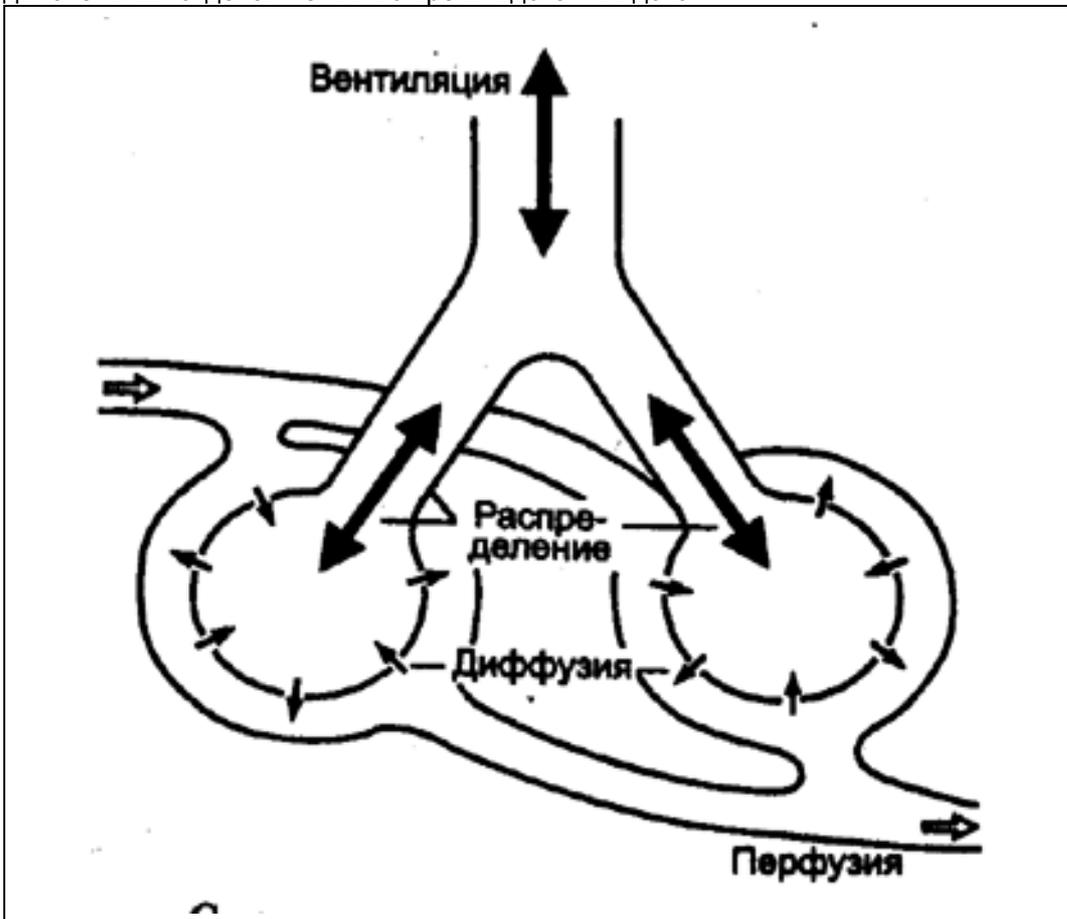


Рис. 10. Схема действия факторов, влияющих на газообмен в легких

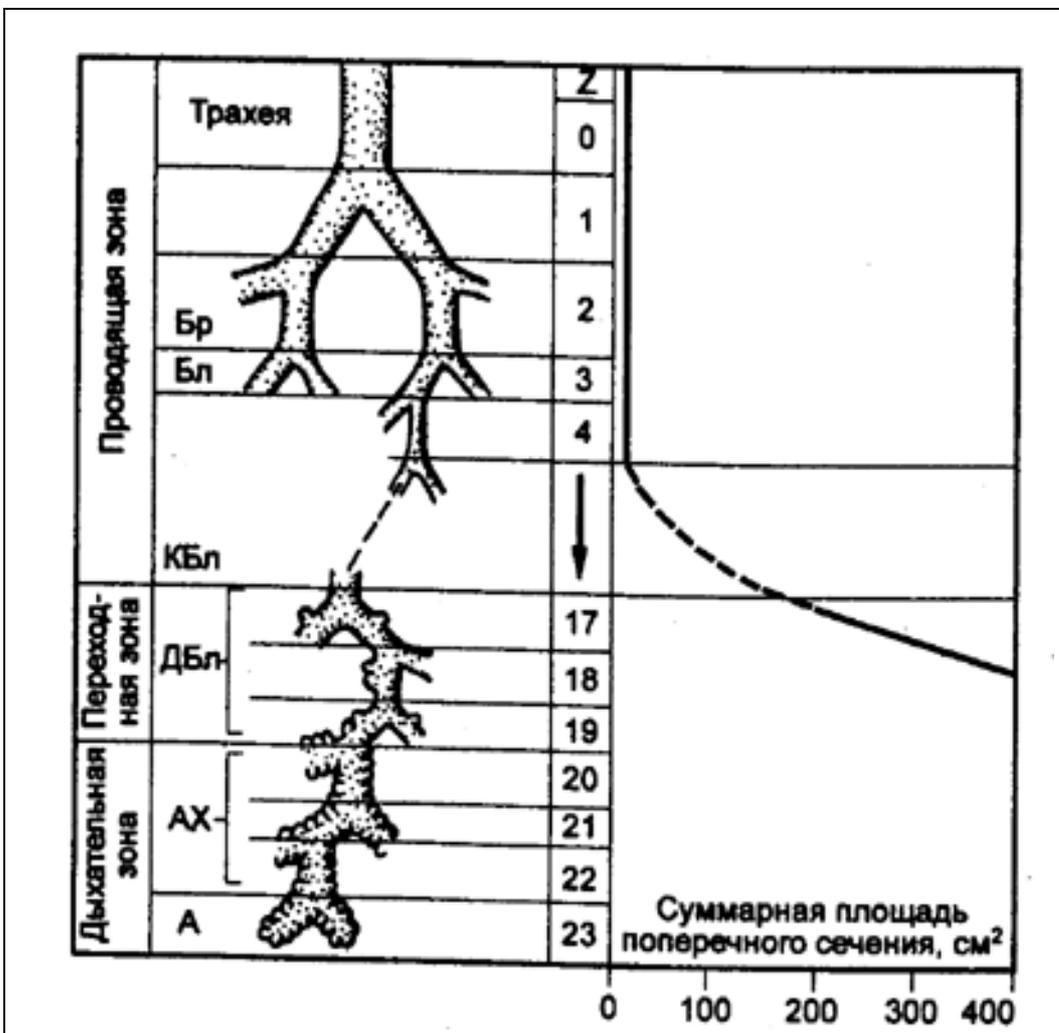


Рис. 11. Схема ветвления воздухоносных путей (слева) и кривая суммарной площади поперечного сечения воздухоносных путей на уровне каждого ветвления (справа)  
 Бр — бронхи; Бл — бронхиолы; КБл — конечные бронхиолы; ДБл — дыхательные бронхиолы; АХ — альвеолярные ходы; А — альвеолы; Z — генерация дыхательных путей.

Таблица 1

**Газовый состав дыхательной среды и крови у человека (средние величины в покое)**

Среда	Кислород		Углекислый газ	
	парциальное давление, мм рт.ст.	содержание, об. %	парциальное давление, мм рт. ст.	об. %
Вдыхаемый воздух	159	20,9	0,2	0,03
Выдыхаемый воздух	126	16,6	28	3,7
	103	14,5	40	55
Артериальная кровь	95	20.	40	50
Венозная кровь (смешанная)	40	15	46	54
Артерио—венозная разница	—55	—5	+6	+4

(Примечание. Альвеолярный газ считают полностью насыщенным водяным паром, парциальное давление которого здесь всегда равно 47 мм рт. ст.)

При повышении в организме энерготрат (например, при мышечной деятельности) увеличиваются потребление  $O_2$  и выделение  $CO_2$ ; регуляторные механизмы повышают альвеолярную вентиляцию путем соответствующего увеличения глубины и/или частоты дыхания — развивается *гиперпноэ*, при котором состав альвеолярного газа остается нормальным. Если же рост вентиляции превышает потребность организма в газообмене (*гипервентиляция*), вымывание  $CO_2$  из альвеол возмещается поступлением его из тканей, альвеолярное  $P_{CO_2}$  падает (*гипокапния*). Напротив, при недостаточной вентиляции альвеол (*гиповентиляции*) в них накапливается избыток  $CO_2$  (*гиперкапния*), а при резком отставании вентиляции от газообмена, кроме того, снижается  $P_{O_2}$  (*гипоксия*). Соответствующие сдвиги  $-P_{CO_2}$  и  $P_{O_2}$  развиваются при этом и в артериальной крови.

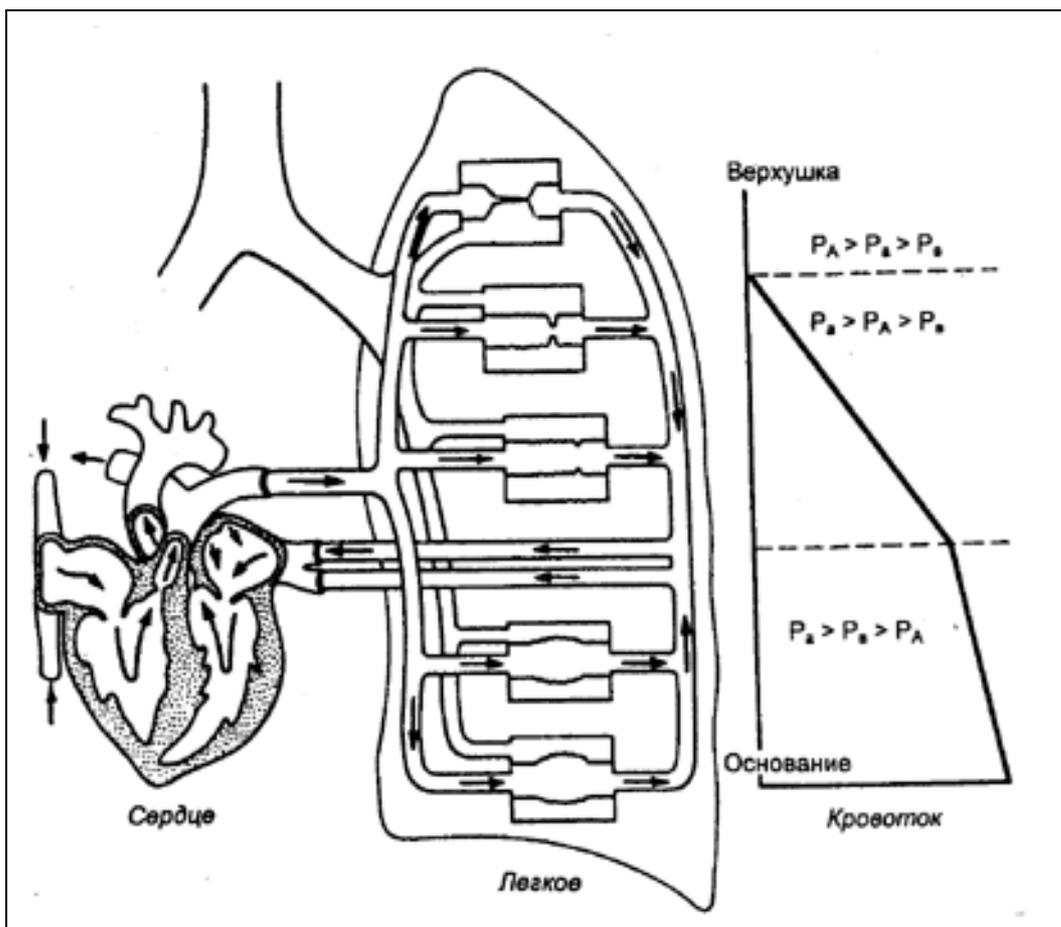


Рис. 12. Распределение кровотока в легких человека в вертикальном положении. В прямоугольниках схематично показано состояние сосудов, проходящих в межальвеолярных перегородках разных отделов легких.  $P_A$  — альвеолярное давление;  $P_a$  — артериальное давление;  $P_v$  — венозное давление.

Таблица 2

### Показатели дыхания человека

Легочные объемы, л	
Общая емкость	6
Жизненная емкость	4,5
Функциональная остаточная емкость	2,4
Остаточный объем	1,2
Дыхательный объем	0,5
Объем мертвого пространства	0,15
Параметры вентиляции	
Частота дыхания	14 мин <sup>-1</sup>
Минутный объем дыхания	7 л/мин
Альвеолярная вентиляция	5 л/мин
Вентиляция мертвого пространства	2 л/мин

Параметры газообмена	
Потребление $O_2$	280 мл/мин
Выделение $CO_2$	230 мл/мин
Дыхательный коэффициент	0,82
Диффузионная способность легких для $O_2$	$30 \text{ мл мин}^{-1} \cdot \text{мм рт. ст.}^{-1}$ ( $230 \text{ мл} \cdot \text{мин}^{-1} \cdot \text{кПа}^{-1}$ )
Время контакта	0,3с
Параметры механики дыхания	
Внутриплевральное давление:	
в конце выдоха	— 5 см вод. ст.
в конце вдоха	— 0,8 см вод. ст. (— 8 кПа)
Растяжимость легких	0,2 л/см вод. ст. (2 л/кПа)
Растяжимость грудной клетки	0,2 л/см вод. ст. (2 л/кПа)
Растяжимость легких и грудной клетки	0,1 л/см вод. ст. (1 л/кПа)
Сопротивление дыханию	2 см вод. ст. $\cdot$ с $\cdot$ л $^{-1}$ (0,2 кПа $\cdot$ с $\cdot$ л $^{-1}$ )
Функциональные пробы	
Относительный объем форсированного выдоха	75%
Максимальный дебит воздуха	10л/с
Максимальная вентиляция легких	100 л/мин
Показателя перфузии	
Альвеолярная вентиляция / перфузия	0,9
Шунтовый кровоток / общий кровоток	0,02

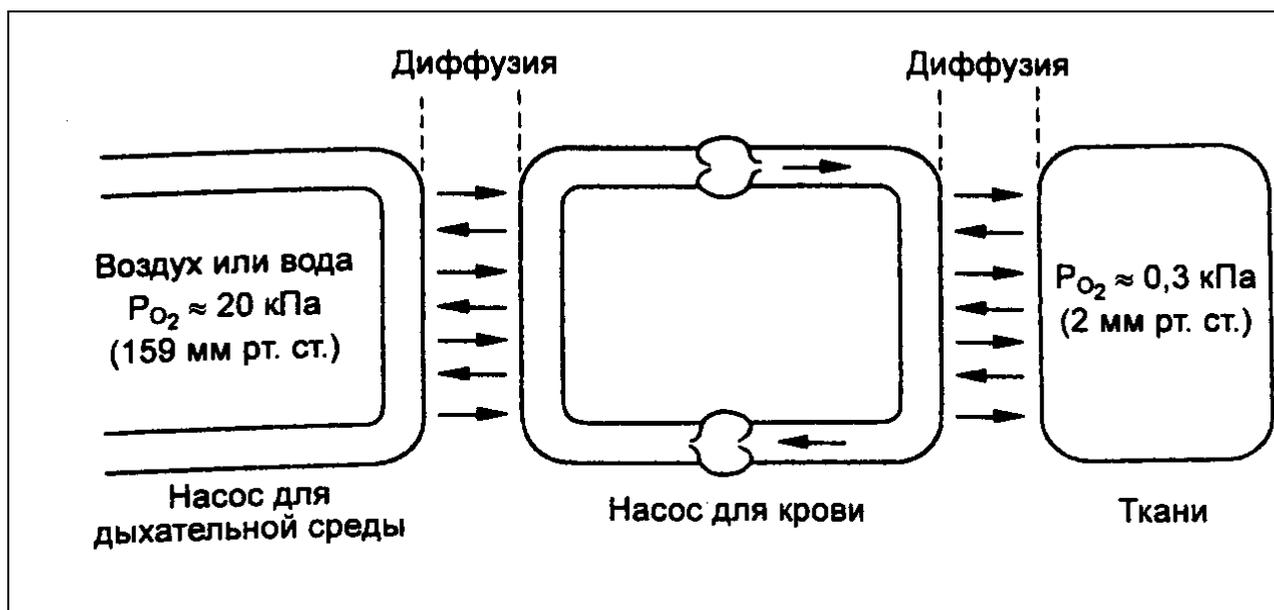


Рис. 13. Общая схема системы транспорта газов у млекопитающих, состоящая из двух последовательно соединенных насосов и из двух диффузных барьеров, предназначенных для обмена газами между окружающей средой и тканями

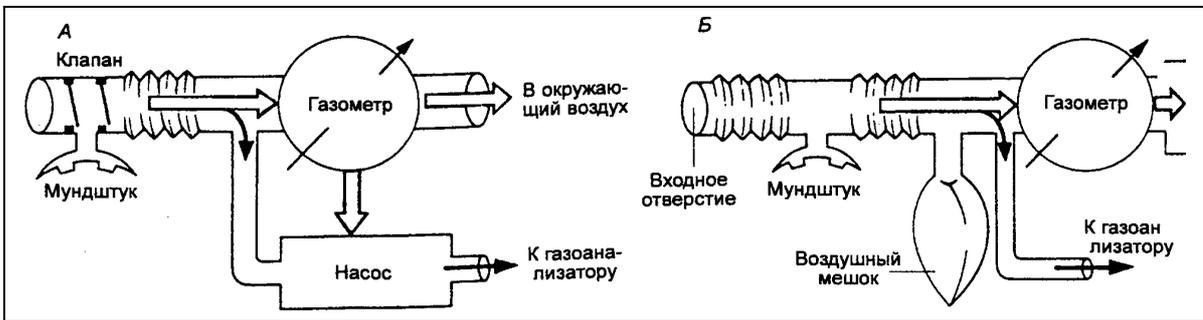


Рис. 14. Принципы непрерывного измерения потребления кислорода и выделения углекислого газа в открытых системах А — принцип кратной порции; Б — принцип постоянного отсоса.

### Диффузия кислорода и углекислого газа через аэрогематический барьер

Перенос  $O_2$  из альвеолярного газа в кровь и  $CO_2$  из крови в альвеолярный газ происходит исключительно путем диффузии. Ее движущей силой служат разности (градиенты) парциальных давлений (напряжений)  $O_2$  и  $CO_2$  по обе стороны аэрогематического барьера, образованного альвеолокапиллярной мембраной (см. табл.1). Никакого механизма активного транспорта газов здесь нет.

Кислород и углекислый газ диффундируют в растворенном состоянии: все воздухоносные пути увлажнены слоем слизи. Важное значение для облегчения диффузии  $O_2$  имеет сурфактантная выстилка альвеол, так как кислород растворяется в фосфолипидах, входящих в состав сурфактантов, гораздо лучше, чем в воде.

В ходе диффузии через аэрогематический барьер молекулы растворенного газа должны преодолеть (рис. 15): слой сурфактанта, альвеолярный эпителий, две основные мембраны, эндотелий кровеносного капилляра. Ввиду того, что в транспорте дыхательных газов существенную роль играют эритроциты, к этому списку добавляются слой плазмы и мембрана эритроцита.

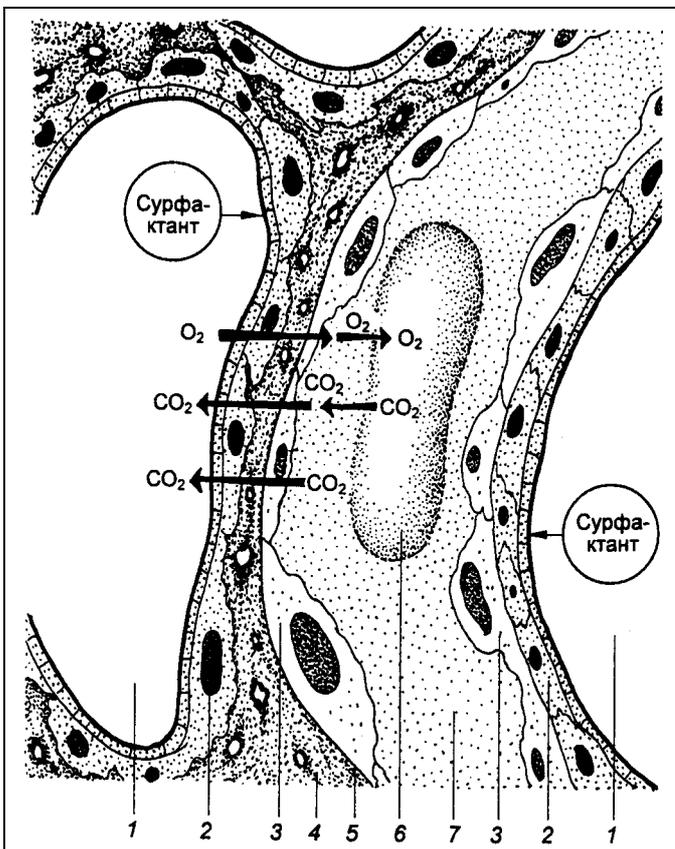


Рис. 15. Аэрогематический барьер

1 — альвеола, 2 — эпителий альвеолы, 3 — эндотелий капилляра, 4 — интерстициальное пространство, 5 — основная мембрана, 6 — эритроцит, 7 — капилляр.

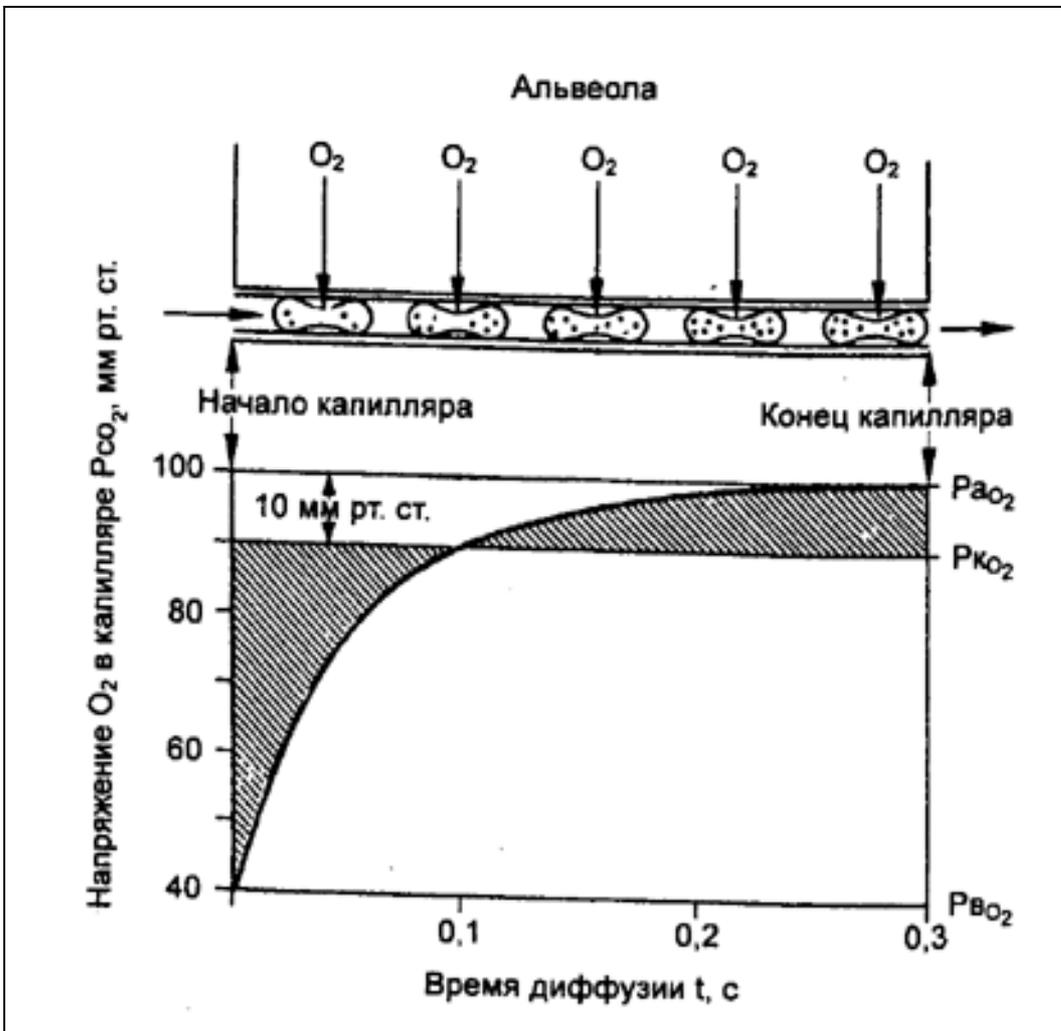


Рис. 16. Увеличение напряжения кислорода в эритроцитах во время прохождения их через легочные капилляры. Вверху — поглощение кислорода эритроцитами, внизу — кривая зависимости напряжения кислорода в капилляре  $P_{O_2}$  от времени диффузии  $t$ ;  $P_{aO_2}$  — парциальное давление в альвеолах;  $P_{vO_2}$  — среднее напряжение кислорода в венозной крови;  $P_k O_2$  — среднее для всего времени диффузии значение напряжения кислорода в капилляре;  $t$  — время диффузионного контакта.

### МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

Координированные сокращения дыхательных мышц обеспечиваются ритмической активностью нейронов дыхательного центра. Такие нейроны сгруппированы в целом ряде структур мозгового ствола, поэтому в настоящее время термин *дыхательный центр* заменяют выражением *центральный дыхательный механизм*. Неотъемлемым звеном аппарата регуляции дыхания являются также *хеморецепторные* и *механорецепторные системы*, обеспечивающие нормальную работу центрального дыхательного механизма в соответствии с потребностями организма в обмене газов.

#### Центральный дыхательный механизм

*Центральный дыхательный механизм* входит в состав ретикулярной формации ствола мозга. Подавляющая масса дыхательных нейронов сосредоточена в двух группах ядер: дорсальной и вентральной. Большая часть нейронов дорсальной группы — инспираторные, бульбоспинальные. Их аксоны направляются в шейные сегменты спинного мозга и образуют синапсы с мотонейронами ядра диафрагмального нерва. Эти нейроны непосредственно управляют сокращением диафрагмы. Центральный дыхательный механизм продолговатого мозга обладает *автоматизмом*, т. е. постоянной ритмической активностью.

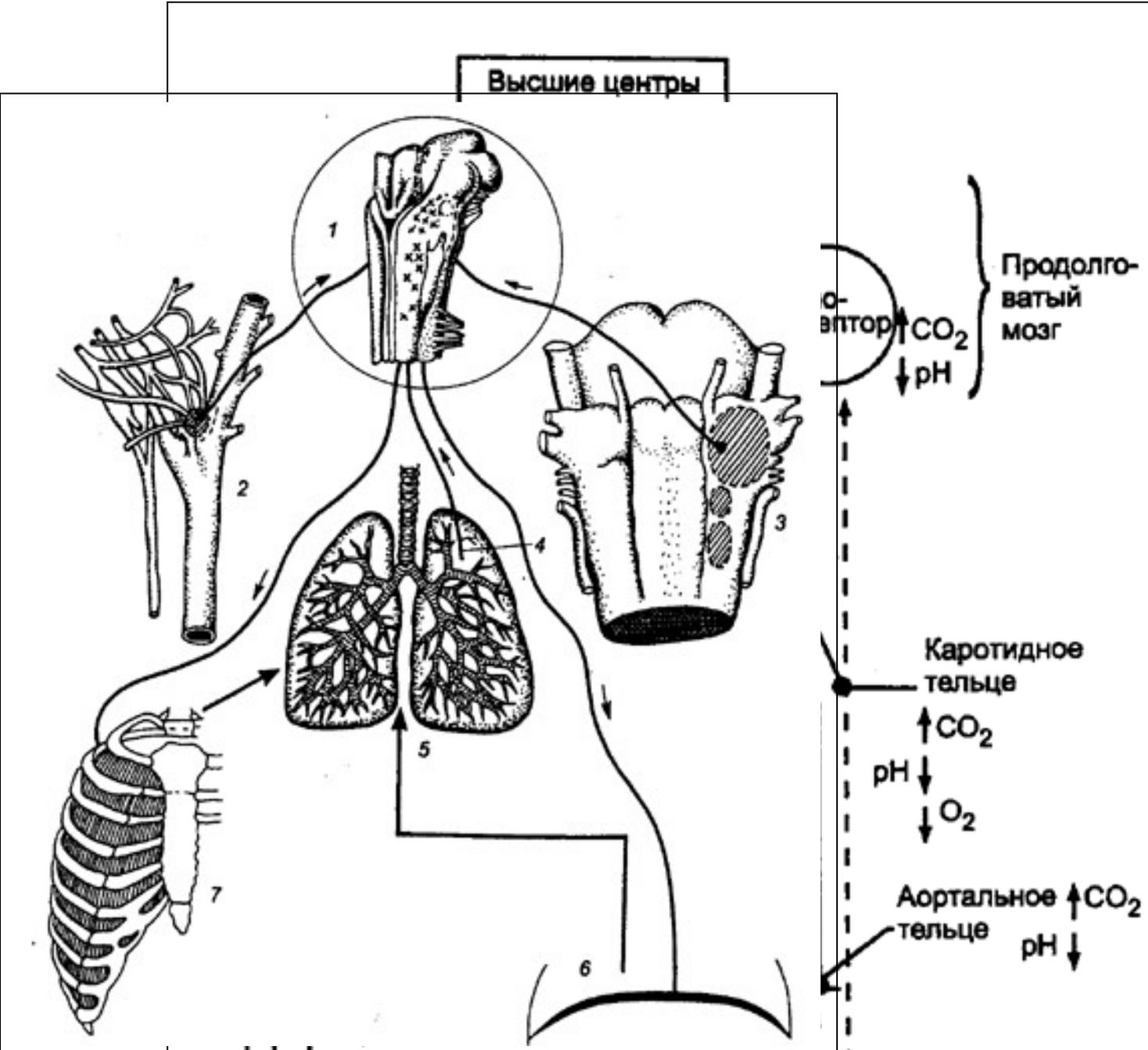


Рис. 17. Важнейшие звенья системы, регуляции дыхания  
 1 — центральный дыхательный механизм (показана проекция нейронов центральной дыхательной группы на нижнюю поверхность продолговатого мозга),  
 2 — артериальные хеморецепторы (каротидный глотис), 3 — бульбарные хемочувствительные органы,  
 4 — легочные механорецепторы, 5 — легкие, 6 — диафрагма, 7 — межреберные мышцы.

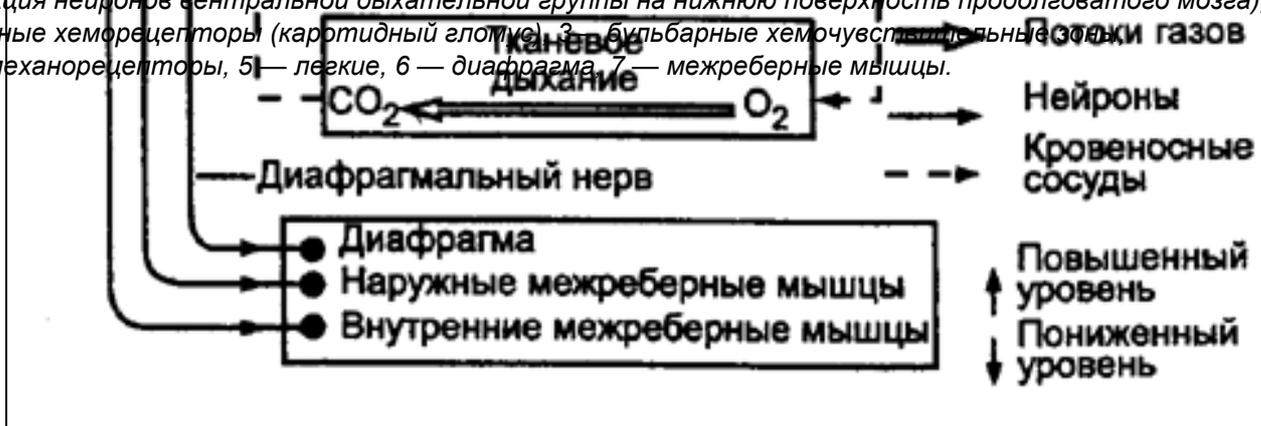


Рис. 18. Механизмы, участвующие в регуляции содержания дыхательных газов в крови

### Мышечная деятельность

Мышечная деятельность служит наиболее сильным естественным стимулом дыхания. Как только включается мышечная нагрузка (рис. 19), легочная вентиляция возрастает за счет углубления и учащения дыхания — сначала скачкообразно, затем более плавно. Этот быстрый компонент дыхательной реакции на работу объясняется главным образом *нейрогенными факторами*.

Через 3—4 мин работы с умеренной нагрузкой наступает устойчивое состояние, при котором уровень легочной вентиляции достигает плато. Этот уровень, как правило, соответствует потреблению кислорода (рис. 20), а следовательно, энерготратам организма при данной нагрузке.

Так, если вентиляция отстает от уровня газообмена, в крови появляется избыток  $\text{CO}_2$  и других кислых продуктов метаболизма работающих мышц и одновременно падает напряжение  $\text{O}_2$ . Усиленная импульсация от хеморецепторов дополнительно стимулирует активность центрального механизма, в результате чего наступает *компенсаторный рост вентиляции*. Тем самым обеспечивается сохранение более или менее нормального газового состава и кислотно—основного состояния крови во время работы (рис. 21).

При тяжелой нагрузке (свыше так называемого анаэробного порога) за счет отставания кислородного снабжения мышц кровь наводняется большим количеством продуктов анаэробного гликолиза (главным образом лактатом), которые

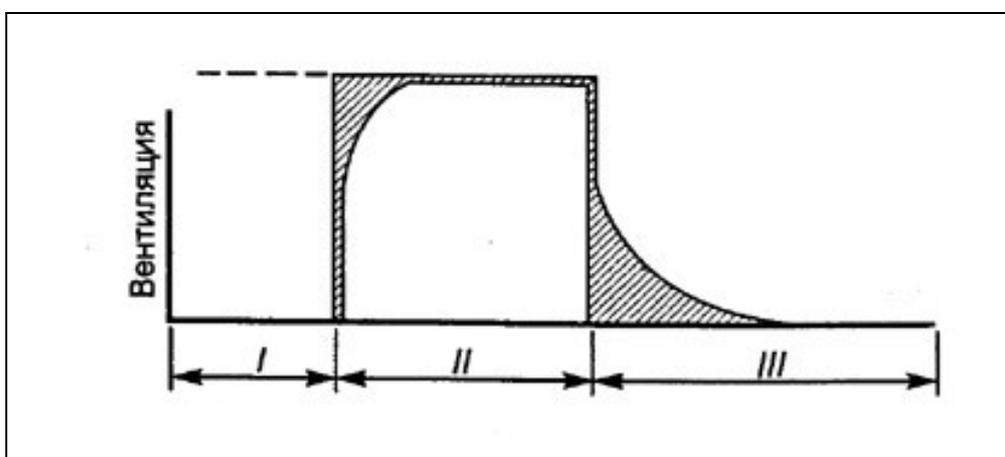


Рис. 19. Легочная вентиляция при выполнении мышечной работы циклического характера

I — покой; II — при включении нагрузки вентиляция круто, а затем более полого нарастает, достигая плато (устойчивое состояние). По окончании работы (III) наблюдается сначала быстрое, а затем медленное снижение вентиляции; темным цветом показано образование кислородного долга в начале работы и его возмещение после ее прекращения.

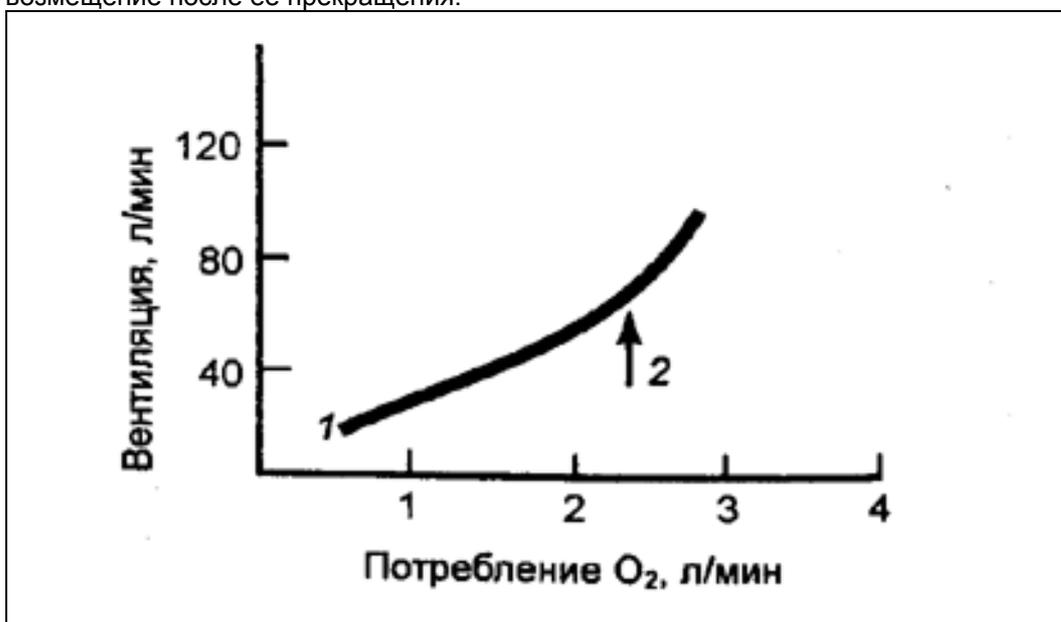


Рис. 20. Зависимость легочной вентиляции от потребления кислорода при устойчивой мышечной работе



После окончания работы легочная вентиляция круто падает благодаря выключению нейрогенных стимулов. Однако ее уровень в течение более или менее продолжительного (в зависимости от тяжести предшествовавшей работы) восстановительного периода остается повышенным. В этот период хеморецепторы стимулируются циркулирующими в крови недоокисленными продуктами обмена. Это молочная и другие органические кислоты. Происходит постепенное погашение образовавшегося *кислородного долга*, т. е. разности между общим количеством  $O_2$ , требуемым для покрытия всех энерготрат (*кислородного запроса*), и того его количества, которое было фактически потреблено за время работы.

С описанной динамикой легочной вентиляции во время физической нагрузки в общем совпадает ход изменений минутного объема крови (в противном случае нарушались бы вентиляционно – перфузионные отношения в легких), что свидетельствует о координации механизмов регуляции дыхательной и сердечно - сосудистой системы.

У человека, тренированного к напряженной мышечной деятельности, увеличивается жизненная емкость легких, дыхание в покое становится более редким и глубоким, увеличиваются кислородная емкость, буферные свойства крови и величина максимального потребления кислорода (до 4—5 л/мин и более).

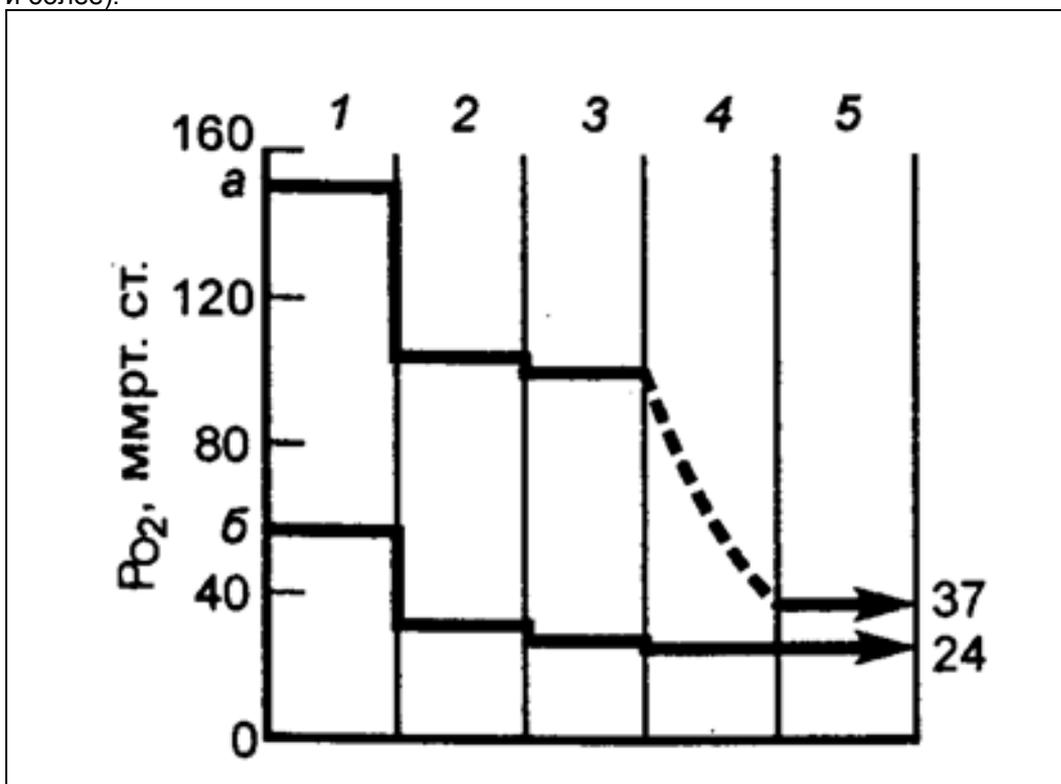


Рис. 22. Градиенты парциальных давлений (напряжений) кислорода в газотранспортной системе организма на уровне моря (а) и высоте 6750 м над уровнем моря (б)

1 — во вдыхаемом воздухе, 2 — в альвеолярном газе, 3 — в артериальной крови, 4 — в крови капилляров, 5 — в смешанной венозной крови.

## Контрольные вопросы

1. Виды и сущность дыхания.
2. Характеристика дыхательного акта.
3. Принципы вентиляции легких.
4. Принципы внутрилегочного газообмена.
5. Характеристика газового состава воздуха при вдохе и выдохе.
6. Механизм дыхания при мышечной работе.
7. Принципы и механизмы изменения парциального давления кислорода.

## Тема 8. Пищеварительная и выделительные системы.

### Задание.

1. Нарисовать схему пищеварения организма (от ротовой полости до акта дефекации).
2. Нарисовать схему регуляции выработки HCl.
3. Нарисовать схему механизма секреции желчи.
4. Нарисовать схему кишечной клетки.
5. Нарисовать схемы переваривания белков, жиров, углеводов.
6. Нарисовать схему строения нефрона.

### Слюнные железы

Слюна — смешанный секрет трех пар больших слюнных желез: околоушных (серозных), поднижнечелюстных (серозно—слизистых), подъязычных (слизистых), а также многочисленных малых желез, рассеянных по слизистой оболочке полости рта. За 1 сут у человека вырабатывается 0,5—2,0 л слюны.

Секрецию слюнных желез возбуждает прием пищи и связанный с ним комплекс условно и безусловно рефлекторных раздражителей. Аfferентные пути рефлексов проходят по чувствительным волокнам тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов, эfferентные — по холинергическим и адренергическим волокнам автономных нервов, идущих к слюнным железам.

### Железы желудка

Желудочный сок продуцируется неоднородными в морфологическом отношении клетками, входящими в состав желудочных желез, и клетками поверхностного эпителия. Секреторные клетки дна и тела желудка выделяют кислый и щелочной секрет, а клетки антрального отдела — только щелочной. У человека объем суточной секреции желудочного сока составляет 2,0—3,0 л. Натощак реакция желудочного сока нейтральная или щелочная; после приема пищи — сильнокислая (pH 0,8—1,5).

Хлористоводородная кислота (HCl). Она продуцируется обкладочными клетками желудка. Концентрация ионов  $H^+$  в желудочном соке составляет примерно 150—170 ммоль/л, а в плазме крови — 0,00005 ммоль/л. Из сопоставления этих величин следует, что градиент концентрации водородных ионов в желудочном соке и плазме может достигать  $3 \times 10^6$ .

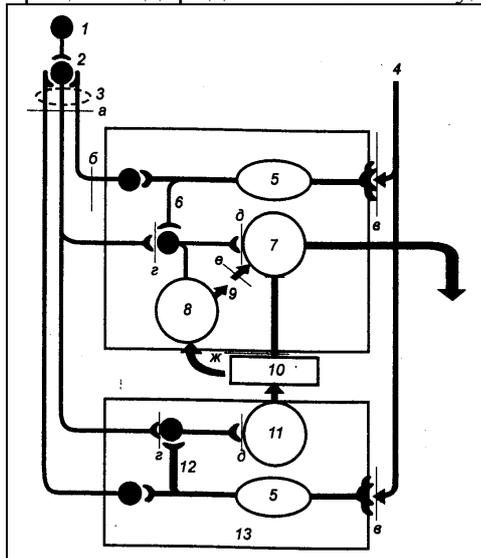


Рис. 1. Регуляция выработки HCl в желудке

1 — высшие центры, 2 — ядра блуждающих нервов, 3 — блуждающие нервы, 4 — пищевые раздражители (механические и химические), 5 — рецепторная клетка, 6 — дно желудка, 7 — обкладочная клетка, 8 — гистаминсодержащая клетка, 9 — гистамин (паракринный), 10 — гастрин (эндокринный), 11 — гастринсодержащая клетка, 12 — антральный отдел желудка, 13 — слизистая оболочка. Факторы, угнетающие секрецию HCl: а, б —

пересечение блуждающих нервов; в — блокада рецепторов под действием местноанестезирующих средств или низкого pH; г — блокада Н—холинорецепторов, ганглиоблокада; д — антагонист ацетилхолина (блокатор М—холинорецепторов); е — блокада гистаминовых H<sub>2</sub>—рецепторов; ж — антагонист гастрина (секретин).

Поступление содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку обуславливает последовательное воздействие на ее слизистую оболочку HCl и продуктов переваривания жира и белка, что вызывает высвобождение секретина и холецистокинина; эти гормоны и определяют механизмы секреции поджелудочной железы в кишечной фазе.

#### Желчеотделение и желчевыделение

Желчь содержит продукты не только секреторной, но и экскреторной деятельности печени, направленной на выведение из организма ряда веществ. У человека за сутки образуется 0,5—1,5 л желчи. Основными компонентами желчи являются желчные кислоты, пигменты и холестерин. Кроме того, она содержит жирные кислоты, муцин, различные ионы (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) и другие вещества; pH печеночной желчи составляет 7,3—8,0, пузырной — 6,0—7,0.

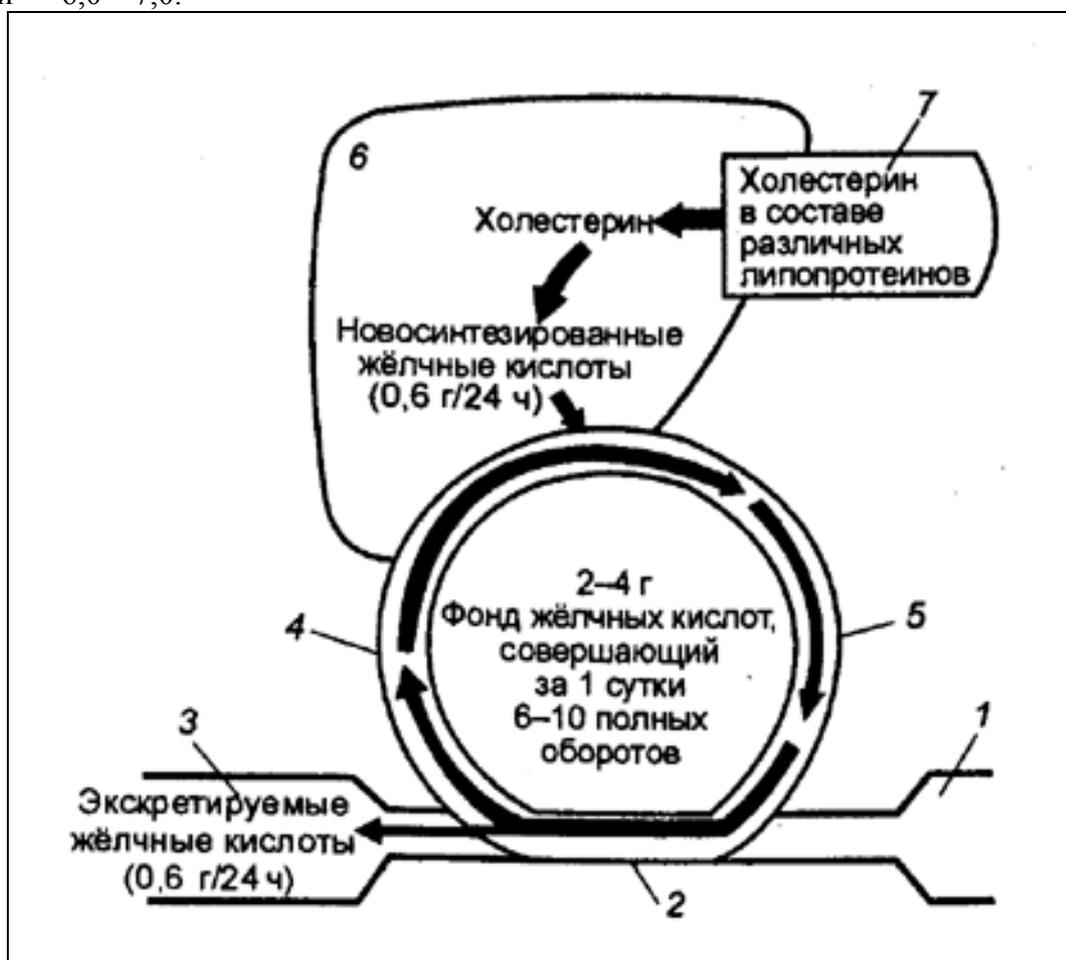


Рис. 2. Печеночно—кишечная циркуляция желчных кислот

1 — желудок, 2 — тонкая кишка, 3 — ободочная кишка, 4 — область воротной вены, 5 — область желчных ходов, 6 — печень, 7 — кровь.

#### Секреция кишечных желез

Кишечный сок содержит более 20 различных пищеварительных ферментов. Выделение жидкой части сока, содержащей различные минеральные вещества и значительное количество мукопротеина, резко усиливается при механическом раздражении слизистой оболочки кишки. Продукты переваривания пищевых веществ стимулируют выделение сока, богатого ферментами. Кишечную секрецию стимулирует также вазоактивный интестинальный пептид. Соматостатин оказывает на нее тормозное воздействие.

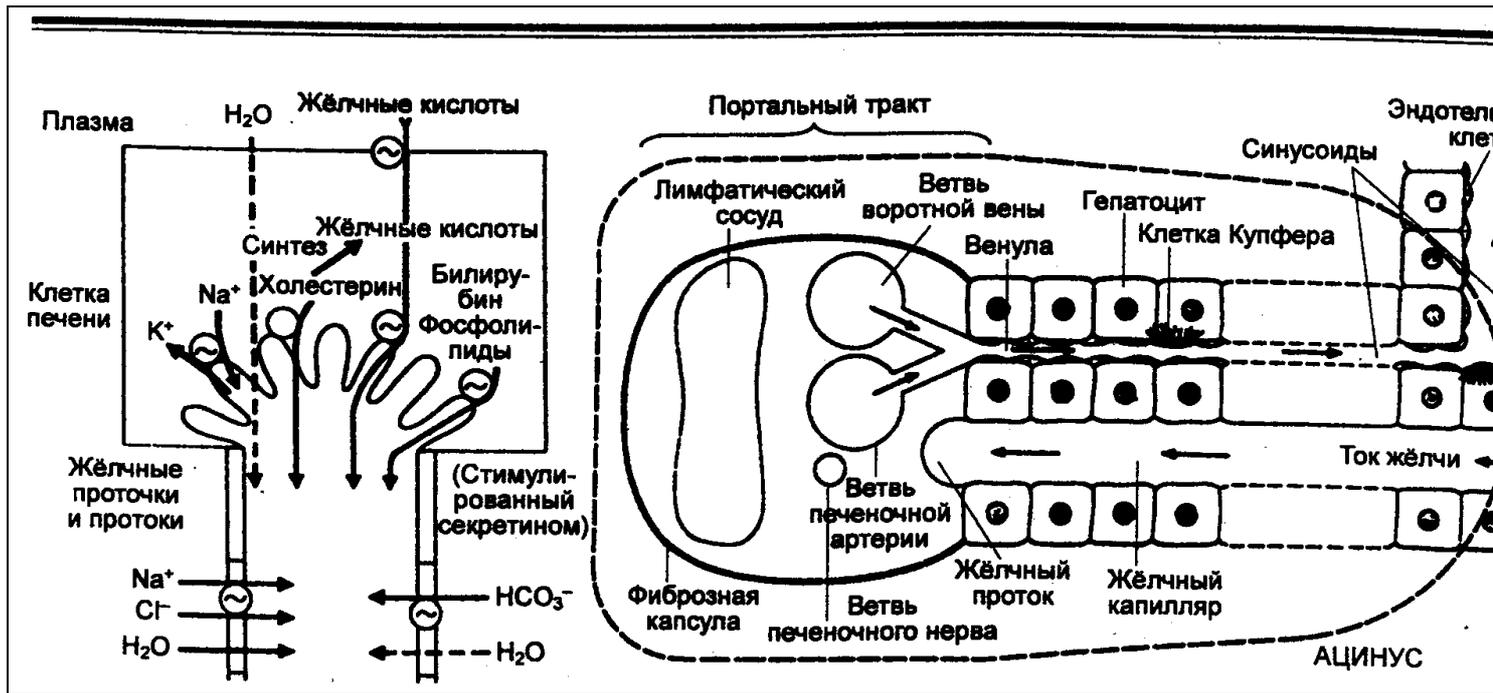


Рис. 3. Механизмы секреции желчи (слева) и упрощенная схема печеночного ацинуса (портальный тракт показан в поперечном разрезе, ветвь печеночной вены — в продольном)

#### ПЕРЕВАРИВАНИЕ ПИЩЕВЫХ ВЕЩЕСТВ

В желудочно—кишечном тракте пища подвергается физической (размельчение, набухание, растворение) и химической обработке. Последняя заключается в гидролизе питательных веществ до стадии мономеров. При этом компоненты пищи, сохраняя пластическую и энергетическую ценность, утрачивают видовую специфичность, поступают в кровь и включаются в обменные процессы. Гидролиз пищевых веществ осуществляется в определенной последовательности и в различных отделах желудочно—кишечного тракта имеет свои особенности.

Полость рта. Здесь осуществляется начальный гидролиз полисахаридов (крахмала, гликогена),  $\alpha$ —амилаза слюны расщепляет гликозидные связи гликогена и молекул амилозы и амилопектина, входящих в структуру крахмала, с образованием декстринов. Действие амилазы в полости рта кратковременно, однако гидролиз углеводов под ее воздействием продолжается в желудке за счет поступившей сюда слюны. Когда содержимое желудка под воздействием HCl приобретает кислую реакцию, амилаза инактивируется и прекращает свое действие.

Желудок. В желудке происходит начальный гидролиз белков под воздействием протеолитических ферментов желудочного сока (пепсина, гастриксина, химозина) с образованием полипептидов. Здесь гидролизуется около 10% пептидных связей. Указанные ферменты активны лишь в кислой среде, создаваемой HCl. Оптимальная величина pH для пепсина составляет 1,2—2,0, для гастриксина — 3,2—3,5. Хлористоводородная кислота вызывает набухание и денатурацию белков, что облегчает их последующее расщепление протеолитическими ферментами. Действие протеолитических ферментов реализуется главным образом в поверхностных слоях пищевой массы, прилежащих к стенке желудка. По мере переваривания этих слоев пищевая масса сдвигается в пилорический отдел, откуда после частичной нейтрализации эвакуируется в двенадцатиперстную кишку.

Тонкая кишка. Химус (пища, подвергнутая действию желудочного сока) в двенадцатиперстной и далее в тонкой кишке подвергается действию ферментов поджелудочной железы и собственно кишечных ферментов. Оптимальная для их активности среда создается в результате воздействия на кислый химус желудка щелочных секретов: сока поджелудочной железы, желчи, кишечного сока. У человека pH в двенадцатиперстной кишке колеблется в пределах 4,0—8,5; в тонкой кишке он сохраняется в диапазоне 6,5—7,5. Этот диапазон характерен для кишки всех позвоночных.

$\alpha$ —Амилаза поджелудочной железы гидролизует декстрины до мальтозы и изомальтозы. При этом образуется лишь небольшое количество глюкозы. Высвобождаемые  $\alpha$ —амилазой сахараиды подвергаются дальнейшему гидролизу собственно кишечными карбогидразами (мальтазой,  $\gamma$ —амилазой, изомальтазой, сахаразой, лактазой, трегалазой) до моносахаридов (глюкозы, галактозы, фруктозы). Эти ферменты, осуществляющие заключительный этап гидролиза углеводов, синтезируются непосредственно в кишечных клетках, локализованы в области мембраны щеточной каймы энтероцитов (см. ниже) и прочно связаны с ней. Из перечисленных кишечных ферментов лактаза имеется только у млекопитающих. У тех из них, детеныши которых питаются молоком, не содержащим лактозу (тюлени, морские львы, моржи), лактаза отсутствует.

Протеолитические ферменты сока поджелудочной железы (трипсин, химотрипсин, эластаза, карбоксипептидазы А и В) осуществляют в кишечнике дальнейшее переваривание белков. Трипсин, химотрипсин и эластаза, как и пепсин, являются эндоферментами. Они расщепляют главным образом внутренние белковые связи, в результате чего образуются более или менее крупные фрагменты (поли— и олигопептиды). Эти фрагменты белковых молекул поступают в пристеночную (примукозальную) зону, которая образована слоем слизи (слизистыми наложениями). В слизи содержатся в значительном количестве ферменты, которые по

мере перемещения пептидов к апикальной мембране энтероцитов гидролизуют их до дипептидов. Гидролиз последних до мономеров (аминокислот) происходит на апикальной поверхности мембран энтероцитов собственно кишечными ферментами. Экзоферменты (карбокси-пептидазы А и В, аминопептидаза, дипептидазы) отщепляют от пептидной цепи концевые аминокислоты, в результате чего образуются свободные аминокислоты и малые пептиды, способные к всасыванию. Аминопептидаза и дипептидазы являются кишечными ферментами и локализуются в зоне щеточной каймы энтероцитов, где они участвуют в мембранном гидролизе.

Гидролиз жиров. Начальные этапы гидролиза жиров (из которых основное значение имеют триглицериды) протекают в полости двенадцатиперстной кишки под действием липазы сока поджелудочной железы. Имеются данные о наличии желудочной липазы, которая, однако, действует лишь на эмульгированные жиры, например на жиры молока. В процессе гидролитического расщепления жира большое значение имеет процесс эмульгирования. Он увеличивает поверхность жира, на которой реализуется ферментативная активность липазы. В процессе эмульгирования жира в кишечнике важную роль отводят желчи. Показано, что смешанные мицеллы, образованные желчными солями и триглицеридами, более доступны для действия липазы поджелудочной железы.

Липаза гидролизует триглицериды с образованием преимущественно 2—моноглицеридов и жирных кислот. В результате действия фермента эмульгированные жиры в форме моноглицеридов и жирных кислот постепенно переходят в мицеллярное состояние. Одновременно с расщеплением триглицеридов происходит гидролиз холестеридов до холестерина и свободных жирных кислот под действием холестеразы при рН 6,6—8,0. Фосфолипиды. (преимущественно лецитин) расщепляются фосфолипазой А. Она гидролизует эфирную связь глицерина и жирной кислоты у второго атома углерода, превращая лецитин в изолецитин и жирную кислоту. Кишечная моноглицеридлипаза гидролизует эфирные связи 2—моноглицеридов. В гидролизе жиров у беспозвоночных участвуют, по—видимому, преимущественно эстеразы. Эти ферменты (кроме липазы) локализуются в средней кишке ракообразных, насекомых, двусторчатых и брюхоногих моллюсков.

Кроме указанных групп ферментов, участвующих в процессе переваривания пищевых веществ, имеется ряд других. Это щелочная фосфатаза, гидролизующая моноэфиры ортофосфорной кислоты, нуклеазы (РНКаза и ДНКаза), нуклеотидазы, нуклеозидазы и другие ферменты, расщепляющие полинуклеотиды и нуклеиновые кислоты. Общей закономерностью, справедливой, видимо, для огромного большинства живых существ, является первоначальное переваривание пищи в кислой среде и последующий гидролиз и всасывание в нейтральной или слабощелочной среде. У примитивных организмов это достигается благодаря изменению реакции, например, в пищеварительных вакуолях. У высших животных и человека отдельные звенья пищеварительной цепи реализуются в различных отделах желудочно—кишечного тракта.

Толстая кишка. Пищеварение в толстой кишке у человека практически отсутствует. Низкий уровень ферментативной активности в ней выработался в процессе эволюции и связан с тем, что поступающий в этот отдел желудочно—кишечного тракта химус беден неперева-ренными пищевыми веществами. Толстая кишка в отличие от других отделов кишечника богата микроорганизмами. Значение микробной флоры заключается в том, что она осуществляет разложение неперева-ренной пищи и компонентов пищеварительных секретов, в результате чего образуются органические кислоты, газы ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ) и токсические вещества (фенол, скатол, индол, крезол). Часть этих веществ, поступивших в организм, обезвреживается печенью (барьерная функция печени). Существенное значение имеет то, что ферменты бактерий расщепляют целлюлозу, гемицеллюлозу и пектины, на которые не действуют пищеварительные ферменты. Продукты гидролиза всасываются в толстой кишке и используются организмом. В толстой кишке всасываются также некоторые витамины и аминокислоты, продуцируемые микробами кишечной полости.

МЕМБРАННОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ И ВСАСЫВАНИЕ

Характерной особенностью кишечных клеток (рис. 4) является наличие щеточной каймы, которая образована микроворсинками — выростами цитоплазмы, ограниченными мембраной. Щеточная кайма энтероцитов — универсальная структура, свойственная различным животным и человеку. На апикальной поверхности каждого энтероцита находится около 3—4 тыс. микроворсинок; на 1 мм<sup>2</sup> поверхности кишечного эпителия приходится до 50—100 млн. микроворсинок. У человека и других млекопитающих высота микроворсинок составляет в среднем 1 мкм, диаметр — около 0,1 мкм.

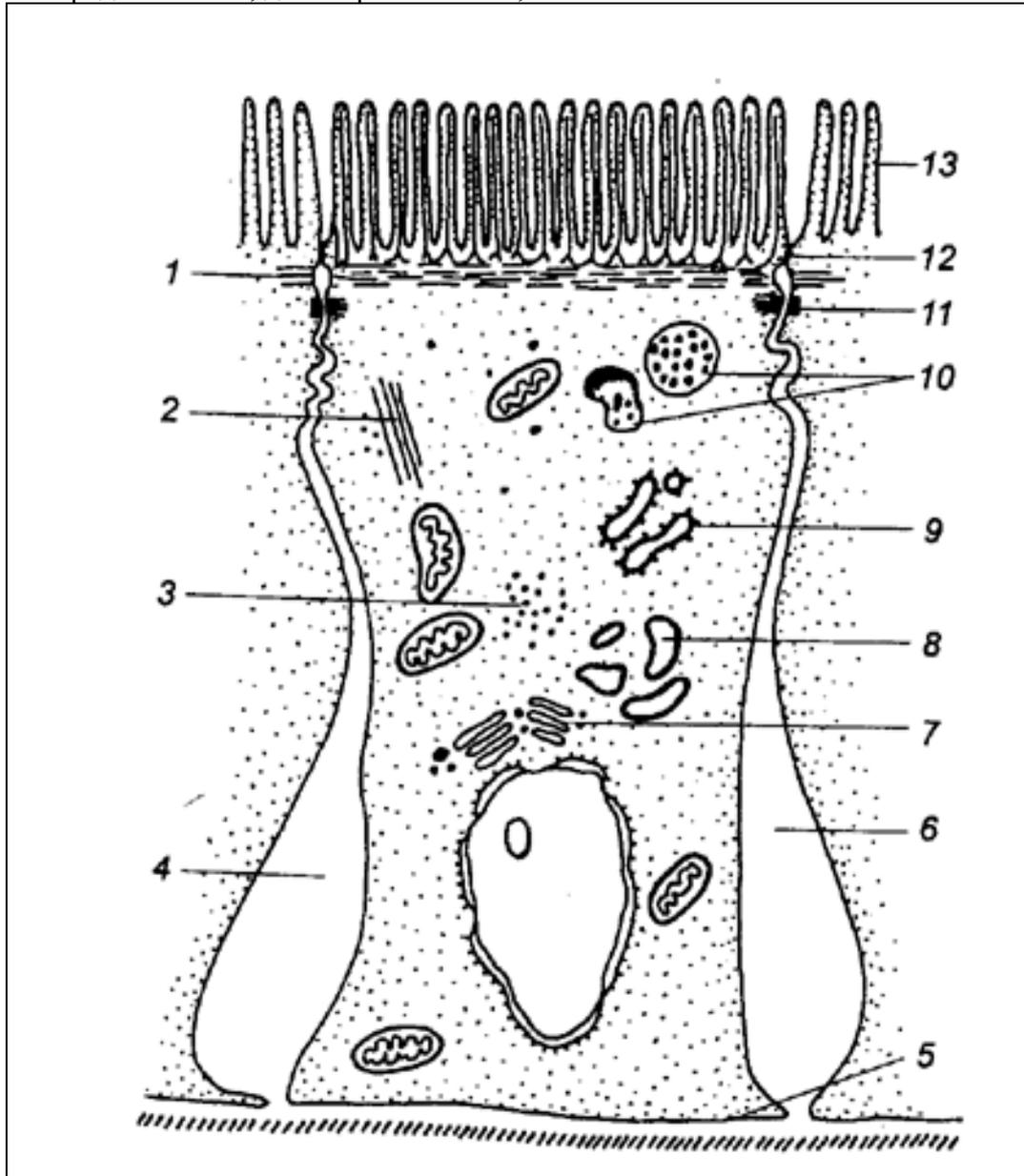


Рис. 4. Кишечная клетка

1 — терминальная сеть, 2 — микротрубочки, 3 — свободные рибосомы, 4 — латеральная мембрана, 5 — базальная мембрана, 6 — межклеточное пространство, 7 — аппарат Гольджи, 8 — гладкий ретикулум, 9 — гранулярный эндоплазматический ретикулум, 10 — лизосомы, 11 — десмосома, 12 — плотный контакт, 13 — микроворсинки.

#### Мембранное пищеварение

Мембранное пищеварение осуществляется ферментами, адсорбированными из полости тонкой кишки (секретируемыми преимущественно поджелудочной железой), а также

собственно кишечными ферментами, синтезируемыми в кишечных клетках (энтероцитах) и встроенными в мембрану.

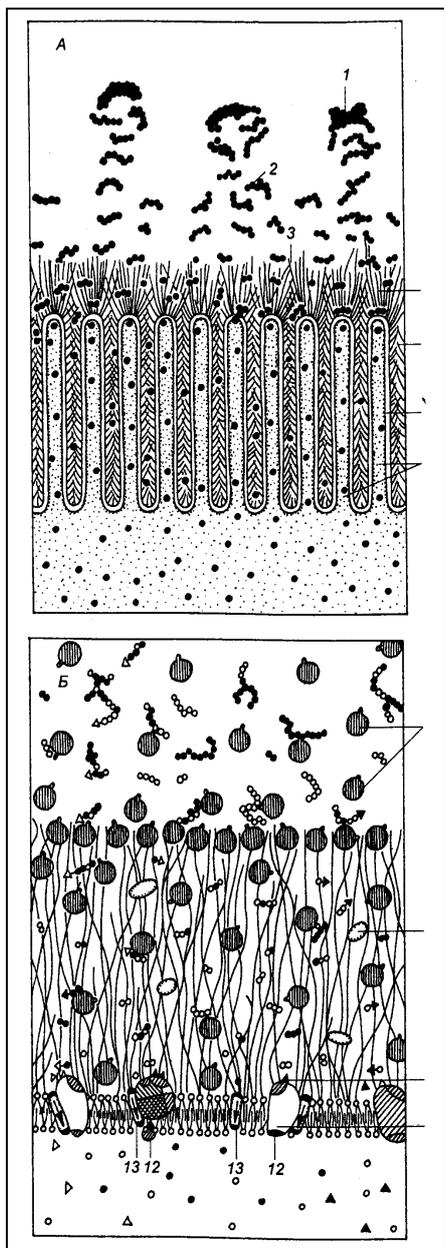


Рис. 5. Взаимодействия между полостным и мембранным пищеварением

А — последовательная деполимеризация пищевых субстратов в полости и на поверхности тонкой кишки;

Б — фрагмент липопротеиновой мембраны с адсорбированными и собственно кишечными ферментами. 1—3 — субстраты, 4 — апикальный гликокаликс, 5 — латеральный гликокаликс, 6 — мембрана, 7 — микроворсинки, 8 — панкреатические ферменты, 9 — неэнзиматические факторы, 10 — каталитические центры ферментов, 11 — мембранные ферменты, 12 — регуляторные центры ферментов, 13 — транспортная система мембраны.

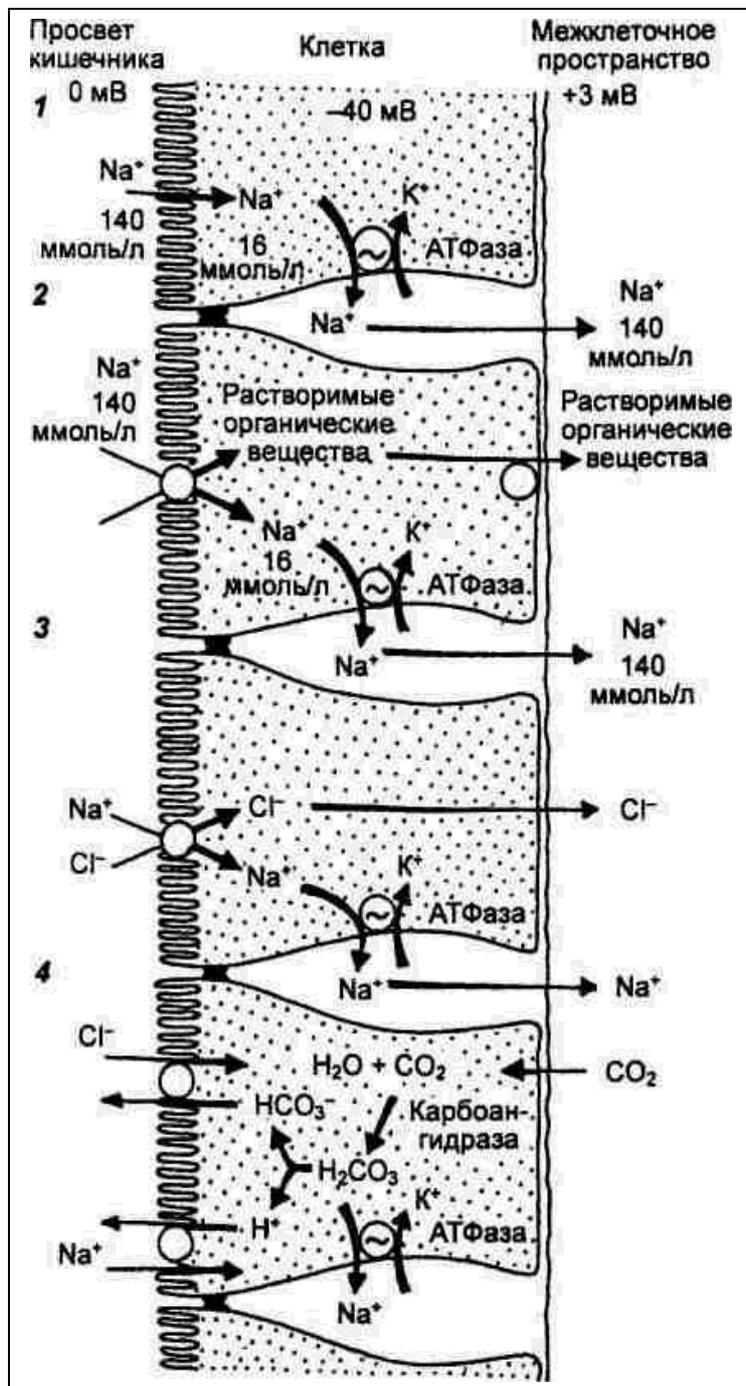


Рис. 6. Всасывание ионов в тонкой кишке млекопитающих

1 — электрогенный транспорт  $\text{Na}^+$ , 2 — электрогенный транспорт  $\text{Na}^+$ , сопряженный с транспортом D-гексоз, l-аминокислот, дипептидов, водорастворимых витаминов, солей желчных кислот (в подвздошной кишке), 3 — электронейтральный транспорт  $\text{NaCl}$ , 4 — электронейтральный обмен ( $\text{Na}^+ \leftrightarrow \text{H}^+$ ,  $\text{Cl}^- \leftrightarrow \text{HCO}_3^-$ ).

## Всасывание

Термином всасывание обозначают совокупность процессов, обеспечивающих перенос веществ из просвета кишки в кровь и лимфу. Так, всасывание ионов в кишке идет с участием четырех механизмов (рис. 6): 1 — электрогенное поглощение ионов  $\text{Na}^+$  против электрохимического градиента; 2 — сопряженный электрогенный транспорт  $\text{Na}^+$  (сопряженный с переносом органических веществ общим переносчиком); 3 — нейтральный сопряженный транспорт  $\text{Na}^+ - \text{Cl}^-$ ; 4 — нейтральное поглощение  $\text{Na}^+ - \text{Cl}^-$  путем двойного обмена на ионы  $\text{H}^+$  и  $\text{HCO}_3^-$ . Источником энергии для всех четырех механизмов переноса служит  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$  АТФ-аза базальной и латеральной мембраны. Всасывание осуществляется преимущественно в тонкой кишке. Общая площадь всасывающей поверхности кишки человека составляет приблизительно  $200 \text{ м}^2$ . Столь значительная величина всасывающей поверхности обусловлена наличием структур, увеличивающих поверхность слизистой оболочки кишки (круговых складок, ворсинок), а также микроворсинок энтероцитов. За счет микроворсинок поверхность клетки увеличивается более чем в 30 раз. Соседние клетки образуют вместе с плотным контактом и межклеточным пространством функциональную единицу. Форма эпителиальных клеток и межклеточного пространства зависит от функционального состояния эпителия (рис. 7).

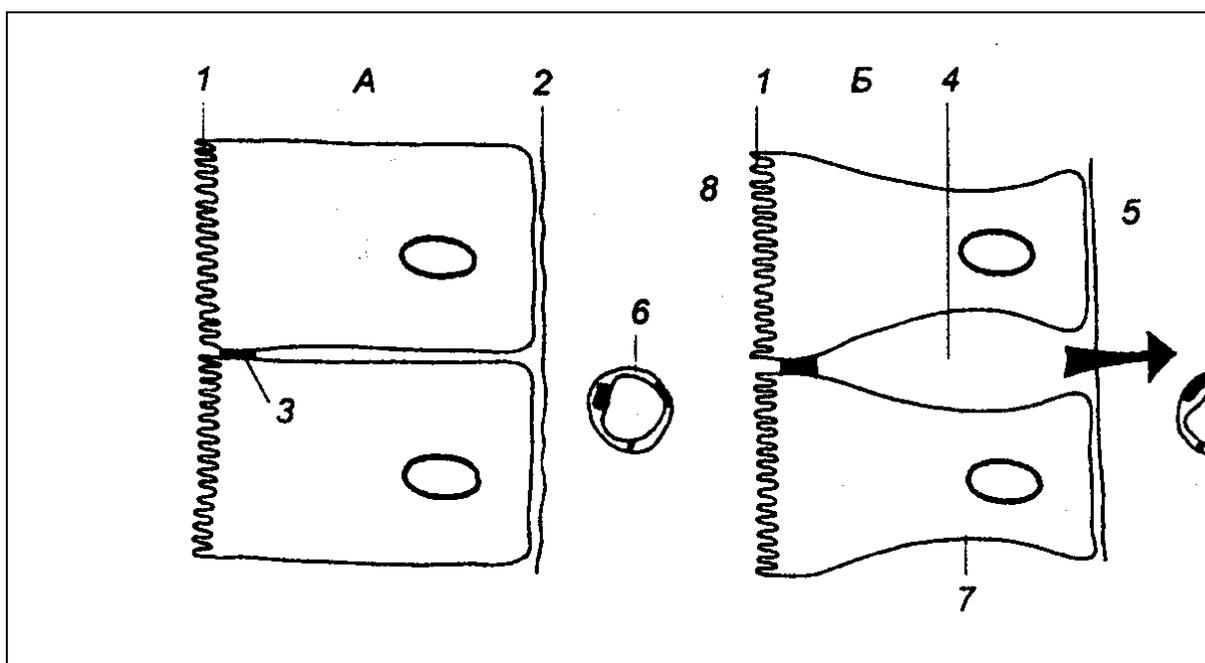


Рис. 7. Схема эпителиальных клеток тонкой кишки позвоночных

А — в покое; Б — во время всасывания. 1 — микроворсинки, 2 — базальная мембрана, 3 — плотный контакт, 4 — межклеточное пространство, 5 — собственная пластинка, 6 — капилляр, 7 — базолатеральная мембрана 8 — просвет.

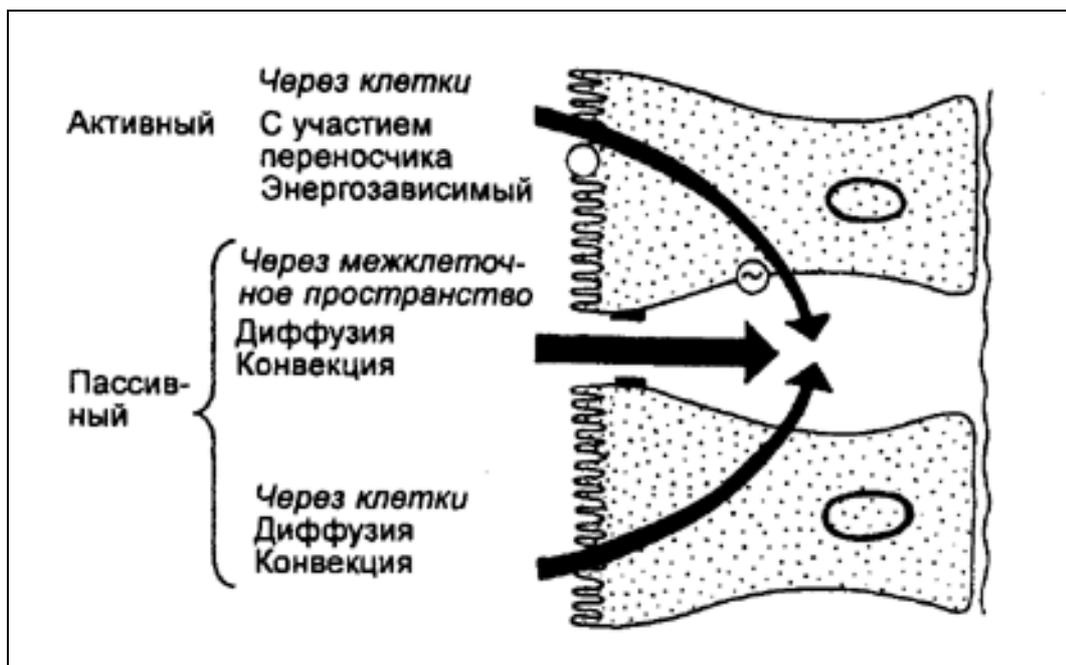


Рис. 8. Пути и механизмы транспорта воды и растворенных в ней веществ через эпителий

В транспорте через клетки участвуют и пассивный, и активный процессы; в транспорте через межклеточное пространство — только пассивный (показано стрелками).

Через эпителиальную поверхность кишки постоянно происходит переход веществ в двух направлениях: из просвета кишки в циркуляторное русло и одновременно из кровеносных капилляров в полость кишечника. Если преобладает транспорт из просвета кишки, результирующим эффектом двух противоположно направленных потоков является всасывание, если доминирует обратный поток — секреция (экскреция).

Механизмы транспорта. Всасывание веществ осуществляется с участием различных видов транспорта (рис. 12.19). Пассивный транспорт жидкостей и растворенных в них веществ происходит без затрат энергии. К этому виду транспорта относятся диффузия, осмос и фильтрация. Движущей силой диффузии частиц растворенного вещества является их концентрационный градиент (рис. 12.20). При осмосе, являющемся разновидностью диффузионного переноса, происходит перемещение в соответствии с концентрационным градиентом частиц растворителя. Процесс фильтрации заключается в переносе раствора через пористую мембрану под действием гидростатического давления. Для реализации пассивного транспорта существенное значение имеет жирорастворимость веществ, переносимых через мембрану, так как в ее составе содержится большое количество липидов.

Активный транспорт веществ является однонаправленным и связан с затратами энергии, источником которой служат макроэргические фосфаты. При активном энергозависимом транспорте вещество может переноситься против градиента концентрации, в результате чего создается несимметричное распределение веществ по обе стороны клеточной мембраны. Скорость активного транспорта довольно высока, однако она не может превысить определенного «значения насыщения». Некоторые вещества угнетают активный транспорт по типу конкурентного ингибирования.

Предполагают, что активный транспорт осуществляется при участии переносчиков — транспортеров, располагающихся на клеточной мембране. На внешней стороне мембраны переносчик соединяется с молекулой транспортируемого вещества, переносит ее через мембрану, высвобождает на внутренней поверхности и возвращается обратно к наружной поверхности.

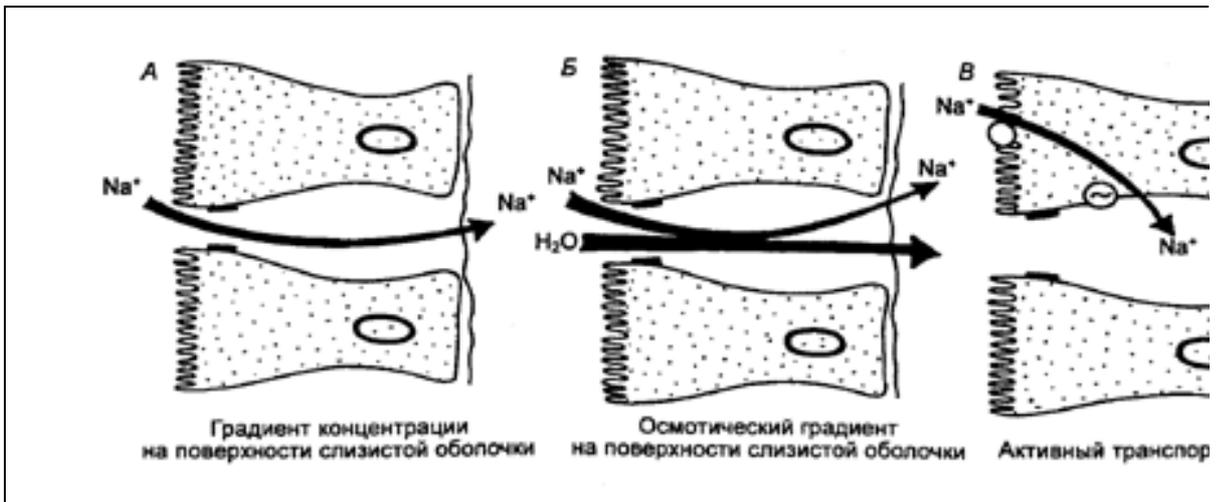


Рис. 9. Механизмы транспорта, участвующие в процессах всасывания  
 А — диффузия, Б — конвекция, В — транспорт через клетку

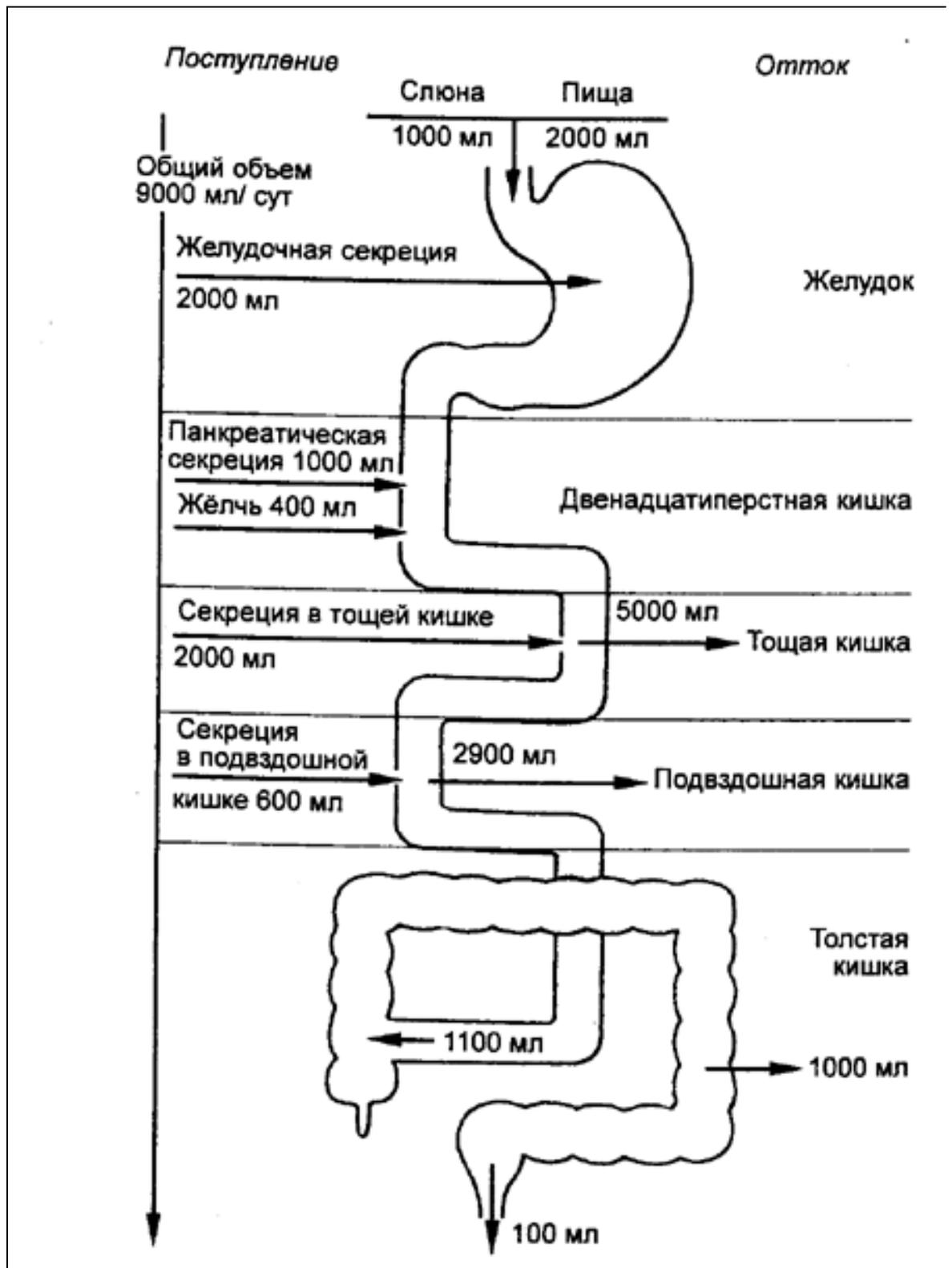


Рис. 10. Баланс жидкости в желудочно—кишечном тракте человека

Из общего количества жидкости, поступающей в желудочно—кишечный тракт с пищей (2 л) и эндогенными секретами (7 л), с экскрементами выводится только 100 мл.

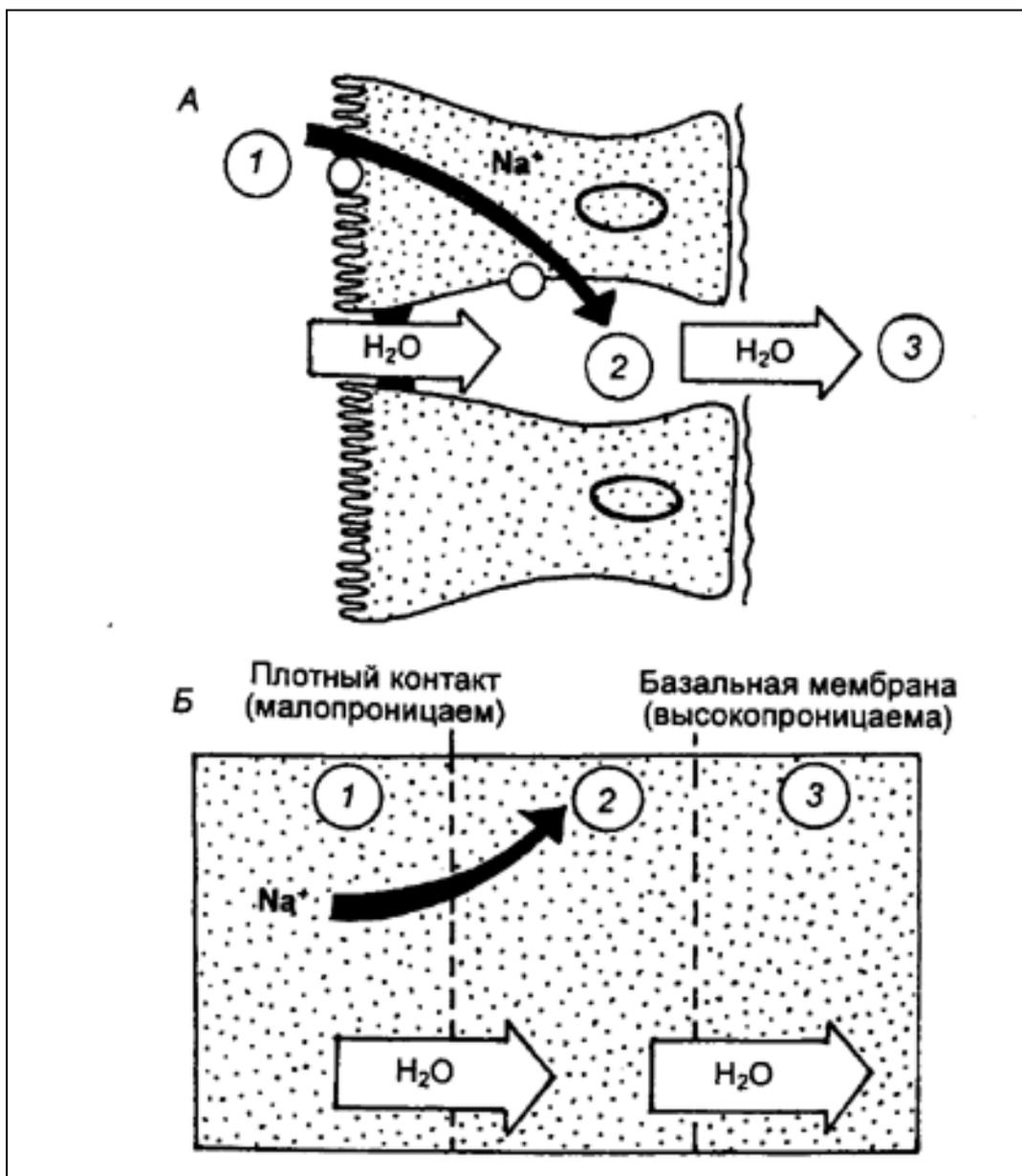


Рис. 11. Механизмы, всасывания воды в кишке

А—*in vivo*, активный транспорт натрия, Б — модель трех компартментов; 1 — полость кишки, 2 — щель между энтероцитами, 3 — интерстициальное пространство.

Облегченная диффузия, как и простая диффузия, осуществляется без затрат энергии, по градиенту концентрации. Вместе с тем облегченная диффузия — более быстрый процесс, который имеет порог насыщения, подвергаясь ингибированию по конкурентному типу, и, следовательно, осуществляется с участием транспортеров.

Различают транспортные системы, обеспечивающие переход веществ через апикальную мембрану энтероцита внутрь клетки, и системы транспорта веществ из клетки в кровь или лимфу, располагающиеся в области базальной и латеральной мембран кишечной клетки.

**Всасывание воды и одновалентных ионов.** В тонкой и толстой кишке осуществляется всасывание воды и солей, поступающих с пищей и секретируемых пищеварительными железами. Общее количество воды, всасывающейся в кишечнике человека за 1 сут, составляет 8—10 л, хлористого натрия — 1 моль. Транспорт воды тесно связан с транспортом ионов  $\text{Na}^+$  и определяется им.

В пищеварительном тракте поддерживается концентрация ионов  $\text{Na}^+$  близкая к их концентрации в плазме крови. Несмотря на это, происходит постоянное всасывание ионов

$\text{Na}^+$  из просвета кишечника в кровь. Транспорт их может быть активным и пассивным. Перенос  $\text{Na}^+$  из полости кишечника в кровь может осуществляться по межклеточным каналам. Ионы  $\text{Na}^+$  поступают в энтероциты пассивным путем, но с участием специфических транспортных систем. В кишечных клетках имеется также дополнительная система электрогенного транспорта  $\text{Na}^+$ , сопряженная с транспортом Сахаров и аминокислот. Транспорт  $\text{Na}^+$  через базальную и латеральные мембраны энтероцита является активным и осуществляется за счет локализуемого здесь  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  – насоса.

В процессе всасывания потоки  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  сопряжены. Абсорбция ионов  $\text{Cl}^-$  против градиента концентрации энергетически обеспечивается активным транспортом  $\text{Na}^+$ . Признают также наличие системы активного транспорта  $\text{Cl}^-$ , локализуемой в апикальной мембране.

Активному транспорту  $\text{Na}^+$  принадлежит решающая роль в обеспечении переноса воды. Создаваемый им осмотический градиент служит непосредственной движущей силой для молекул воды, которая может транспортироваться как через энтероциты, так и по межклеточным каналам.

Всасывание двухвалентных катионов. Из всасываемых в кишечнике двухвалентных катионов наибольшее значение имеют  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$  и  $\text{Fe}^{2+}$ . Кальций всасывается по всей длине желудочно—кишечного тракта, однако у различных млекопитающих и птиц наиболее интенсивная его абсорбция происходит в двенадцатиперстной кишке и начальном отделе тонкой кишки. В этом же отделе всасываются ионы  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  и  $\text{Fe}^{2+}$ . Всасывание  $\text{Cu}^{2+}$  происходит преимущественно в желудке. Желудок является также основным местом всасывания  $\text{Mg}^{2+}$  у овец.

В процессе всасывания  $\text{Ca}^{2+}$  участвуют механизмы облегченной и простой диффузии. Существуют данные о наличии в базальной мембране энтероцитов кальциевого насоса, который обеспечивает выкачивание  $\text{Ca}^{2+}$  из клетки в кровь против электрохимического градиента. Стимулирующее влияние на всасывание  $\text{Ca}^{2+}$  оказывает желчь. Всасывание ионов  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  и основного количества  $\text{Cu}^{2+}$  происходит пассивным путем.

Всасывание ионов  $\text{Fe}^{2+}$  осуществляется с участием переносчиков (активный транспорт), а также по механизму пассивного транспорта (простая диффузия). При попадании ионов  $\text{Fe}^{2+}$  в энтероцит они соединяются с апоферритином, в результате чего образуется металлотеин ферритин. Последний является основным депо железа в организме.

Всасывание сахаров. В кишечнике млекопитающих могут всасываться различные моносахариды, однако в естественных условиях основным из них является глюкоза. На втором по значению месте находится фруктоза. В период питания организма молоком матери существенное значение имеет галактоза.

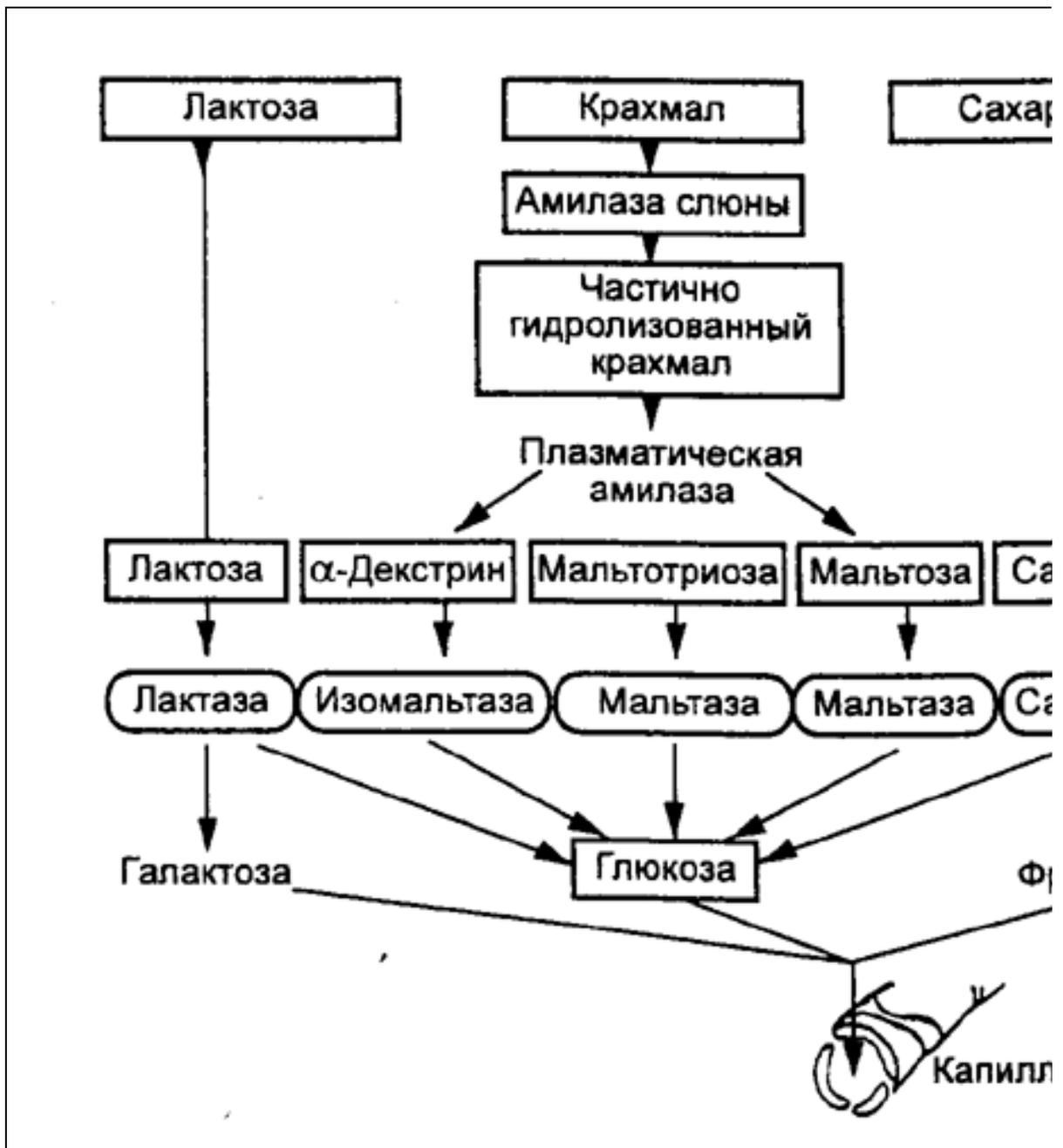


Рис. 12. Переваривание и всасывание углеводов  
Ферментативный гидролиз ди— и полисахаридов в щеточной кайме.

Поступление моносахаридов из просвета тонкой кишки в кровь может осуществляться различными путями, однако при всасывании глюкозы основную роль играет активный транспорт. Его особенностью является зависимость от ионов  $\text{Na}^+$ . Наиболее распространено представление о сопряженном транспорте глюкозы и  $\text{Na}^+$  одним переносчиком. В соответствии с гипотезой натриевого градиента движущей силой, обеспечивающей перенос молекул глюкозы, является концентрационный градиент  $\text{Na}^+$ . Для обеспечения последнего ионы  $\text{Na}^+$  должны откачиваться из клетки. Этот процесс протекает с использованием энергии АТФ.

Предложена также другая модель  $\text{Na}^+$ —зависимого транспорта глюкозы, которая предусматривает наличие в мембране энтероцита двух параллельно взаимодействующих каналов (для  $\text{Na}^+$  и глюкозы) и расположенного на поверхности мембраны воротного белка. Этот белок связывает глюкозу на входе в транспортную систему, что приводит к активированию натриевого канала. На определенной стадии движения  $\text{Na}^+$  по этому каналу активиру-

ется глюкозный канал, по которому и транспортируется молекула глюкозы, первоначально фиксированная на воротном белке.

По механизму активного транспорта всасываются не все моносахариды. В отличие от D—глюкозы и D—галактозы, L—глюкоза и L—галактоза транспортируются пассивно, что проявляется в меньшей скорости их всасывания.

Всасывание аминокислот. Основным механизмом поступления аминокислот в энтероцит является  $\text{Na}^+$ —зависимый активный транспорт. Вместе с тем возможна и диффузия аминокислот по электрохимическому градиенту. Наличием двух механизмов транспорта объясняют тот факт, что D—аминокислоты всасываются быстрее (за счет активного транспорта), чем L—изомеры, поступающие в клетку пассивно, путем диффузии. У взрослых животных диффузия, очевидно, происходит лишь при нарушении механизма активного транспорта! В нормальных же условиях поступление аминокислот в энтероцит обеспечивается механизмами облегченной диффузии и активного транспорта, реализующимися с участием переносчиков. Предполагают наличие различных транспортных систем для нейтральных, основных, N—замещенных и дикарбоновых аминокислот.

Практически единственным видом продуктов гидролиза белка, всасывающихся в кровеносное русло у высших животных и человека, являются аминокислоты. Исключение составляют оксипролиновые пептиды, которые по—видимому, всасываются путем диффузии. В весьма небольшом количестве через кишечный эпителий способны проникать некоторые мелкие пептиды, например глицилглицин. Кроме того, у новорожденных млекопитающих, когда еще не функционируют механизмы расщепления белка, возможно всасывание интактного белка посредством пиноцитоза. Таким путем в организм новорожденного с молоком матери поступают антитела, обеспечивающие невосприимчивость к инфекциям.

*Существует точка зрения, в соответствии с которой олигопептиды, образующиеся в процессе полостного гидролиза, поступают в энтероцит, где и расщепляются до аминокислот под действием внутриклеточных ферментов. В то же время показано, что промежуточные и заключительные этапы расщепления белковых молекул осуществляются не внутриклеточно, а в зоне щеточной каймы энтероцитов с помощью находящихся здесь пептидаз.*

*В энтероцитах наряду с транспортной системой апикальной мембраны имеется также транспортная система, расположенная в базальной и латеральных мембранах, которая осуществляет выход транспортируемых аминокислот из клетки. Эта система функционирует с участием транспортеров по механизму облегченной диффузии. Предполагают возможность и  $\text{Na}^+$ —зависимого активного транспорта. Процесс переваривания и всасывания белков можно представить в следующем виде (рис. 12.24). В просвете кишки происходит расщепление полипептидов до олигопептидов, ди— и трипептидов и аминокислот. В мембране микроворсинок щеточной каймы — дальнейшее расщепление специфическими пептидазами, поглощение аминокислот и олигопептидов. В цитоплазме — расщепление ди— и олигопептидов цитоплазматическими пептидазами до аминокислот. В базальной мембране — выход аминокислот из клетки в кровь.*

Всасывание жиров и витаминов. Основной группой пищевых жиров являются триглицериды. Продукты их гидролиза способны проникать через мембрану энтероцита лишь после определенных физико—химических превращений. Моноглицериды и жирные кислоты с участием желчных кислот образуют мицеллы. Строение смешанной мицеллы представлено на рис. 12.25. Ее сердцевина, состоящая из холестерина, лецитина, жирных кислот и моноглицеридов, покрыта снаружи желчными кислотами, гидрофильные группы которых находятся на поверхности мицеллы. Желчные кислоты стабилизируют мицеллы и обеспечивают их транспорт из просвета кишечника к энтероцитам, в которые жиры проникают путем пассивной диффузии.

Желчные кислоты транспортируются из начальных отделов тонкой кишки, в которых происходит преимущественное всасывание жиров, в подвздошную кишку, где они поступают в энтероциты по механизму активного транспорта (рис. 12.26).

В энтероцитах осуществляется обратный синтез (ресинтез) триглицеридов из моноглицеридов и жирных кислот. Ресинтезированные жиры транспортируются из энтероцитов в лимфу в виде хиломикронов. Последние представляют собой триглицериды (85—90%), заключенные в оболочку из белка (2%), фосфолипидов (6—8%) и эфиров холестерина (2—4%). Кроме хиломикронов в энтероцитах синтезируются липопротеиды очень низкой плотности, характеризующиеся меньшим содержанием триглицеридов и большим — белка.

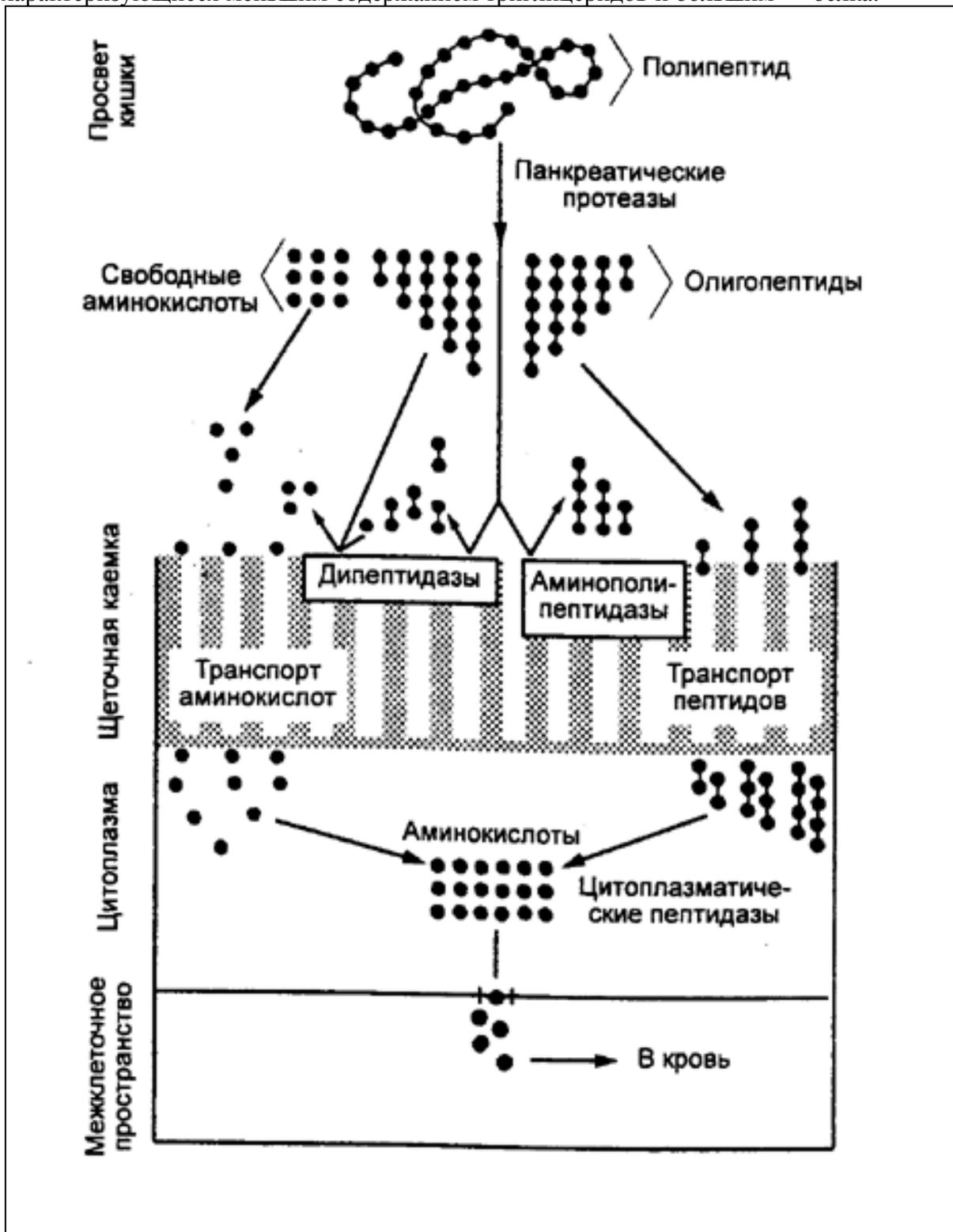


Рис. 13. Переваривание и всасывание белков

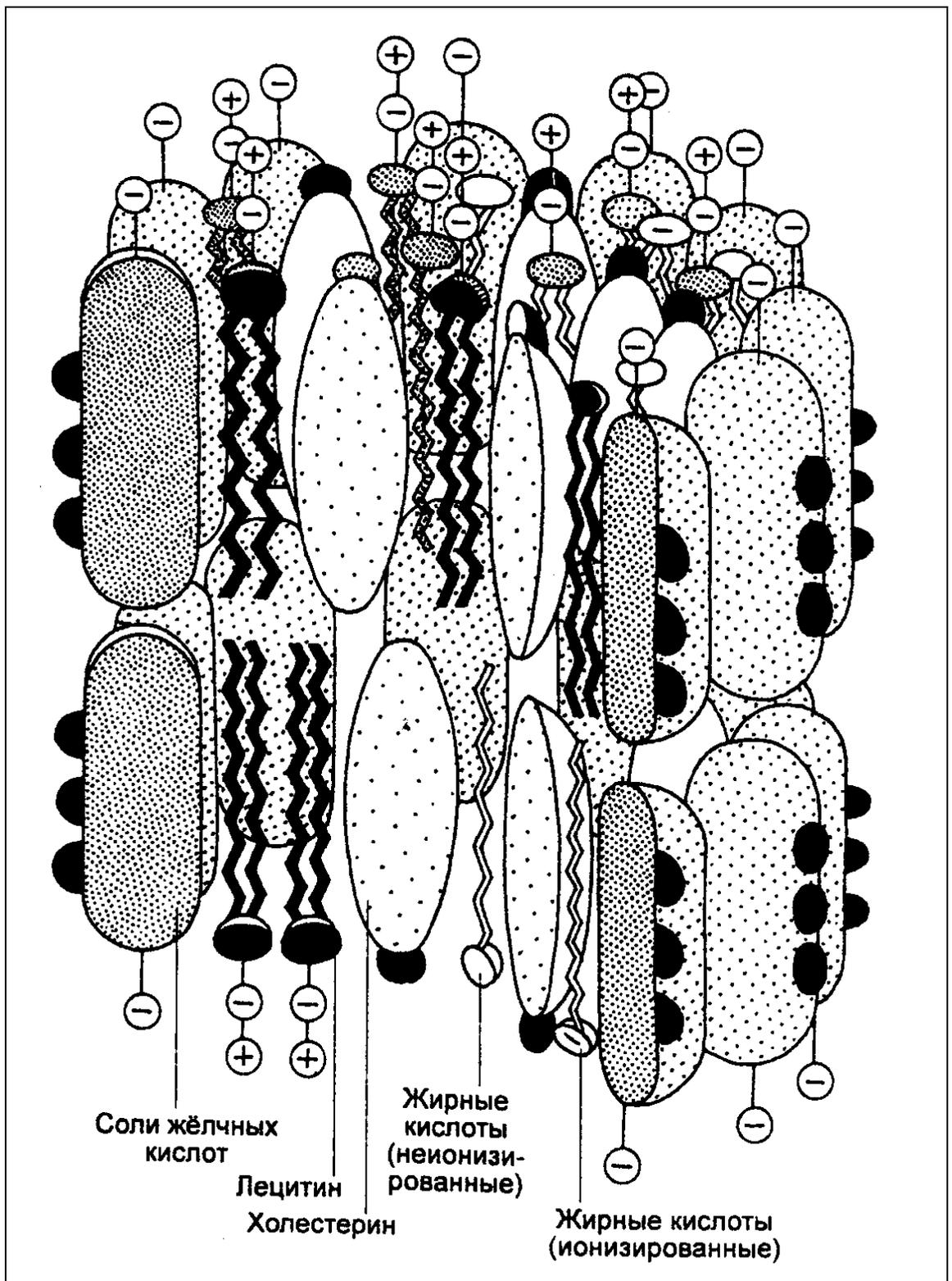


Рис. 14. Строение смешанной мицеллы

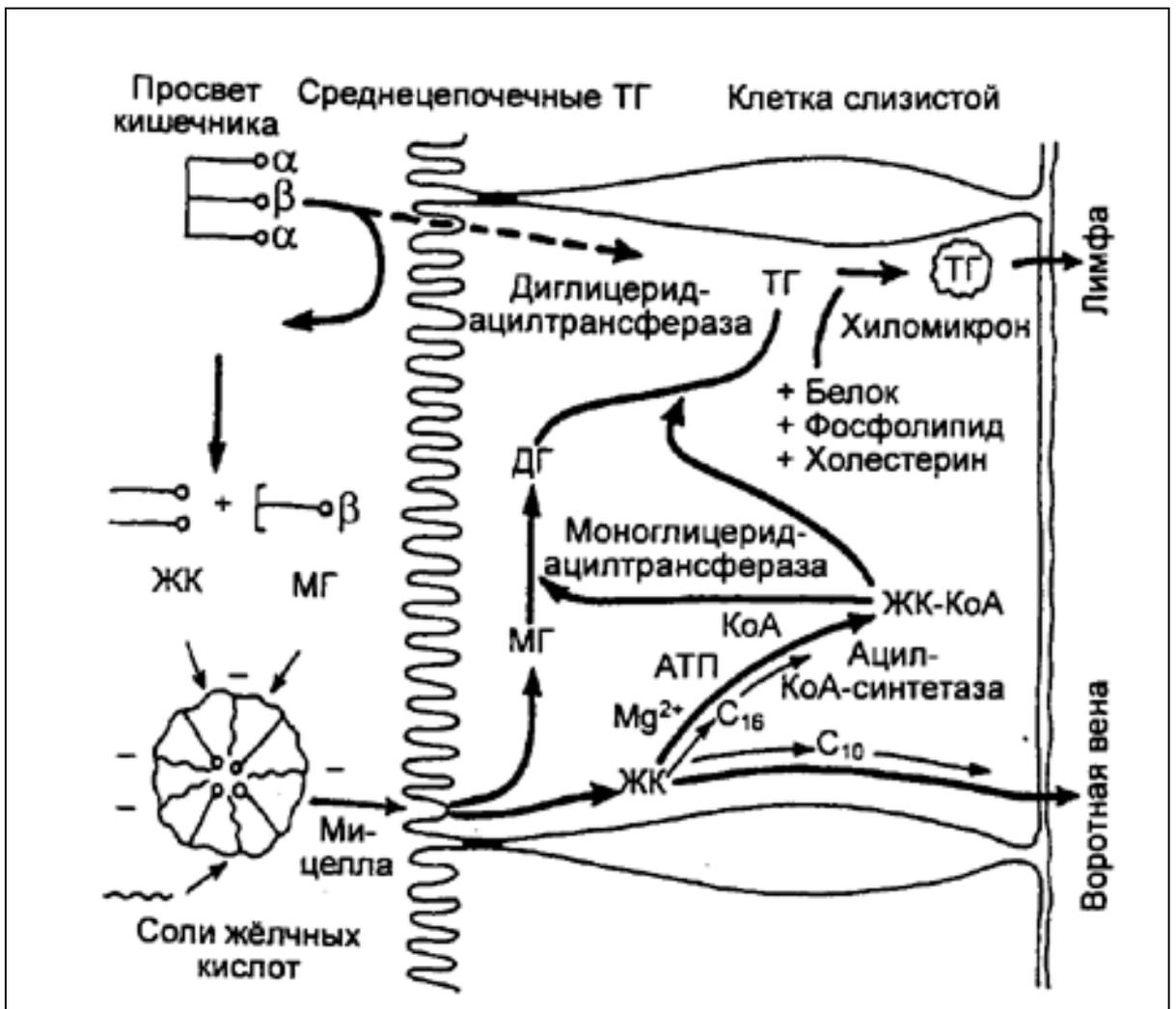


Рис.15. Переваривание и всасывание липидов

МГ — моноглицериды; ДГ — диглицериды; ТГ — триглицериды; ЖК — жирные кислоты.

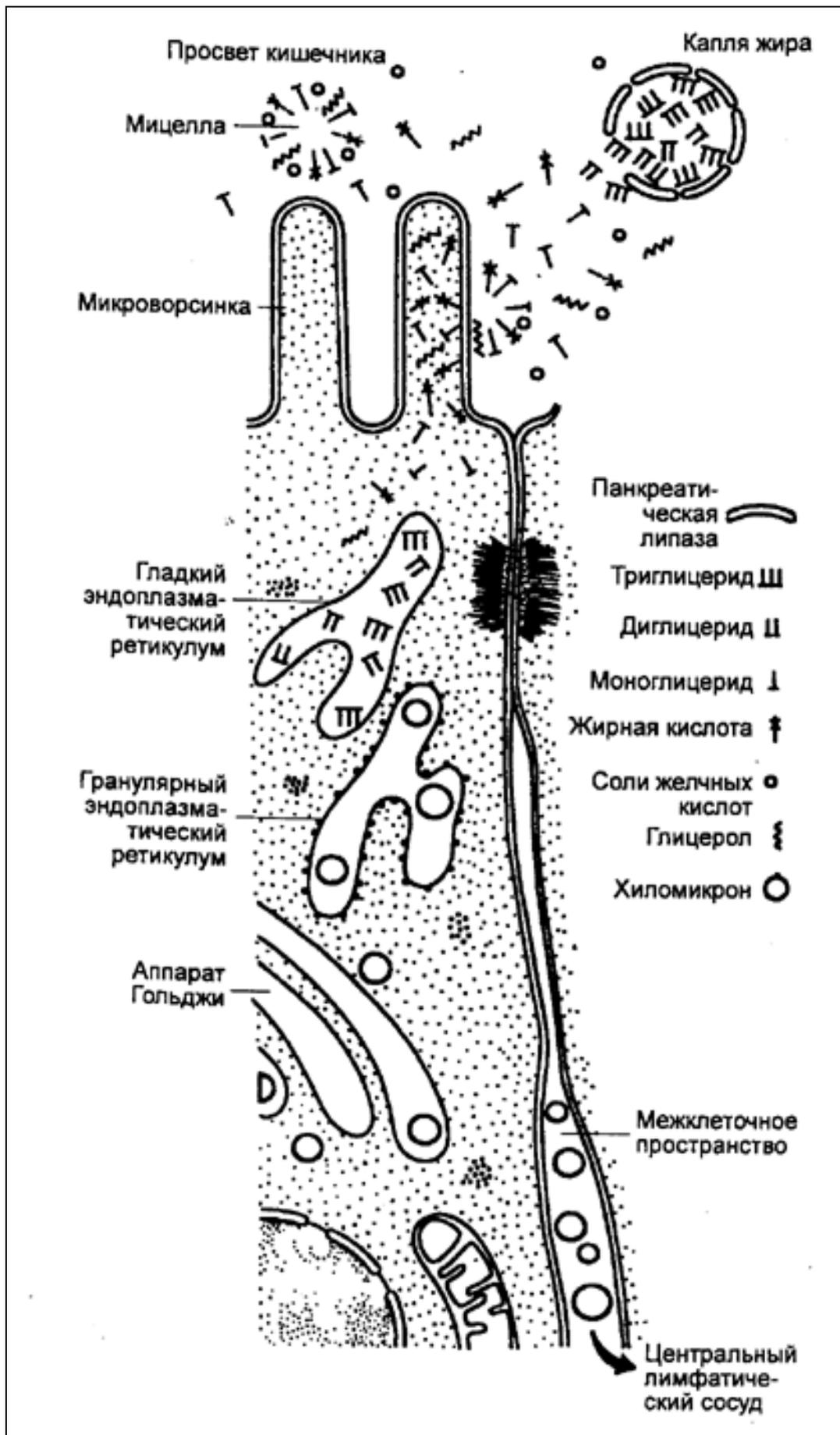


Рис. 16. Перенос липидов из просвета кишки в ткани

Продукты гидролиза триглицеридов — моноглицериды, жирные кислоты и глицерол образуют мицеллы с солями желчных кислот. Эти мицеллы поступают во всасывающую клетку путем пассивной диффузии через мембрану микроворсинки с растворением в ее липидах. Внутри клетки мицеллы накапливаются в гладком эндоплазматическом ретикулуме, а затем переходят в гранулярный ретикулум. Там они снова превращаются в триглицериды, а также в фосфолипиды и холестерол. Все эти липиды откладываются в аппарате Гольджи, образуя хиломикроны — капельки диаметром около 150 нм. Капельки затем покидают клетку через базолатеральные участки мембраны посредством экзоцитоза.

С всасыванием жиров тесно связано всасывание жирорастворимых витаминов (А, D, Е, К). Витамины, растворимые в воде, могут всасываться посредством диффузии (например, аскорбиновая кислота, рибофлавин). Фолиевая кислота (витамин В<sub>9</sub>) всасывается в конъюгированном виде. Витамин В<sub>12</sub> (кобаламин) всасывается у людей в подвздошной кишке.

### МОТОРНАЯ ФУНКЦИЯ

В регуляции моторной функции желудочно—кишечного тракта участвует серотонин (5—гидрокситриптамин — 5—НТ), который содержится в нейронах энтеральной части метасимпатической нервной системы и в эндокринных клетках. Энтерохромаффинные клетки, секретирующие серотонин, располагаются между клетками эпителиальной выстилки слизистой оболочки желудочно—кишечного тракта практически на всем его протяжении.

Глотание — рефлекторный акт, который возникает в результате раздражения пищевым комком чувствительных окончаний мягкого неба, основания языка и задней стенки глотки. Ротоглоточная и пищеводная фазы глотания складываются из следующих актов (рис. 17): А — язык прижимается к твердому небу; Б — носоглотка перекрывается мягким небом; В — гортань поднимается, и надгортанник перекрывает вход в трахею; Г — мышцы глотки начинают сокращаться; Д — рефлекторно открывается верхний сфинктер пищевода. К центру глотательного рефлекса, расположенному на дне IV желудочка возбуждение поступает по языкоглоточным нервам. Эфферентные импульсы из продолговатого мозга идут к мышцам полости рта, глотки, гортани и пищевода по подъязычным, тройничным, языкоглоточным и блуждающим нервам. В акте глотания различают три фазы: ротовую (произвольную), глоточную (быструю произвольную) и пищеводную (медленную произвольную). Координированными сокращениями мышц языка и щек пищевой комок перемещается на корень языка. Раздражение его рецепторов вызывает рефлекторное сокращение мышц, приподнимающих мягкое небо, что препятствует попаданию пищи в полость носа. Затем пища языком проталкивается в глотку и далее в пищевод. При глотании закрывается вход в гортань, что исключает попадание пищи в дыхательные пути.

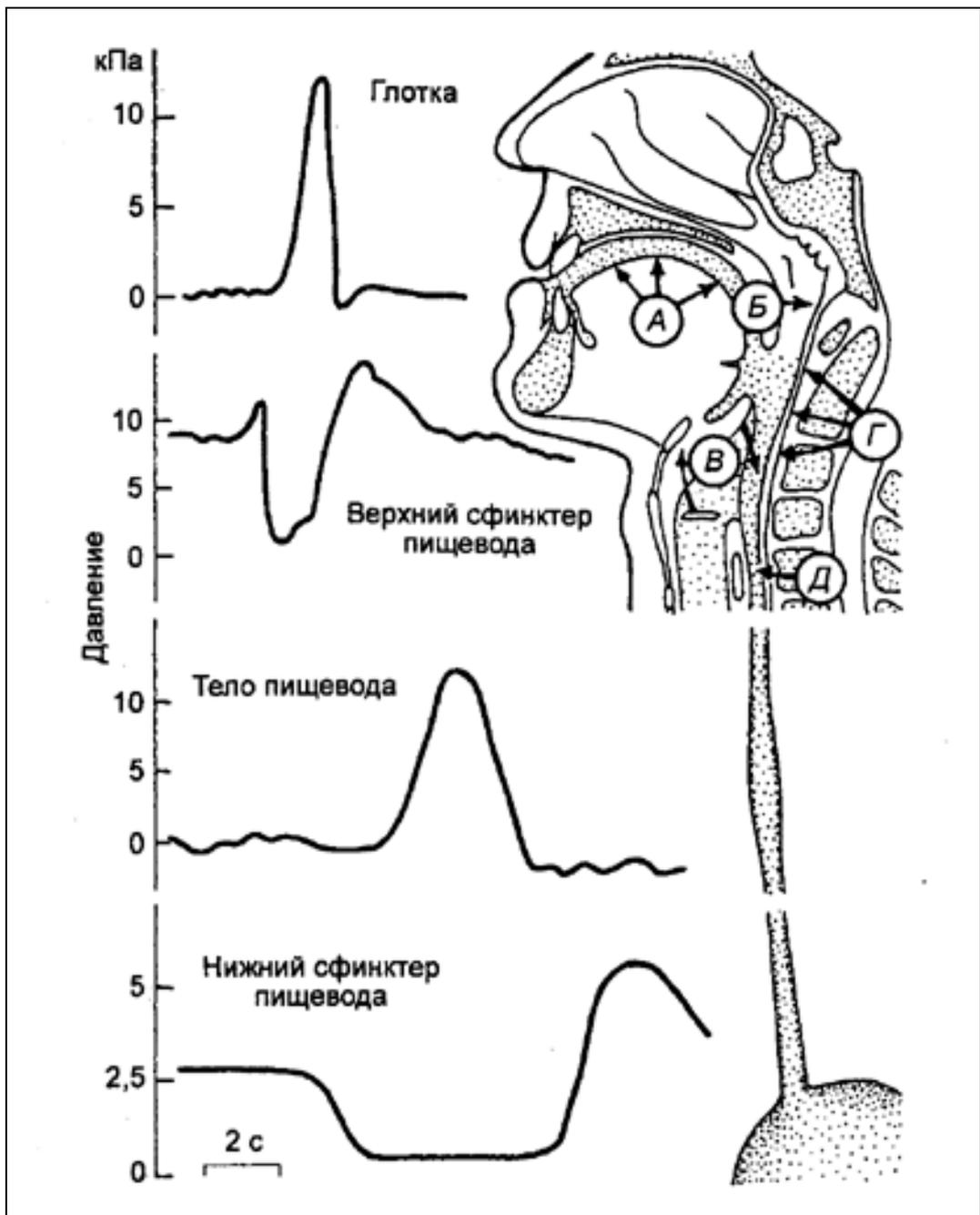


Рис. 17. Фазы глотания у человека  
 Кривые слева показывают изменение давления в глотке, верхнем сфинктере пищевода, теле пищевода и нижнем его сфинктере. Обозначения см. в тексте.

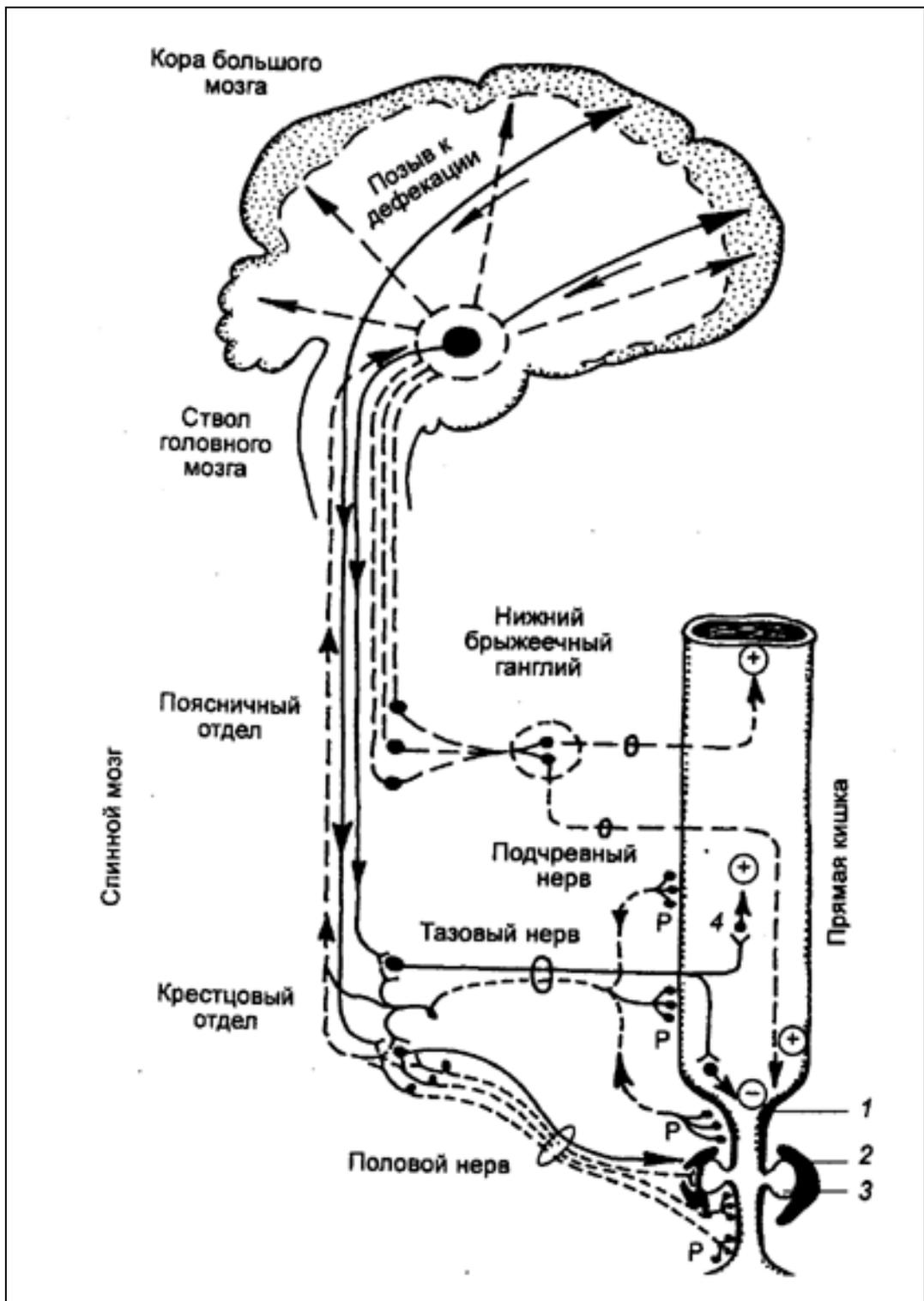


Рис. 18. Схема рефлекторного обеспечения дефекации

Р — рецепторы; 1 — внутренний сфинктер заднего прохода, а — наружный сфинктер заднего прохода; 3 — анальные железы; 4 — метасимпатические (интрамуральные) ганглии энтеральной части метасимпатической нервной системы; (+) — влияния, повышающие тонус мышц; (—) — влияния, понижающие тонус мышц.

Перемешивание и продвижение содержимого желудка осуществляется перистальтическими волнами, которые возникают на большой кривизне в участке, примыкающем к пищеводу. Перистальтическая волна, идущая по телу желудка, перемещает в антральную часть небольшое количество химуса, который прилегает непосредственно к слизистой оболочке и в наибольшей степени подвергается переваривающему действию желудочного сока.

Большая часть перистальтических волн гасится в антральном отделе, однако некоторые из них распространяются по антральному отделу с увеличивающейся амплитудой, что приводит к весьма выраженным перистальтическим сокращениям этого отдела, повышению давления и открытию канала привратника. При этом часть содержимого желудка переходит в двенадцатиперстную кишку, но значительная часть перемещается назад в проксимальную часть антрального отдела, в результате чего имеет место фрикционный (перетирающий) эффект. Сильные сокращения антрального отдела желудка, перемещающие отдельные порции химуса в кишечник получили название систолы антрального отдела.

Опорожнение желудка происходит в результате взаимодействия сократительной активности тела желудка, его антрального отдела, сфинктера привратника и двенадцатиперстной кишки. Опорожнение желудка после приема смешанной пищи происходит по экспоненте — вначале быстро, затем все медленнее (при эвакуации жиров этой зависимости не отмечается). Скорость эвакуации пищи зависит от количества, состава пищи, размеров ее частиц и эффективности гидролиза пищевых веществ в желудке и тонкой кишке.

В регуляции эвакуаторной функции желудка принимает участие энтерогастральный рефлекс, который вызывает торможение сократительной активности желудка при поступлении химуса в двенадцатиперстную кишку.

В регуляции моторики тонкой и толстой кишки принимают участие активирующие рефлексы, возникающие при растяжении пищевода и желудка. Гастрин, мотилин и холецистокинин стимулируют, а секретин, вазоактивный интестинальный пептид и желудочный ингибирующий пептид тормозят моторную активность тонкой кишки. В результате сегментирующих и перистальтических сокращений тонкой кишки химус перемешивается и продвигается в толстую кишку через илеоцекальный сфинктер.

Особенностью моторики толстой кишки является наличие в ней в физиологических условиях антиперистальтики. В других отделах желудочно—кишечного тракта антиперистальтика возникает лишь при рвоте, которая появляется в результате возбуждения центра рвотного рефлекса. При этом химус из верхних отделов кишечника возвращается в желудок и вместе с его содержимым выбрасывается через пищевод и полость рта благодаря мощным рефлекторным сокращениям диафрагмы и мышц брюшного пресса. Медленная (непропульсивная) перистальтика и антиперистальтика, а также ритмическая сегментация обеспечивают перемешивание содержимого толстой кишки. Пропульсивная перистальтика проявляется волнами сильных сокращений, которые продвигают содержимое кишки в ее дистальные отделы и в прямую кишку.

Выведение экскрементов, сформировавшихся в толстой кишке, осуществляется при акте дефекации (рис. 18). Позыв к дефекации возникает в результате растяжения прямой кишки каловыми массами. Аfferентные импульсы при этом поступают в центр дефекации, расположенный в крестцовом отделе спинного мозга. Эfferентные импульсы через посредство парасимпатических нервных волокон воздействуют на гладкомышечный внутренний сфинктер заднего прохода, вызывая его расслабление. Наружный анальный сфинктер, образованный поперечнополосатыми мышцами, расслабляется произвольно. Перистальтическими движениями кишки кал выводится наружу. Этому способствует повышение внутрибрюшного давления в результате сокращения мышц брюшной стенки.

#### ГОЛОД, АППЕТИТ, ЖАЖДА

Чувство голода рассматривают как мотивацию, которая направлена на устранение дискомфорта, связанного с недостатком питательных веществ в организме. Интегративным центром вегетативных, соматических и эндокринных функций является гипоталамус. В его латеральной зоне обнаружены участки, стимуляция которых вызывает чувство голода; а их разрушение — отказ от пищи. Это центр голода. Кроме того, в вентромедиальной зоне гипоталамуса расположены группы нейронов, раздражение которых обуславливает возникновение чувства насыщения, а разрушение — непреодолимое стремление поедать пищу. Это центр насыщения. Указанные области гипоталамуса являются основными образованиями пищевого центра.

Гипоталамические центры голода и насыщения обладают высокой в сравнении с другими структурами головного мозга возбудимостью по отношению к специфическим гуморальным и нейрогенным раздражителям. Они играют ведущую роль в возникновении пищевого возбуждения, которое, возникая в гипоталамической области, распространяется в восходящем направлении на подкорковые лимбические и ретикулярные структуры, а также на кору больших полушарий головного мозга.

#### Насыщение

В результате потребления пищи возникает общее ощущение, противоположное голоду, — насыщение. Различают два вида насыщения: предрезорбционное и пострезорбционное. Предрезорбционное насыщение наступает до того, как продукты переваривания пищи поступят в кровь. Оно возникает в результате стимуляции обонятельных, вкусовых рецепторов, механорецепторов полости рта, глотки, пищевода, желудка и двенадцатиперстной кишки. Предрезорбционное насыщение обозначают также как сенсорное, или первичное.

Пострезорбционное насыщение (обменное, вторичное) формируется после поступления продуктов гидролиза пищевых веществ в кровь.

#### Аппетит

Эмоциональное ощущение, связанное со стремлением к потреблению пищи, обозначают термином аппетит. Это ощущение может быть частью чувства голода, но может возникать и самостоятельно, независимо от физиологических потребностей. В последнем случае оно является проявлением врожденной или приобретенной индивидуальной склонности к определенному виду пищи. Следует отметить, что прием пищи, особенно у человека, далеко не всегда связан с чувством голода. Он может происходить и в отсутствие дефицита питательных веществ в организме в связи, например, с привычкой принимать пищу в определенное время.

#### Жажда

Для нормального функционирования органов желудочно—кишечного тракта, как и всего организма, необходимо наличие в нем достаточного количества воды. Потеря воды (с потом, мочой, выдыхаемыми водяными парами), составляющая от 0,5 до 1,5% от массы тела, вызывает чувство жажды.

Выведение воды из организма приводит к уменьшению ее содержания в межклеточном пространстве и клетках. Это влечет за собой повышение осмотического давления внутри— и внеклеточной жидкости. Потеря воды приводит также к уменьшению секреции слюны, что обуславливает ощущение сухости во рту и глотке.

Адекватными стимулами для возникновения чувства жажды являются уменьшение объема клеток и снижение объема внеклеточной жидкости. Эти два фактора дополняют друг друга: при одновременном уменьшении объема клеток и объема внеклеточной жидкости жажда усиливается.

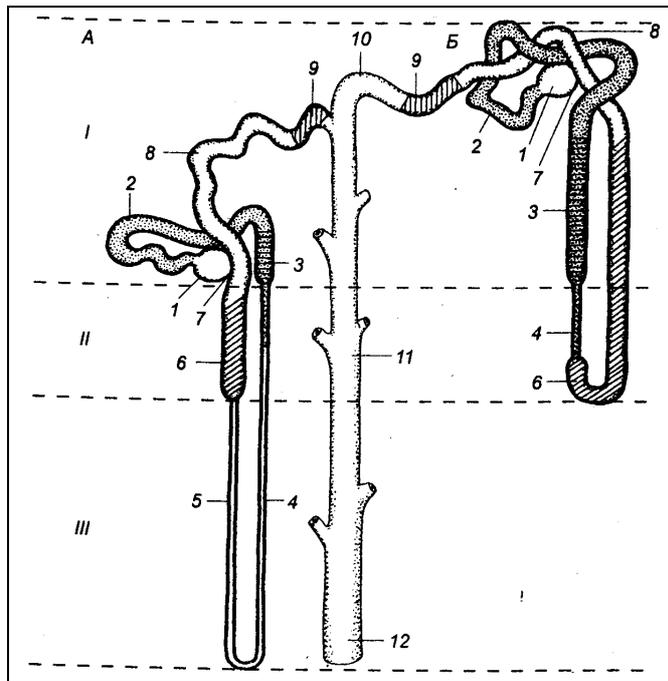


Рис. 19. Строение нефрона А — юкстамедуллярный нефрон; JS — суперфициальный нефрон. I — корковое вещество, II — наружная зона мозгового вещества. III — внутренняя зона мозгового вещества; 1 — клубочек, 2 — проксимальный извитой каналец 3 — проксимальный прямой каналец 4 — тонкий каналец (тонкая нисходящая ветвь петли Генле), 5 — тонкий каналец (тонкая восходящая ветвь петли Генле), 6 — дистальный каналец (толстая восходящая ветвь петли Генле), 7 — плотное пятно, 8 — дистальный извитой каналец, 9 — связующий каналец (в юкстамедуллярном нефроне образует аркаду), 10 — начальные отделы собирательной трубки, 11 — собирательные трубки наружного мозгового вещества, 12 — собирательные трубки внутреннего мозгового вещества.

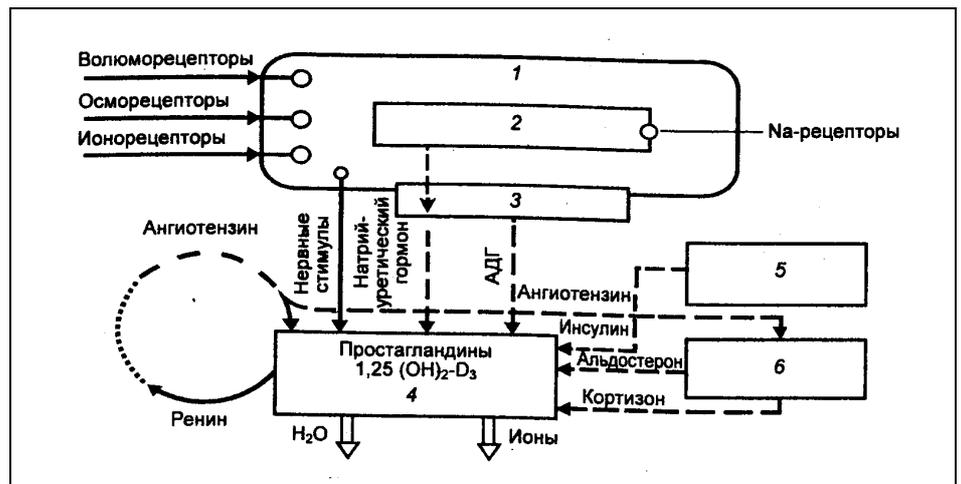


Рис. 20. Участие почки в регуляции водно—солевого обмена  
1— ЦНС, 2 — гипоталамус, 3 — нейрогипофиз, 4 — почка, 5 — поджелудочная железа, 6 — надпочечник;

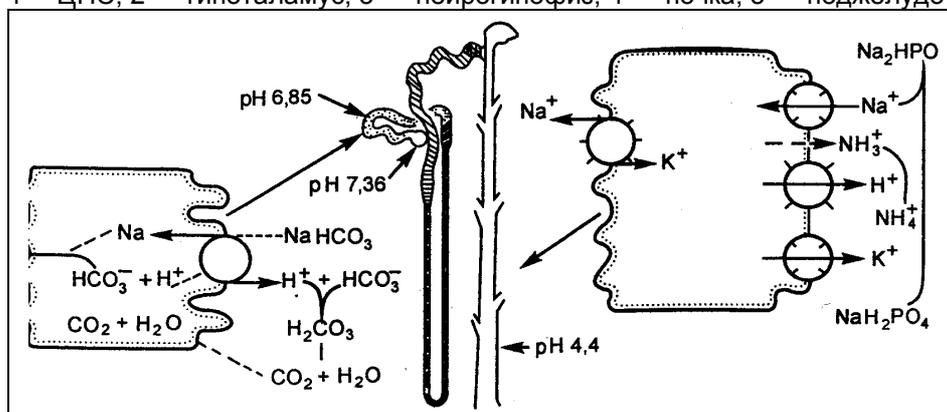


Рис. 21. Реакции, обеспечивающие участие почки в регуляции кислотно—основного равновесия

## Контрольные вопросы

1. Характеристика пищеварительной системы.
2. Механизмы желчевыделения и желчеотделения.
3. Процессы пищеварения в тонком кишечнике.
4. Процессы пищеварения в толстом кишечнике.
5. Понятие о голоде, аппетите, жажде.
6. Механизм водно-солевого обмена в организме.

## Тема 9. Обмен веществ, энергии и процессы терморегуляции организма.

### Задание.

1. Зарисовать схему превращения энергии в организме.
2. Записать и проанализировать уравнение энергетического баланса.
3. Зарисовать схему метаболизма питательных веществ.
4. Зарисовать схему центрального механизма терморегуляции.
5. Зарисовать схему физической и химической терморегуляции.

### ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ И ПУТИ ЕЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ В ОРГАНИЗМЕ

Живой организм — открытая энергетическая система: он получает из окружающей среды энергию (почти исключительно в виде химических связей), преобразует ее в тепло или работу и в таком виде возвращает ее в окружающую среду.

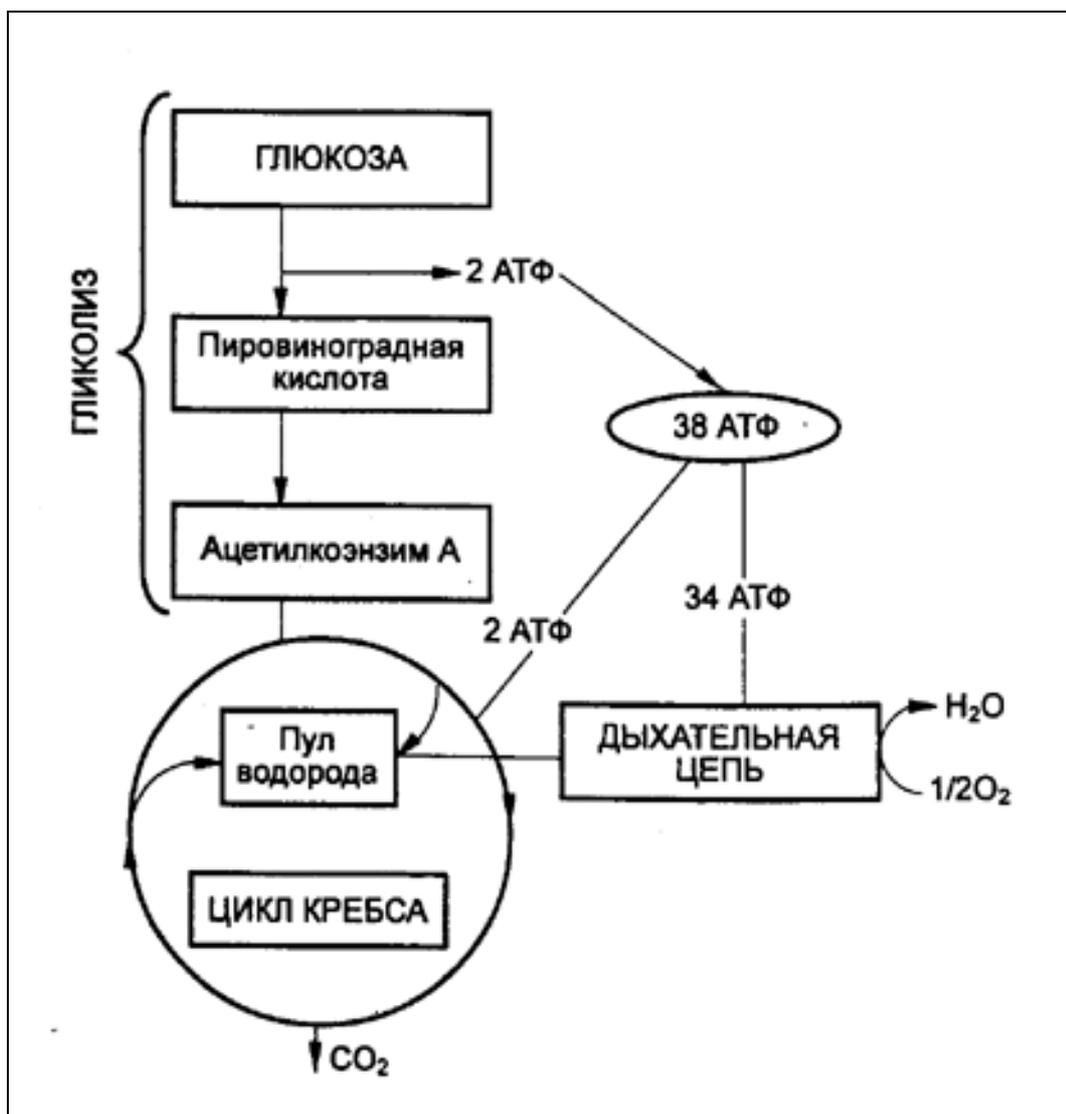


Рис. 1. Схема аэробного дыхания при образовании АТФ

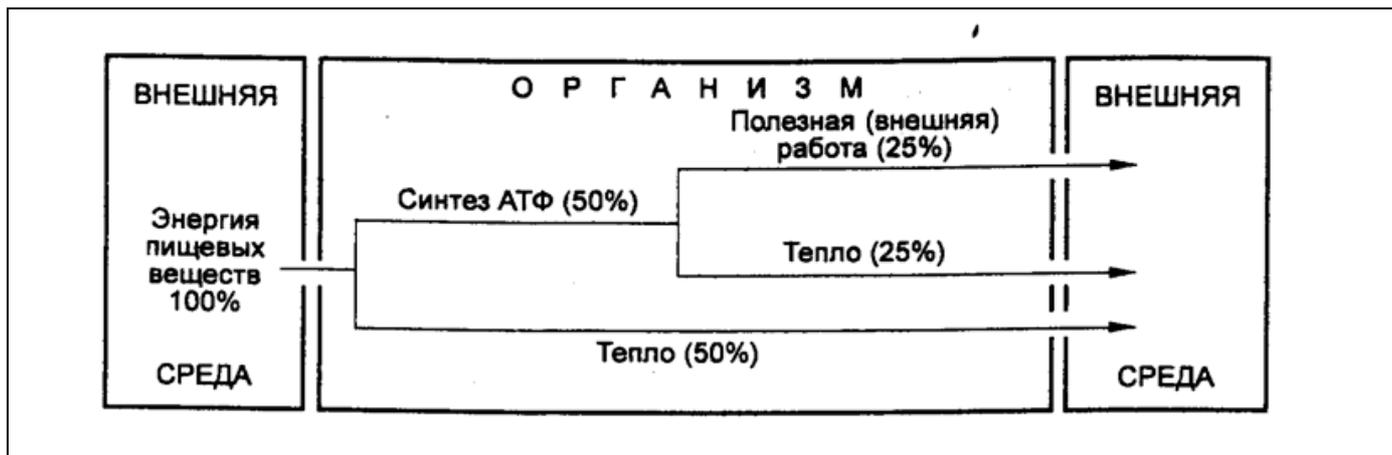


Рис. 2. Пути превращения энергии в живом организме при высокой степени физической активности (числовые значения округлены)

В совокупности все три этапа утилизации (гликолиз, цикл Кребса и окислительное фосфорилирование) составляют процесс тканевого дыхания.

Согласно второму началу термодинамики всякое превращение энергии из одного вида в другой происходит с обязательным образованием значительного количества тепла, которое затем рассеивается в окружающем пространстве. Поэтому синтез АТФ и передача энергии от АТФ к собственно «потребителям энергии» происходят с потерей примерно половины ее в виде тепла.

Примерно половина химической энергии, содержащейся в пище, сразу же превращается в тепло и рассеивается в пространстве, другая половина идет на образование АТФ. При последующем расщеплении АТФ половина высвободившейся энергии опять—таки превращается в тепло. В результате на выполнение внешней работы (например, бег или перемещение каких—либо предметов в пространстве) человек могут затратить не более 1/4 всей потребленной в виде пищи энергии. Таким образом, коэффициент полезного действия высших животных и человека (около 25%) в несколько раз выше, чем, например, коэффициент полезного действия (КПД) паровой машины.

Вся внутренняя работа (кроме процессов роста и накопления жира) быстро превращается в тепло. Примеры: (а) энергия, вырабатываемая сердцем, превращается в тепло благодаря сопротивлению сосудов току крови; (б) желудок выполняет работу по секреции соляной кислоты, поджелудочная железа секретирует гидрокарбонат—ионы, в тонкой кишке эти вещества взаимодействуют, и заложенная в них энергия преобразуется в тепло.

Результаты внешней (полезной) работы, произведенной человеком, также в конечном счете превращаются в тепло: перемещение тел в пространстве согревает воздух, возведенные сооружения рушатся, отдавая заложенную в них энергию земле и воздуху в виде тепла. Уравнение энергетического баланса:

$$E = A + H + S,$$

где  $E$  — общее количество энергии, получаемой организмом с пищей;  $A$  — внешняя (полезная) работа;  $H$  — теплоотдача;  $S$  — запасенная энергия.

Потери энергии с мочой, кожным салом и др. выделениями крайне малы, и ими можно пренебречь.

**Единицы измерения энергии.** В качестве единицы измерения энергии в физиологии традиционно применяется килокалория (1 ккал) — количество энергии, необходимое, чтобы нагреть 1 кг чистой воды на 1 °С (от 14,5 до 15,5 °С). В прежние времена килокалории называли «большими калориями» (Кал), а калории — «малыми калориями» (кал). Попытки приучить физиологов к использованию системных единиц — джоулей (Дж) и килоджоулей

(1 кДж = 0,24 ккал; 1 ккал = 4,19 кДж) имели лишь частичный успех, и килокалория остается основной единицей всех измерений.

Интенсивность обмена (скорость метаболизма) измеряется в ккал/мин, ккал/ч или ккал/сут. Системная единица — 1 Вт = 0,014 ккал/мин = 0,86 ккал/ч = 20,6 ккал/сут.

При выполнении человеком тяжелой физической работы накапливающаяся в мышцах молочная кислота вытесняет из крови повышенные количества двуокиси углерода, в результате чего выделение  $\text{CO}_2$  нарастает быстрее, чем поглощение  $\text{O}_2$ .

После прекращения работы происходит постепенное окисление молочной кислоты, поэтому часть образующегося углекислого газа остается в организме в виде гидрокарбонат – ионов.

Таблица 1.

Удельное теплообразование (ккал/г) основных компонентов пищи		
Компоненты, пищи	В калориметре	В организме
Углеводы	4,3	4,1
Жиры	9,5	9,3
Белки	5,3	4,1

Различают три уровня энерготрат: (1) основной обмен; (2) обмен покоя и (3) энерготраты при работе.

**Основной обмен.** Некоторое количество энергии тратится в организме на поддержание самого процесса жизни: активный транспорт веществ (например, на работу натрий—калиевого насоса), сокращения сердца, перистальтику кишечника, дыхательные движения и др. Такие энерготраты называются основным обменом. Для мужчины с массой тела 70 кг это примерно: 1,1 ккал/мин = 1 ккал/кг/ч = 70 ккал/ч = 1600—1700 ккал/сут = 80 Вт.

Скорость метаболизма усиливают также: курение, холод, поддержание позы, эмоции и др.

**Обмен в покое и при мышечной работе.** Основной потребитель энергии в организме высших животных и человека — скелетные мышцы. Их масса составляет более 45% общей массы тела. Мышечные клетки получают энергию из плазмы крови (в виде глюкозы, лактата, кетонных тел и свободных жирных кислот) и из собственной цитоплазмы (расщепление гликогена).

Методом непрямой калориметрии показано, что у сидящего человека энерготраты на 40%, а у стоящего на 70% выше величины основного обмена. Этот уровень энерготрат называют обменом покоя.

Легкая (канцелярская) работа увеличивает расход энергии вдвое, ходьба в среднем темпе — втрое, половой акт — в 4 раза, бег трусцой — в 8 раз. Кратковременные физические нагрузки (несколько минут) могут увеличивать скорость метаболизма в 20 раз (табл. 2).

Таблица 2.

Общие энерготраты при различных формах двигательной активности

Форма активности	Энерготраты,	%% от основного обмена	
	Ккал/ч	Ккал/мин	
Обмен покоя:			
— лежа (бодрствуя)	77	1,3	110
—сидя	100	1,7	140
—стоя	120	20	170
Обмен работы:			
— печатание на машинке	140	2,3	200
— одевание/раздевание	150	2,5	215
— ходьба 4 км/ч	210	3,5	300
— половой акт	280	4,7	400
— пилка дров, уборка снега	480	8,0	685
— бег трусцой 8,5 км/ч	570	9,5	815
— гребля 20 гребков/мин	830	13,8	1185
— максимальная активность (для нетренированного)	1450	24,2	2070

Примечание: в данном примере обмен человека, отдыхающего в постели, на 10% выше основного обмена. Причина различия — специфическое динамическое действие пищи (человек накануне ужина, и пища содержала белки).

Таблица 3.

Суточные энерготраты представителей некоторых профессий

Профессия	Суточные энерготраты, ккал	Профессия	Суточные энерготраты,
Клерк	2700	Кочегар	4300
Сапожник	3200	Лесоруб	4600
Автослесарь	3700	Шахтер	5100

Подсчитана энергетическая цена всех массовых профессий (табл. 3). Есть редкие профессии, требующие еще больших энерготрат. Так, горцы, спускающие поваленный лес на саях в долину, затрачивают в сутки около 7000 ккал. Однако столь тяжелую работу способны выполнять только некоторые из людей, по несколько недель в год и в течение немногих лет.

Большинство жителей развитых стран выполняют работу, общие энерготраты при которой не превышают 2,5—3 величин основного обмена, что примерно соответствует суточным энерготратам 3100—3350 ккал.

**Восполнение энерготрат питанием.** Энерготраты должны компенсироваться поступлением энергии с пищей. Правильное (рациональное, сбалансированное) питание долж-

но включать в себя белки, жиры и углеводы в соотношении 1:1:4. При этом белки покрывают 15% суточной потребности в энергии, жиры — 30% и углеводы — 55%.

**Запасы энергии.** В жизни животного периоды, когда пища имеется в избытке, чередуются с периодами скудного питания, а часто и голода. Чтобы обеспечить свои энергетические потребности во время недостаточного поступления пищевых веществ в организм, животные накапливают их (главным образом в виде жиров и углеводов). Значительная часть жителей развитых стран страдает от калорийной избыточности рациона и связанного с этим ожирения. Рацион некоторых сельскохозяйственных животных искусственно поддерживается на избыточном калорийном уровне.

Наиболее мобильным запасом энергии является глюкоза, растворенная в крови. Ее существенным достоинством как источника энергии является то, что она может быть использована не только в аэробном, но и в анаэробном дыхании, т. е., может давать небольшое количество энергии и в отсутствие кислорода (в отличие от жиров). Однако ее количества, содержащегося в крови (20 г), достаточно для поддержания жизни только в течение 1 ч. Запасание большего количества энергии в виде глюкозы невозможно: это привело бы к резкому увеличению либо осмотического давления, либо массы тела. Окисление 1 г глюкозы дает 4,1 ккал энергии. Для обеспечения жизни человека необходимы, по меньшей мере, 2000 ккал/сут, или примерно 500 г глюкозы. Изотонический раствор такого количества глюкозы имел бы объем 10 л, что сопоставимо с объемом всей межклеточной жидкости. Чтобы выжить при голодании в течение одной недели, человек должен был бы хранить в своем организме запас раствора глюкозы, равный массе всего тела — 70 кг. Двухмесячное голодание (примерный предел возможностей человеческого организма) потребовало бы накопления в теле 600 кг изотонического раствора глюкозы.

Однако сохранились структуры, для которых глюкоза остается главным источником энергии: (а) центральная нервная система; (б) эритроциты (не имеющие митохондрий); (в) клетки мозгового вещества почек (работающие в условиях низкого напряжения кислорода и потому и нуждающиеся в глюкозе для получения энергии анаэробным путем).

Мозг потребляет почти исключительно глюкозу. Только после 4—5 сут полного голодания концентрация кетоновых тел в крови становится достаточной, чтобы обеспечить часть потребностей мозга в энергии, но и после нескольких недель голодания мозг половину своей потребности в энергии удовлетворяет за счет глюкозы.

Полимеризация глюкозы до гликогена облегчает накопление энергии, но не решает проблему полностью. Возможности накопления гликогена также ограничены: он хранится в теле только в присутствии значительного количества воды. Чтобы поститься в течение 1 сут, человеку требуется 1 кг «мокрого» гликогена (500 г собственно гликогена + 500 г воды). Двухмесячный запас составил бы 60 кг. Реальное количество гликогена в человеческом организме (около 100 г в печени и около 200 г в мышцах) достаточно для голодания в течение менее чем 1 сут.

Гликоген необходим животным — в качестве мобильного источника глюкозы. Скелетные мышцы используют гликоген в случаях недостаточного снабжения их кислородом. Таким образом, гликоген является вторым по очередности использования (после глюкозы) и более емким запасом энергии.

Избыток глюкозы превращается в жиры — самый емкий, но еще менее мобильный запас энергии. Они хранятся в организме почти без воды (80—90% массы жировой ткани приходится на триглицериды) и обладают в 10 раз большей, чем гликоген, энергетической ценностью (в расчете на единицу массы). Процесс проникновения глюкозы сквозь клеточную мембрану жировых клеток происходит путем облегченной диффузии и регулируется инсулином. Главные запасы жиров сосредоточены в жировой ткани, но есть небольшие резервы триглицеридов и в мышцах. Один грамм жира дает при окислении 9,3 ккал энергии. Для обеспечения суточных потребностей человека достаточно 250 г жира. Средней упитанности человек носит в своем теле примерно 10 кг жира, или более чем 40-дневный запас энергии. Жиры могут образовываться из глюкозы, но вновь в глюкозу может превращаться

только входящий в их состав глицерол (на который приходится лишь 10% общей массы жира).

Некоторую энергетическую ценность имеют и белки. При необходимости часть аминокислот, образующихся при расщеплении белков (пищевых или собственных), используется не для ресинтеза белка, а для образования глюкозы (глюконеогенез). Достаточно подвижный белковый пул находится в мышцах печени и лимфоидной ткани. Два—три килограмма белка, или около 16% от общего его количества содержащегося в теле человека, могут быть использованы для получения энергии. Окисление 1 г белка дает 4,1 ккал энергии. Таким образом, из белков организм человека может получить примерно 12 000 ккал, что достаточно для обеспечения его энергетических потребностей в течение 6 сут.

При условии ежедневного использования 2000 ккал запасы энергии содержащиеся в теле человека, достаточны для 7 недель голодания (глюкозы и гликогена — на 1 сут, жиров — более чем на 40 сут и белков — примерно на 6 сут). Однако суточные энергозатраты при длительном голодании снижаются что позволяет человеку выжить в течение еще более длительного времени.

При голодании, частичном или полном, происходит постепенное и поочередное использование запасов энергии: сначала глюкоза и гликоген затем жиры и, наконец, белки. В первые дни ограниченного питания масса тела снижается относительно быстро за счет расщепления гликогена и выведения связанной с ним воды. Затем наступает очередь жиров (обладающих высокой энергоемкостью), и снижение массы тела замедляется. Незнание этих механизмов часто приводит к недоразумениям при попытках похудеть: энтузиазм добровольно голодающего, вызванный успехами первых дней, сменяется столь же неоправданным унынием и возвращением к прежнему режиму питания.

Если человек в течение длительного времени получает субкалорийное питание (например, половину обычного рациона), масса его тела быстро уменьшается примерно на 1/4 и стабилизируется на этом уровне. Основной обмен снижается на 40 %, развивается апатия, человек отказывается от любых видов активности. Все это позволяет ему сохранять жизнь в течение многих месяцев и после возврата к нормальному питанию восстановить здоровье и силы. В детском организме некоторые изменения, вызываемые недостаточным питанием, бывают необратимы.

В целом же масса тела — генетически обусловленный фенотипический признак, и поддерживать ее на уровне выше или ниже этой величины можно только ценой непрерывных усилий. Наблюдения за людьми, способными есть досыта и сохранять при этом стройность, показали, что в их организме пища вызывает большее специфическое динамическое действие, чем у лиц, склонных к ожирению. Поясним: у индивидов, генетически запрограммированных на низкое содержание жиров в теле, избыток энергии, получаемый с пищей, быстро превращается в тепло и рассеивается в окружающей среде. В рацион человека, помимо источников энергии, должны входить еще десятки веществ.

#### ПИТАНИЕ

Живой организм нуждается в периодическом поступлении веществ из желудочно—кишечного тракта. Поэтому человек не может длительно обходиться без поступления с пищей более чем 50 субстанций, объединяемых в следующие группы: вода, минеральные вещества, углеводы, липиды, белки, витамины и пищевые волокна (компоненты перечислены в порядке убывания их значимости для поддержания жизни, т. е. в примерном соответствии со сроками гибели организма при отсутствии их в пище).

**Потребность в пище и рациональное питание.** В развитых странах все пищевые компоненты доступны населению, и проблема заключается лишь в пропаганде и организации рационального, или сбалансированного, питания. В более бедных странах встречаются различные формы алиментарной недостаточности — общей или по отдельным компонентам.

Недостаточность поступления любого из веществ обуславливается не только сниженным содержанием или отсутствием его в пище, но также и нарушением его переваривания и

всасывания в желудочно—кишечном тракте или повышенным расходом в организме, например, при беременности, высокой физической активности, развитии злокачественной опухоли или просто при бурном росте.

**Потребность в воде.** Вода— самый необходимый из компонентов питания. При достаточном потреблении воды человек может прожить без пищи около 2 мес, без воды — примерно 5 – 7 сут. В сутки человек потребляет около 2,5 л воды. В процессе метаболизма к этому добавляется еще 300 мл так называемой метаболической воды (образующейся прежде всего в процессе окисления липидов и, в меньшей степени, углеводов). Вода составляет от 1/2 до 2/3 массы тела человека.

В жировой ткани воды очень мало (10%), поэтому содержание воды в организме находится в обратной зависимости от количества жировой клетчатки: у худых людей на долю воды приходится до 75% общей массы тела, у страдающих ожирением — от 45%.

Вода — главный (по массе) компонент всех сред организма, универсальный переносчик питательных веществ, кислорода, тепла, метаболитов и гормонов. В сутки человек теряет с мочой 1,8 л воды, испарением через кожу (перспирация) — 0,6 л, дыханием — 0,3 л и с калом — 0,1 л. В условиях повышенного потоотделения потребление и выведение воды могут многократно возрастать. Даже при полном отсутствии питьевой воды ежедневно примерно 150 мл ее расходуется на образование мочи, что спасает организм от развития уремии (от греч. *urōn* — моча и *haima* — кровь) — накопления в крови продуктов обмена (главным образом — белкового).

**Потребность в минеральных веществах.** Минеральные вещества, необходимые организму человека, подразделяют на макроэлементы (суточная потребность более 100 мг) и микроэлементы (суточная потребность менее 100 мг). К макроэлементам относят:

— натрий ( $\text{Na}^+$ ) — главный катион внеклеточной жидкости, регулирующий осмотическое давление и кислотно—основное равновесие, участвующий в процессах транспорта через клеточные мембраны и возбуждения;

— калий ( $\text{K}^+$ ) — главный катион внутриклеточной жидкости, определяющий возбудимость клеточных мембран;

— кальций ( $\text{Ca}^{2+}$ ), также регулирующий возбудимость нервных и мышечных клеток, участвующий в процессах свертывания крови и входящий в состав костей и зубов;

— хлор ( $\text{Cl}^-$ ), участвующий в поддержании осмотического давления и входящий в состав желудочного сока (соляная кислота,  $\text{HCl}$ );

— магний ( $\text{Mg}^{2+}$ ) — кофактор ферментов, компонент костей и зубов, в виде комплекса участвует во внутриклеточных реакциях АТФ;

— фосфор (P), благодаря которому образуется макроэргическая связь в молекуле АТФ; с участием фосфора осуществляются реакции фосфорилирования, синтез нуклеиновых кислот, создание костей и зубов.

К микроэлементам относят:

— железо ( $\text{Fe}^{2+}$ ), входящее в состав гемоглобина и цитохромов, главный переносчик кислорода в крови человека;

— медь ( $\text{Cu}^+$  и  $\text{Cu}^{2+}$ ), входящую в состав оксидаз, например, цитохром—с—оксидазы, а в гемолимфе ракообразных и моллюсков в составе гемоцианина выполняющую роль переносчика кислорода;

— йод ( $\text{I}^-$ ) — компонент гормонов щитовидной железы — трийодтиронина и тетрайодтиронина (тироксина);

— хром ( $\text{Cr}^{2+}$ ) — компонент фактора толерантности к глюкозе

— марганец ( $\text{Mn}^{2+}$ ), молибден (Mo), селен ( $\text{Se}^{2-}$ ) и цинк ( $\text{Zn}^{2+}$ ) — кофакторы различных ферментов;

— фтор ( $\text{F}^-$ ), увеличивающий твердость костей и зубов и предотвращающий развитие кариеса.

**Потребность в углеводах.** Углеводы являются основным источником энергии для организма и кроме того, входят в состав сложных соединений — гликопротеинов, липополи-

сахаридов и пр. Суточная норма потребления определяется степенью физической активности человека (тяжестью выполняемого труда). Средняя норма — 500 г/сут. При недостаточном поступлении углеводов с пищей в качестве источника энергии их в значительной мере заменяют жирные кислоты (образующиеся при расщеплении жиров).

Для головного мозга (и некоторых других органов) глюкоза — единственный источник энергии. Однако для обеспечения этих потребностей глюкоза не

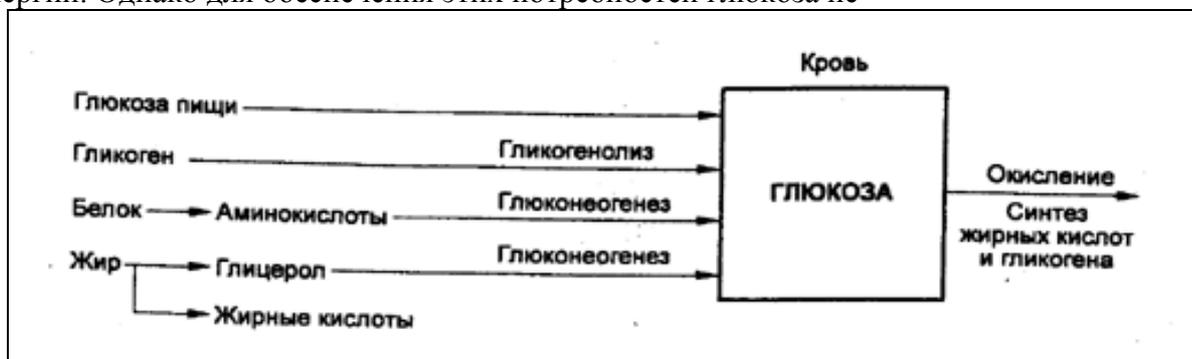


Рис 3. Пути метаболизма питательных веществ

обязательно должна поступать с пищей: она может образовываться в печени из других источников: (а) расщеплением запасенного гликогена; (б) путем глюконеогенеза — превращением в глюкозу некоторых аминокислот и глицерола — трехатомного спирта, образующегося при расщеплении жиров.

**Потребность в липидах.** В сутки человек должен потреблять 100 г жиров. Кроме обеспечения части энергетических потребностей организма, пищевые липиды служат материалом для синтеза фосфолипидов клеточных мембран.

В отличие от белков, жиры предпочтительно получать из растительного сырья — они содержат полиненасыщенные жирные кислоты, способные замедлять развитие атеросклероза: линолевую,  $\alpha$ —линоленовую и арахидоновую. При этом линолевая и, возможно,  $\alpha$ —линоленовая кислоты являются эссенциальными, т. е. незаменимыми. Они — предшественники некоторых тканевых, или местных, гормонов — лейкотриенов, простагландинов, тромбоксанов и простаглицина.

Еще более богат полиненасыщенными жирными кислотами рыбий жир, например, он содержит эйкозапентаеновую кислоту, обладающую пятью двойными связями, и докозагексаеновую кислоту (шесть двойных связей). Только вкусовые качества и особенно запах рыбьего жира не позволяют широко использовать его в кулинарии.

Избыточное потребление жиров (особенно насыщенных) — фактор риска развития ишемической болезни сердца, рака толстой кишки и молочной железы. Источники насыщенных жирных кислот — мясо, молоко и маргарин.

Холестерин, необходимый для синтеза желчных кислот и стероидных гормонов, но одновременно играющий важную роль в развитии атеросклероза, содержится в продуктах животного происхождения и особенно — в яичном желтке.

С пищевыми липидами организм получает растворенные в них витамины А, D, Е и К. «Витамин F» называют сами ненасыщенные жирные кислоты.

**Потребность в белках.** В сутки в организме человека расщепляется около 400 г белка. Две трети образовавшихся при этом аминокислот идут на ресинтез белка и одна треть расходуется на образование энергии. Отсюда следует, что человек должен получать в сутки 100—120 г белка.

Синтез собственных белков человеческого тела (структурных, ферментов, гормонов) из белков пищевых ограничивается составом последних: синтезу может препятствовать недостаток в пище одной—единственной аминокислоты. Из 20 аминокислот 9 считаются незаменимыми, т. е. они не могут быть синтезированы в человеческом организме и обязательно должны поступать с пищей. Еще две аминокислоты могут образовываться в человеческом организме из незаменимых аминокислот: цистеин — из метионина и тирозин — из

фенилаланина. При недостаточности метионина и фенилаланина цистеин и тирозин должны поступать с пищей, т. е. становятся незаменимыми. Желательно, чтобы около половины потребляемых белков было животного происхождения (такие белки богаче незаменимыми аминокислотами).

Тем не менее, правильно организованное вегетарианское питание (например, включающее пшеницу и бобы) способно обеспечить потребности человеческого организма в незаменимых аминокислотах.

В организме ежедневно образуется столько же белка, сколько и разрушается. В этом можно убедиться, сравнивая количества азота, поступающего с пищей и выводимого с экскрементами, слюной, слущенным кожным эпителием, волосами и др. Равенство этих количеств называется азотистым балансом. Во время роста, беременности или при заживлении ран азотистый баланс становится положительным — часть полученного азота остается в организме. При недостаточном поступлении белков с пищей наблюдается отрицательный азотистый баланс. Длительное недоедание (недостаток углеводов и жиров в пище) приводит к тому, что в качестве источника энергии все более используются аминокислоты (глюконеогенез → глюкоза → окисление), что также проявляется отрицательным азотистым балансом. Сначала расходуется часть белков скелетных мышц. Потом наступает очередь белков плазмы крови и происходит следующее: снижение концентрации белков в плазме → падение онкотического давления плазмы → выход жидкости из сосудов в ткани → голодные отеки → нарушения функций органов и систем.

В развивающихся странах (особенно среди детей) встречается заболевание, вызванное недостаточным потреблением белка, — квашиоркор (на языке местного населения Ганы kwashiorkor — «красный мальчик»). Оно представляет собой тяжелую форму алиментарной дистрофии; характеризуется задержкой физического развития, распространенными отеками, нарушениями пигментации кожи и кишечного всасывания, психическими расстройствами.

**Потребность в витаминах.** Витамины выполняют роль коферментов многочисленных биохимических реакций. Различают жирорастворимые (А, D, E, К) и водорастворимые (С, Р, группа В) витамины. Жирорастворимые витамины, поступающие в организм с пищей, накапливаются в значительных количествах в печени (А, D и К) или в жировой ткани (Е).

Функции жирорастворимых витаминов и суточная потребность человека в них:

А (ретинол, 1—2 мг) — компонент зрительных пигментов (родопсина и др.), необходим для роста эпителиальной и нервной тканей;

D (антирахитический, кальциферолы, 12—25 мкг — для детей) — регулятор обмена кальция и фосфора в костях;

Е (токоферолы и токотриенолы) — сильный антиоксидант, участвует в репродуктивной функции;

К (антигеморрагический, филлохинон и менахинон, 20—30 мг) — активатор нескольких факторов свертывания крови.

F (незаменимые жирные кислоты) — не синтезируются в организме и поступают в него с пищей.

Водорастворимые витамины содержатся преимущественно в растительной пище, в значительных количествах накапливаться в организме человека не могут.

Функции водорастворимых витаминов и суточная потребность в них:

В<sub>1</sub> (тиамин, 1—2 мг) — окислительное декарбоксилирование  $\alpha$ -кетокислот например, пировиноградной кислоты;

В<sub>2</sub> (рибофлавин, 2—4 мг) — перенос электронов (тканевое дыхание);

В<sub>3</sub> (пантотеновая кислота, 10 мг) — окисление пировиноградной кислоты, синтез жирных кислот, стероидных гормонов, гема, ацетилхолина и др.;

В<sub>6</sub> (пиридоксин, пиридоксаль, 2 мг) — трансаминирование и декарбоксилирование аминокислот, в том числе с образованием биогенных аминов

В<sub>9</sub> (фолиевая кислота, фолацин В<sub>с</sub>, витамин М, 200 мкг) — биосинтез пуриновых и пиримидиновых оснований.

$V_{12}$  (кобаламин, 2—5 мкг) — взаимопревращения некоторых аминокислот, синтез метионина;

РР (никотиновая кислота, ниацин, никотинамид, 15—25 мг) — участие (в виде НАД и НАДФ) в окислительно—восстановительных реакциях;

С (аскорбиновая кислота, 100—120 мг) — антиоксидант, физиологическая роль его очевидна (например, предупреждение геморрагии), но конкретные механизмы, участие в которых витамина С доказано, пока немногочисленны (синтез коллагена и, возможно, катаболизм тирозина);

Н (биотин, 150—200 мкг) — участие в синтезе белков, жирных и нуклеиновых кислот;

Р (рутин, цитрин) — стабилизация основного вещества соединительной ткани (ингибированием гиалуронидазы).

Недостаточное поступление витаминов с пищей приводит к развитию гиповитаминозов — многообразных нарушений функций организма (например, цинга — при гиповитаминозе С или ксерофтальмия при гиповитаминозе А). Гиповитаминозы проявляются не сразу: в теле человека содержится значительный (иногда — на несколько месяцев) запас многих витаминов, особенно жирорастворимых А и Е. Витамин К синтезируется кишечными бактериями. Аскорбиновая кислота, наоборот, должна поступать с пищей постоянно, так как запасов этого витамина в организме нет. Избыточное потребление некоторых витаминов (А, D) может приводить к гипервитаминозам. К витаминам примыкает группа витаминоподобных веществ: парааминобензойная (витамин Вх), пангамовая (витамин  $V_{15}$ ) и липоевая кислоты, инозит (витамин  $V_8$ ), убихинон (кофермент Q), витамин U, холин (витамин  $V_4$ ) и др.

**Потребность в пищевых волокнах.** Кроме всех перечисленных компонентов пищи, организм человека нуждается в некотором количестве грубоволокнистых веществ, переваривание которых в пищеварительном тракте затруднено или невозможно. Это компоненты стенки растительных клеток: целлюлоза (клетчатка), гемицеллюлоза, лигнин, смолы, пектины и пентозаны. Волокна задерживают опорожнение желудка и тем самым замедляют всасывание глюкозы и повышение ее концентрации в крови, что в конечном счете уменьшает риск заболевания сахарным диабетом.

В кишечнике человека происходит сбраживание клетчатки. Образующиеся при этом газы растягивают кишку, на что гладкомышечные элементы в ее стенке отвечают повышением своего тонуса. В результате усиливается перистальтика кишечника. Кроме того, волокна задерживают в кишечнике воду, поддерживая мягкую консистенцию экскрементов. Злоупотребление высококалорийной пищей, не содержащей балластных веществ («бутербродное питание»), приводит к задержке, экскрементов в кишке и их уплотнению (запор).

Смолы и пектины, содержащиеся в овощах и фруктах, связывают холестерин пищи, препятствуя, таким образом, развитию атеросклероза.

В качестве крайней меры недостающие компоненты пищи могут быть заменены специальными пищевыми добавками (витамины и полиненасыщенные жирные кислоты в драже и т. п.). Мода на атлетизм (бодибилдинг) привела к разработке специального «спортивного» питания с высоким содержанием отдельных аминокислот.

В пищевых продуктах могут содержаться и другие полезные для организма вещества, до настоящего времени неизвестные науке. Поэтому разнообразное питание естественными продуктами является предпочтительным по отношению к применению всякого рода заменителей.

#### ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

Зависимость жизнедеятельности организмов от температуры тела тем выше, чем выше степень их организации. Отдельные клетки (при выполнении некоторых условий) не теряют жизнеспособности и при охлаждении почти до  $-273$  °С. Многие микроорганизмы выдерживают нагревание до температур выше  $60—70$  °С. Термофильные бактерии постоянно живут в воде гейзеров при температуре около  $100$  °С. Для тела многоклеточных организмов границы приемлемого диапазона температур значительно уже.

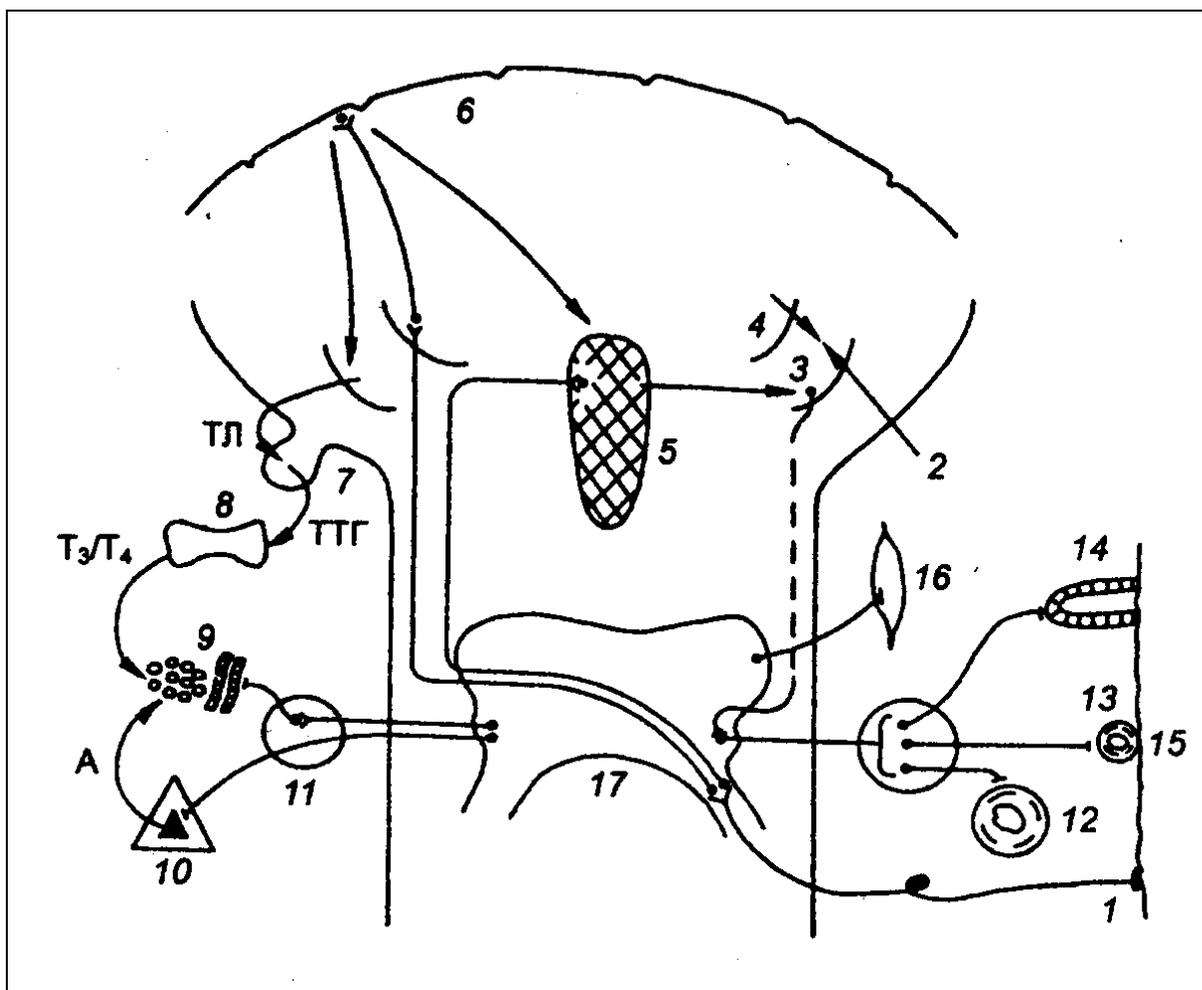


Рис. 4. Основные физиологические механизмы терморепции и терморегуляции

Часть элементов, находящихся на одном и том же уровне ЦНС, изображена на схеме справа, другие — слева. И те и другие следует рассматривать одновременно. 1 — периферические терморепторы, 2 — воздействие температуры крови на термочувствительные нейроны, 3 — гипоталамус, 4 — таламус, 5 — ретикулярная формация, в — кора больших полушарий мозга, 7 — гипофиз, 8 — шишковидное тело, 9 — ткани тела, 10 — надпочечники, 11 — симпатические ганглии, 12 — сосуды (артериолы) ядра тела, 13 — сосуды (артерио—венозные анастомозы) оболочки тела, 14 — потовые железы, 15 — поверхность кожи и слизистых оболочек, 16 — скелетные мышцы, 17 — спинной мозг. ТЛ — тиреолиберин (тиреотропин—рилизинг—гормон), ТТГ — тиреотропный гормон (тиреотропин), Т3/Т4 — три— и тетраiodтиронины, А — адреналин. На схеме не обозначены нисходящие проводящие пути от головного мозга к мотонейронам вентральных рогов спинного мозга.

**Центральные (мозговые) механизмы терморегуляции.** Центр терморегуляции (в узком смысле) находится в гипоталамической области головного мозга. Нейроны преоптической области/переднего гипоталамуса ответственны главным образом за активацию теплоотдачи, нейроны заднего гипоталамуса — за усиление теплопродукции.

Нейроны гипоталамуса постоянно сопоставляют интегративную оценку реальной температуры тела с величиной установочной точки. Если температура тела выше установочной точки, мозг посылает тормозные сигналы к органам теплопродукции и возбуждающие — к органам теплоотдачи. Если текущее значение температуры тела оказывается ниже этого должного значения, включаются механизмы сбережения тепла и увеличения теплопродукции. Точными измерениями установлено, что отклонения температуры гипоталамуса от установочной точки на  $0,4\text{ }^{\circ}\text{C}$  достаточны, чтобы произошло рефлекторное изменение кровотока в периферических тканях (вазодилатация и усиление теплоотдачи в ответ на повышение температуры гипоталамуса и, наоборот, вазоконстрикция при его охлаждении).

Установочная точка гипоталамического термостата не является абсолютно неизменной, она претерпевает периодические изменения в течение суток (циркадный (от лат. *circa* — около и *dies* — день), или циркадианный, ритм). У человека амплитуда суточных колеба-

ний составляет примерно 1,0 °С. Механизмы терморегуляции быстро устраняют различие между температурой тела и новым значением установочной точки. Минимальные значения установочной точки и температуры тела наблюдаются примерно около 2 ч ночи, максимальные — около 2 ч дня. Эти изменения задаются «биологическими часами»: сон днем и бодрствование ночью не изменяют динамики температуры тела.

В женском организме к этим периодическим колебаниям добавляется еще и влияние менструального цикла: ректальная температура до овуляции в среднем на 0,5 С ниже, чем после нее, что также объясняют изменениями установочной точки (возможно, под действием прогестерона). Потребление пищи и мышечная активность непосредственно на установочную точку гипоталамического термостата не влияют. Установочная точка не подвержена сезонным изменениям, но может сместиться в результате термической адаптации.

### Теплопродукция

Производство тепла неотделимо от самой основы жизни. Согласно второму началу термодинамики при любом превращении энергии (в том числе и в живом организме) часть ее превращается в тепло. Наиболее важные физиологические процессы, служащие источниками тепла в теле гомойотермного животного, таковы: (1) основной обмен, (2) поддержание позы, (3) холодовой мышечный тонус, (4) двигательная активность и (5) холодовая дрожь.

Основной обмен — важнейший (не по величине, но по биологической значимости) источник тепла. Оно образуется в результате постоянно происходящих в организме процессов: поддержания трансмембранных градиентов (концентрационных, электрохимических, осмотических и пр.); работы сердца и дыхательных мышц; перистальтики кишки; поддержания тонуса гладких и скелетных мышц. Основной обмен регистрируют, помещая организм в термонеутральную среду (для обнаженного человека это 26—28 °С. Величина основного обмена остается неизменной и тогда, когда температура внешней среды ниже или выше нейтральной. В этих случаях, помимо основного обмена, в организме образуются дополнительные количества тепла: в холоде — для обогрева тела, в жаркой среде — как следствие повышения температуры тканей и соответствующего ускорения биохимических реакций (кроме того, работа системы потоотделения вызывает дополнительные затраты энергии). Надо отчетливо понимать, что величина основного обмена не может быть снижена никогда, в том числе и при угрозе перегревания. Человека от порога тепловой смерти (температуры тела, при которой начинается денатурация белка) отделяют примерно 6 °С градусов Цельсия. Тем не менее, для обеспечения высокого уровня активности нервной системы теплокровные вынуждены поддерживать высокую скорость биохимических реакций, а это возможно лишь при высокой температуре тела. Ради получения названных преимуществ эволюционное развитие приблизило тепловое состояние высших животных и человека к опасному пределу.

Второй источник тепла — поддержание позы. Даже небольшого изменения ее достаточно для значительного прироста теплопродукции. Так, у сидящего человека теплопродукция на 40—45%, а у стоящего на 70% выше, чем у лежащего.

В условиях холода тонус скелетных мышц дополнительно возрастает (независимо от позы), что способствует сохранению постоянства температуры тела. Это так называемый холодовой мышечный тонус. Поясним: холодовым мышечным тонусом называется только прирост мышечного тонуса, вызванный воздействием внешней среды, но не суммарная величина мышечного тонуса, регистрируемого в условиях холода.

Третий источник тепла — двигательная активность. Примерно 75—80% энергии химических связей, используемой для выполнения любой мышечной работы, превращается в организме в тепло. При этом общий расход энергии (энерготраты) возрастает пропорционально тяжести работы. Так, даже ходьба медленным шагом втрое увеличивает теплопродукцию. Тяжелый физический труд увеличивает энерготраты в 3—8 раз. Если прирост теплопродукции не уравновешивается охлаждающим действием внешней среды, активируются механизмы теплоотдачи, и образовавшийся избыток тепла немедленно выводится из организма. В холодной внешней среде гомойотермные животные, чтобы согреться, могут намеренно увеличивать свою двигательную активность. При средней и высокой степени мы-

сечной активности тепла образуется так много, что строгое поддержание температуры ядра тела становится энергетически невыгодным. В этих условиях система терморегуляции позволяет температуре тела подняться до 39,0—39,5 °С — максимального уровня, не приводящего к снижению активности ферментов, и покуда возможно удерживает ее уже на этом предельном уровне. Если же теплопродукция столь велика, что и при полном использовании механизмов теплоотдачи все же происходит дальнейший рост температуры тела, животное бывает вынуждено снизить уровень двигательной активности. Например, песец во время длительного бега ложится на снег, чтобы избавиться от накапливающегося избытка тепла.

Четвертый источник тепла — холодовая мышечная дрожь — сокращения скелетных мышц с частотой 10—20 раз в 1 с. Поскольку никакой внешней (полезной) работы при дрожи не совершается, вся энергия, расходуемая на эти мышечные сокращения, остается в организме в виде тепла. Холодовая дрожь способна за несколько минут повысить величину теплопродукции примерно в пять раз. Эта эволюционно молодая и очень эффективная терморегуляционная реакция используется организмом гомеотермов почти исключительно в ситуациях, когда необходимо срочно повысить температуру тела. Вызываемый дрожью прирост теплопродукции называют сократительным термогенезом. Такое название может вызвать неверное понимание. Поясним: под сократительным термогенезом понимается не общее количество тепла, образующегося при любом мышечном сокращении, но только прирост теплопродукции, вызываемый исключительно холодной мышечной дрожью. На английский язык этот термин переводится как *shivering thermogenesis* («дрожательный термогенез»).

Пятый механизм терморегуляции — несократительный термогенез. Он возник в эволюции раньше, чем сократительный. При сильном и, главное, длительном воздействии холода на организм теплокровного энергия химических связей начинает превращаться в тепло непосредственно, минуя фазу механической работы, т. е. без сокращения мышц. При вскрытии адаптированных к холоду животных в межлопаточной области обнаруживают скопление особой бурой жировой ткани, в которой количество митохондрий значительно больше чем в обычной (белой) жировой ткани. Поэтому образование тепла в бурой жировой ткани происходит более интенсивно. Симпатические нервные волокна и адреналин, выделяемый мозговым веществом надпочечников, через ( $\beta$ —адренорецепторы бурой жировой ткани активируют в ней липолиз. Активация несократительного термогенеза происходит более медленно, чем возникает холодовая дрожь.

Из числа гормонов наибольшим влиянием на теплопродукцию обладают йодтиронины и адреналин. Гормоны эти обладают универсальным катаболическим действием и усиливают образование тепла не только в бурой жировой ткани, но и практически во всех тканях. При необходимости повысить образование тепла гипоталамус увеличивает высвобождение тиреолиберина, тот стимулирует выброс аденогипофизом тиреотропного гормона, воздействие которого на щитовидную железу приводит к увеличению концентрации в крови три— и тетраидтиронинов. Гормоны щитовидной железы и высвобождающиеся в кровь из мозгового вещества надпочечников адреналин и норадреналин (последний — в небольших количествах) оказывают повсеместный катаболический эффект и способствуют разобщению окислительного фосфорилирования. Все это приводит к росту теплопродукции.

Воздействие холода на теплокровных с малой и средней массой тела (до 100 кг) вызывает увеличение теплопродукции.

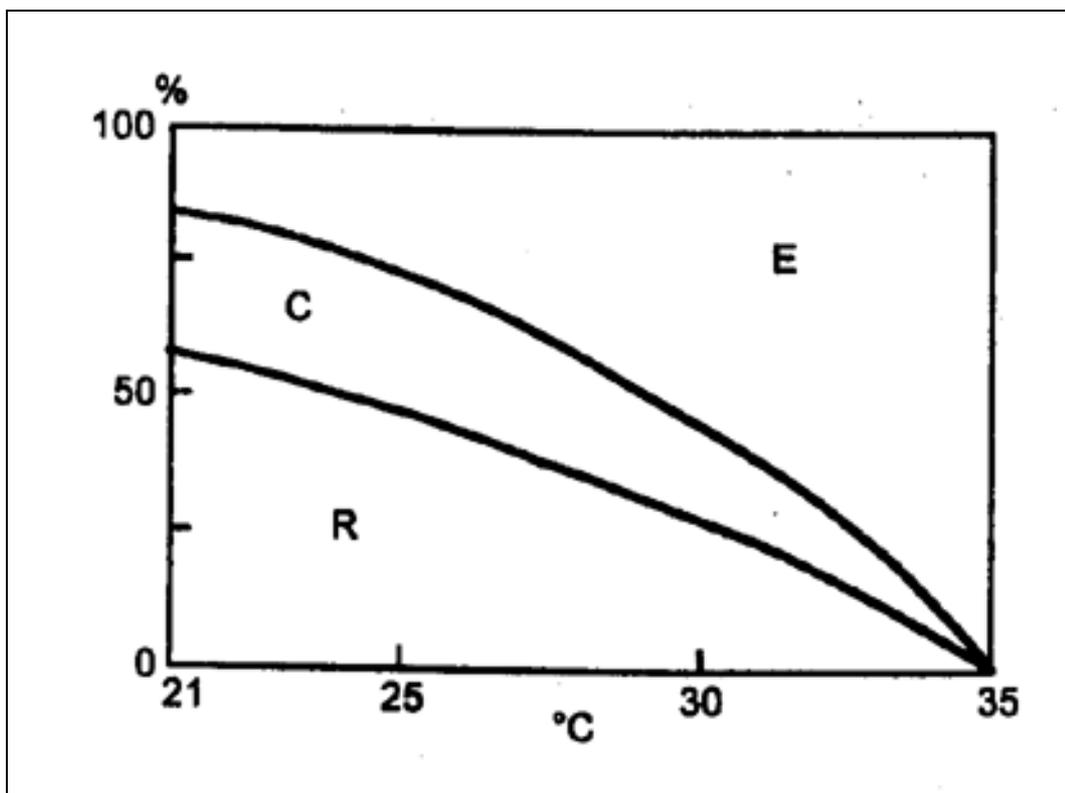


Рис. 5.

Изменение доли испарения (E), излучения (R) и конвекции (C) в общей теплоотдаче человека в зависимости от температуры воздуха

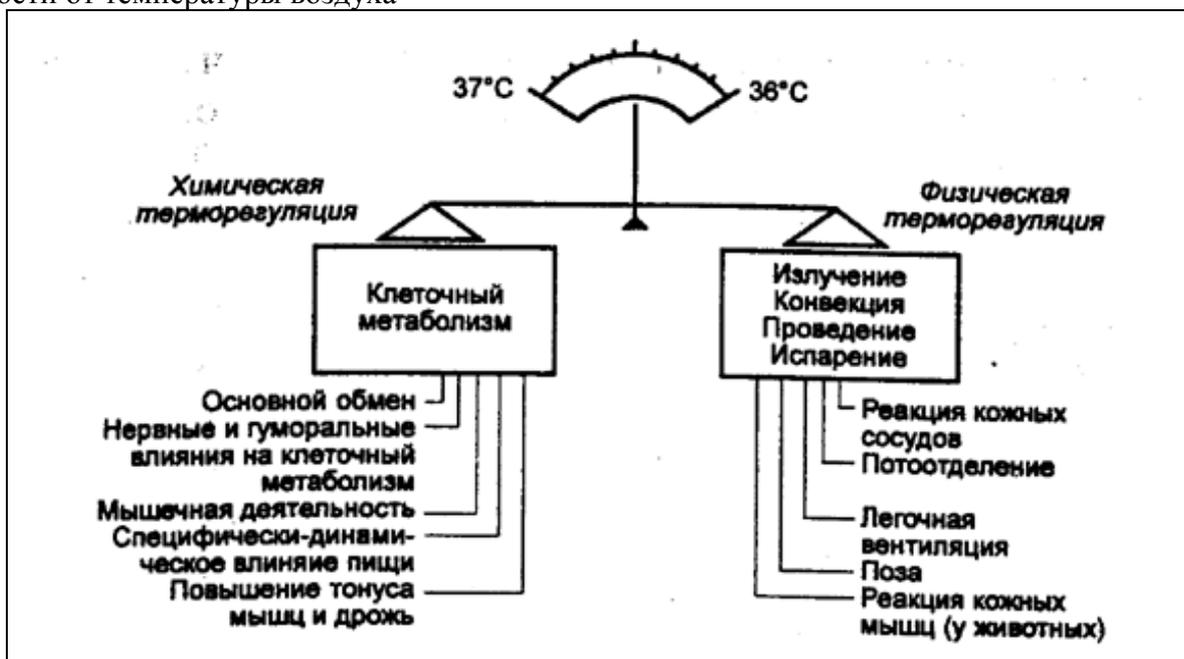


Рис. 6. Механизмы физической и химической терморегуляции

**Тепловой баланс организма.** Для ситуаций, в которых организму удается поддерживать относительное постоянство температуры тела, справедливо уравнение теплового баланса:

$$OO + RP = K + R + C + E,$$

где *OO* — основной обмен; *RP* — рабочая прибавка, т. е. величина, на которую возрастает скорость метаболизма при выполнении мышцами какой-либо работы. У млекопитающих она в 4—5 раз превышает полезную (т. е. внешнюю) работу, так как коэффициент полезного действия у них равен примерно 20—25%. *K* — теплопроводение. Таким образом,

сколько тепла образуется за единицу времени в организме теплокровного в результате основного обмена и активных движений, столько должно за то же время покинуть тело путем теплопроводения, излучения, конвекции и испарения. Только в этом случае тепловой баланс (равенство теплопродукции и теплоотдачи) сохранится и температура тела не изменится. При значительных теплопотерях включаются дополнительные источники теплообразования (холодовой тонус — ХТ, сократительный и несократительный термогенез — СТ и НСТ). В этом случае формула примет вид:

$$00 + \text{РП} + \text{ХТ} + \text{СТ} + \text{НСТ} = \text{K} + \text{R} + \text{C} + \text{E}$$

**Диапазоны терморегуляции.** У обнаженного человека, бодрствующего в положении лежа при температуре воздуха +26 – 28 °С, теплопродукция минимальна (тепло образуется только как результат основного обмена), потоотделение отсутствует, постоянство температуры тела поддерживается исключительно за счет вазомоторной реакции (т. е. перераспределением крови между ядром и оболочкой). Этот температурный диапазон называется термонейтральной зоной. При более низких температурах среды активируется теплопродукция, при более высоких — включается реакция потоотделения.

Сильное и длительное воздействие холодной или жаркой среды может сделать невозможным поддержание теплового баланса организма (нормотермии) даже при крайнем напряжении механизмов терморегуляции. В этих случаях температура тела отклоняется от нормальных значений более чем на 1 – 2 °С и наступает состояние переохлаждения или перегревания.

Резкое повышение температуры ядра, не связанное с лихорадкой и в случае дальнейшего развития способное привести к нарушению функций органов и систем, называется гипертермией (перегреванием). Даже относительно небольшое перегревание в сочетании с неподвижностью (длительное стояние на солнце) может вызвать расширение кровеносных сосудов, падение кровяного давления и как следствие этого — нарушение кровоснабжения головного мозга и коллапс (тепловой обморок). Потоотделение при этом не нарушено (кожа влажная), и температура тела может мало отличаться от нормальных значений.

Интенсивное и длительное воздействие жаркой среды значительно повышает температуру тела, и когда она достигает примерно 43 °С, происходят необратимые изменения в нейронах мозга, деятельность нервных центров, в том числе и центров терморегуляции, нарушается, потоотделение прекращается (кожа сухая и горячая), температура тела повышается дополнительно, происходит отек

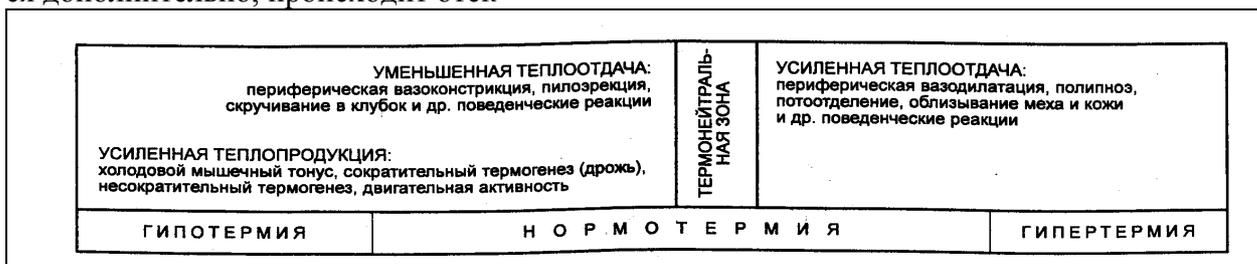


Рис. 6. Диапазоны терморегуляции

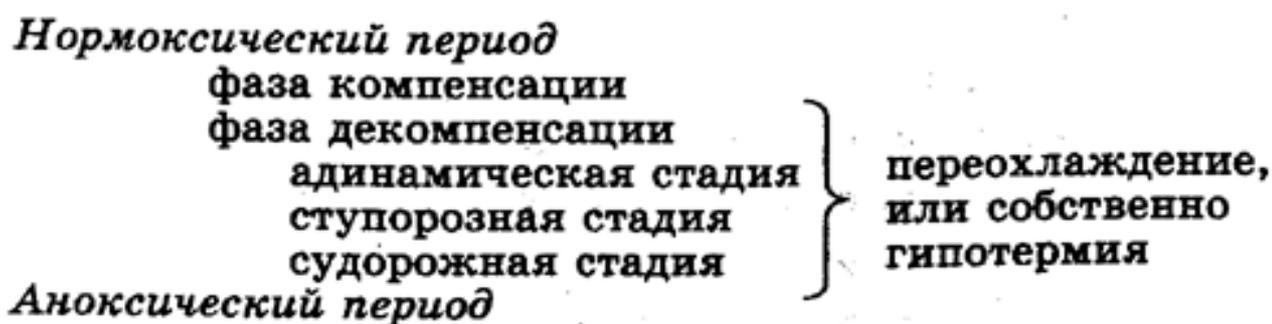
мозга, наступает состояние комы, а за ним и смерть от теплового удара. Для человека, выполняющего тяжелую мышечную работу в жаркой среде, предельно допустимыми считаются: температура ядра тела 38,7 °С и частота сердечных сокращений 170 уд./мин.

Органические поражения головного мозга, а также наркоз могут нарушить деятельность гипоталамических центров терморегуляции, что приводит к чрезмерному усилению теплопродукции в скелетной мускулатуре, повышению температуры тела до 40 °С и более, а иногда и к смерти. Этот процесс получил название злокачественной гипертермии.

Под гипотермией понимают процесс, развивающийся в организме теплокровного в результате значительного снижения температуры ядра тела и при дальнейшем развитии способный привести к нарушению функций органов и систем.

Состояние организма теплокровного под действием холода претерпевает значительные изменения, проходя при этом через несколько периодов, фаз и стадий:

В течение нормоксического периода сохраняется самостоятельное легочное дыхание, и потому напряжение кислорода в тканях головного мозга поддерживается на достаточном уровне. Если охлаждение происходит медленно, то в течение некоторого времени напряжение терморегуляционных механизмов оказывается способным поддерживать температуру ядра тела на уровне, близком к нормальному (выше 35 °С). Это фаза компенсации. Если же интенсивность и/или продолжительность охлаждения превышают возможности системы терморегуляции по поддержанию гомеотермии, температура ядра тела падает ниже 35 °С, и наступает фаза декомпенсации, соответствующая началу собственно переохлаждения.



Она подразделяется на три стадии. В динамическую стадию снижается потребление кислорода, теплопродукция и двигательная активность. При снижении температуры ядра тела до 26—27 °С наступает ступорозная стадия переохлаждения, наиболее характерным признаком которой является выраженная сонливость и затрудненность движений. Для судорожной стадии характерно падение температуры ядра тела ниже 26 °С, редкое дыхание, судороги, в том числе дыхательных мышц, брадикардия, аритмия и нарушение микроциркуляции вследствие снижения тонуса сосудов, замедления кровотока и повышения вязкости крови.

При температуре тела ниже 20 °С происходит остановка сердца и наступает аноксический период переохлаждения. Падение напряжения кислорода делает изменения, происходящие в головном мозге, необратимыми, и наступает смерть.

**Тепловая и холодная адаптация.** Механизмы тепловой адаптации наиболее совершенны в организме человека, поскольку только он обладает развитой системой потоотделения. Представление о том, что адаптированный к жаркому климату человек потеет меньше, неверно. В сухом жарком климате максимальное увеличение испарения — единственный способ поддержания постоянства температуры тела. Адаптированный к этим условиям человек совершает более экономные движения, держится в тени, переносит большую часть работы на прохладное время суток, но при выполнении стандартной нагрузки выделяет пота столько же (в расчете на единицу массы тела), сколько и неадаптированный индивид, но приrost потоотделения у него происходит быстрее, чем у не адаптированного. К безусловному рефлексу добавляется и условный рефлекс; система потоотделения активируется сразу же вслед за возбуждением терморцепторов кожи и слизистых оболочек, т. е. до того, как к гипоталамическим центрам начнет притекать кровь с повышенной температурой.

Система потоотделения у человека, длительно проживающего в условиях жаркого климата, сохраняет резервы для акклиматизации к еще более высокой температуре среды: объем плазмы увеличен, в потовых железах усилена реабсорбция натрия, что позволяет организму более экономно его расходовать. В результате акклиматизированный человек теряет с потом натрия в несколько раз меньше, чем не акклиматизированный. Поэтому потребность в дополнительных количествах поваренной соли в рационе возникает только при исключительно высоких и длительных нагрузках на систему потоотделения (например, во время пешего перехода по пустыне). Во всех других ситуациях дефицит этого вещества в орга-

низме не возникает, современный человек потребляет соль в избыточных количествах). При одинаковом уровне потоотделения акклиматизированный человек испытывает более

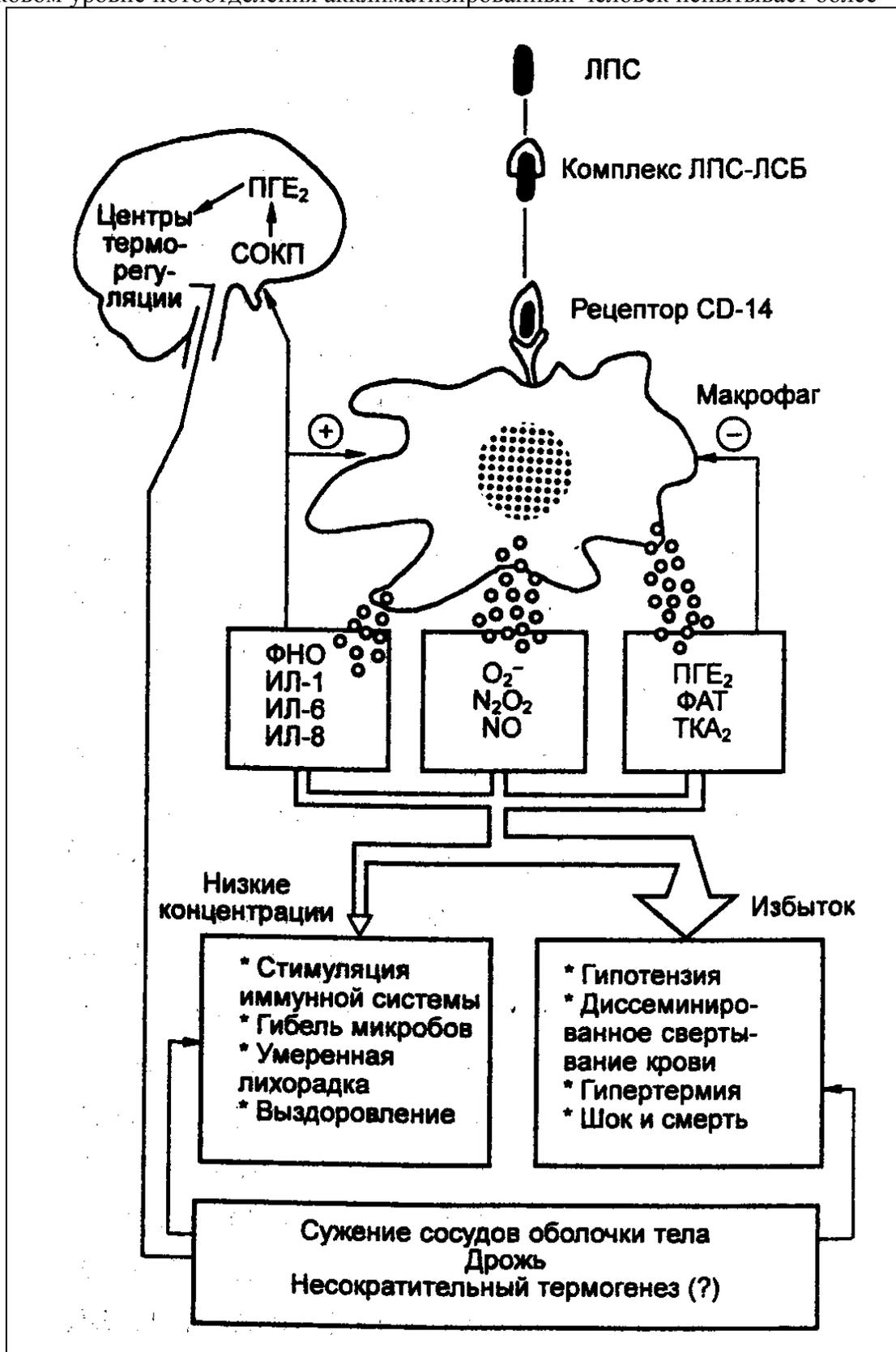


Рис. 7. Главные звенья развития лихорадки

ЛПС — липополисахарид, ЛСБ — липополисахарид—связывающий белок. ФНО — фактор некроза опухолей, ИЛ — интерлейкины, ПГЕ<sub>2</sub> — простагландин E<sub>2</sub>, ФАТ — фактор, активирующий тромбоциты, ТКА<sub>2</sub> — тромбоксан A<sub>2</sub>, СОКП — сосудистый орган терминальной пластинки.

сильную жажду: он теряет с потом меньшие количества натрия, вследствие чего осмотическое давление его крови выше, чем у не акклиматизированного индивида.

Как было показано выше, сочетание температуры воздуха +35 °С и относительной влажности 100% ставит предел возможностям организма теплокровного поддерживать состояние гомеотермии. Истинная адаптация к таким условиям невозможна. Единственный выход — максимально ограничить двигательную активность и ожидать снижения температуры внешней среды. Человек решает эту проблему еще и созданием искусственной микро-среды в помещениях с кондиционируемым воздухом.

Вопрос о механизмах холодовой адаптации человека сильно осложняется тем, что человек практически никогда в ней не нуждается. В странах с умеренным и холодным климатом человек 90—95% своего времени проводит в искусственной среде, создаваемой микроклиматом жилых и производственных помещений, транспорта и т. п. Изменения, наблюдаемые в организме человека, переехавшего из зоны умеренного климата на Север, обусловлены воздействием не столько холода, сколько всего комплекса природных и социальных факторов (полярная ночь, иной состав пищи и многое другое).

Главный механизм холодовой адаптации в этих случаях состоит в снижении коэффициента полезного действия мышечного сокращения, что при выполнении физической работы приводит к образованию большего количества тепла.

В наружную мембрану многих бактерий встроены молекулы липополисахаридов. До того, как была установлена химическая природа липополисахаридов, их называли бактериальными эндотоксинами. Липополисахариды защищают бактериальную клетку от воздействия внешних неблагоприятных факторов (например, от антибиотиков) и нужны бактериям для размножения.

### Контрольные вопросы

1. Источники энергии.
2. Основные пищевые вещества.
3. Пути метаболизма питательных веществ.
4. Терморегуляция.
5. Теплопродукция.
6. Тепловая и холодовая адаптация.

**7. Методические указания по выполнению домашних заданий, контрольных работ (самостоятельная работа студентов)** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

### **8. Перечень программных продуктов, реально используемых в практике деятельности выпускников**

Студенты в специализированной аудитории по подготовке курсовых и дипломных работ имеют доступ на информационные программы Гарант, Труд-эксперт, Консультант плюс.

**9. Методические указания профессорско-преподавательскому составу по организации межсессионного и экзаменационного контроля знаний студентов** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**10. Комплекты заданий для практических работ, контрольных работ, домашних заданий** изложены в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**11. Фонд тестовых и контрольных заданий для оценки качества знаний по дисциплине «Основы физиологии человека»** имеется в рабочей программе дисциплины и материалах данного УМКД.

**Контрольные задания проверки остаточных знаний по дисциплине  
’’Основы физиологии человека’’**

**Задание № 1**

1. Какие функции свойственны живому организму.
2. Механизм транспорта кислорода кровью.

**Задание № 2**

1. Основные свойства живой материи организма.
2. Механизм транспорта углекислого газа кровью.

**Задание № 3**

1. Что такое рефлекс?
2. Роль витаминов в жизнедеятельности организма.

**Задание № 4**

1. Понятие о гомеостазе организма.
2. Механизм транспорта угарного газа кровью.

**Задание № 5**

1. Виды нервной системы.
2. Перечислите функции крови.

**Задание № 6**

1. Какие функции осуществляет головной мозг человека.
2. Физиологическое значение жиров для организма

**Задание № 7**

1. Роль почек в выделении из организма вредных веществ.
2. Механизмы адаптации организма к факторам окружающей среды..

**Задание № 8**

1. Что относится к двигательной системе организма.
2. Значение поджелудочной железы в обеспечении безопасности организма.

#### Задание № 9

1. Основные отделы вегетативной нервной системы.
2. Обмен веществ как источник образования теплоты.

#### Задание № 10

1. Какое влияние оказывает недостаток йода на организм.
2. Какое значение имеет обонятельная система в безопасности жизнедеятельности.

#### Задание № 11

1. Общее понятие об обмене веществ в организме.
2. Чем отличаются условные и безусловные рефлексы.

#### Задание № 12

1. Значение минеральных веществ для организма
2. Перечислите типы высшей нервной деятельности

#### Задание № 13

1. В чем состоит защитная функция кожи.
2. Адаптация организма к факторам окружающей среды.

#### Задание № 14

1. Значение белков для организма.
2. Зрительная сенсорная система организма.

#### Задание № 15

1. Роль почек в выделении из организма вредных веществ.
2. Основные свойства нервных центров.

#### Задание № 16

1. Значение печени для организма.
2. Какую роль играют углеводы в жизнедеятельности организма.

#### Задание № 17

1. Перечислите функции коры головного мозга.
2. Какие факторы определяют величину кровяного давления.

#### Задание № 18

1. Характеристика пульса, его изменение при мышечной работе.
2. Значение слухового анализатора при обеспечении безопасности жизнедеятельности.

Задание № 19

1. Как изменяются энергетические затраты организма при различных видах труда.
2. Строение нейрона.

Задание № 20

1. Какое влияние оказывают надпочечники на обмен веществ в организме.
2. Перечислите функции вегетативной нервной системы.

Задание № 21

1. Плазма крови и ее состав.
2. Значение печени для организма.

Задание № 22

1. Кожа как выделительный орган организма.
2. Какую роль играет желчный пузырь в пищеварении.

Задание № 23

1. Значение минеральных веществ и микроэлементов для организма.
2. Перечислите типы высшей нервной деятельности.

Задание № 24

1. Роль зрительного и слухового анализаторов в обеспечении безопасности жизнедеятельности.
2. Сущность процесса дыхания, типы дыхания.

Задание № 25

3. Виды нервной системы.
4. Перечислите функции крови.

Задание № 26

1. Какие функции осуществляет головной мозг человека.
2. Физиологическое значение жиров для организма

**12. Комплекты экзаменационных билетов для экзамена по дисциплине «Основы физиологии человека»**

Билет № 1

1. Дать определение понятия «Организм». Основные свойства живой материи (организма)
2. Транспорт газов (кислород, углекислый газ, угарный газ) кровью. Гемоглобин, его формы

Билет № 2

1. Что такое рефлекс, перечислить основные части элементарной схемы рефлекса
2. Витамины, их физиологическая роль

Билет № 3

1. Понятие о гомеостазе, что составляет его содержание.
2. Почки, их роль в поддержании азотистого баланса, осмотического давления, рН крови, объема крови

Билет № 4

1. Понятие об адаптации. Биологические и социальные факторы, лежащие в основе адаптации
2. Двигательная сенсорная система, основная особенность рецепторов периферического двигательного анализатора

Билет № 5

1. Роль центральной нервной системы в приспособительной деятельности организма
2. Значение поджелудочной железы для организма и ее роль в пищеварении

Билет № 6

1. Роль спинного мозга в процессах регуляции деятельности опорно-двигательного аппарата и вегетативных функций организма
2. Понятие о системе, функции, константах крови

Билет № 7

3. Головной мозг, строение, участие его в интегративной приспособительной деятельности ЦНС
4. Физиологическая значимость жиров для организма

Билет № 8

1. Вегетативная нервная система, основные ее отделы.
2. Обмен веществ как источник образования теплоты.

Билет № 9

1. Основные механизмы действия гормонов щитовидной железы, их роль в регуляции обмена веществ и функций организма
2. Обонятельная сенсорная система, функционирование, адаптация

Билет № 10

1. Нейрон: строение, виды нейронов
2. Формы адаптации.

### **13. Карта обеспеченности дисциплины «Основы физиологии человека» кадрами профессорско-преподавательского состава**

1. Лекции по дисциплине «**Основы физиологии человека**» читает доцент, кандидат медицинских наук Мирошниченко Анатолий Николаевич.
2. Практические занятия по дисциплине «**Основы физиологии человека**» проводит доцент, кандидат медицинских наук Мирошниченко Анатолий Николаевич.

Анатолий Николаевич Мирошниченко,  
доцент кафедры БЖД АмГУ, канд. мед. наук

Основы физиологии человека: УМКД

---

Изд-во АмГУ. Подписано к печати \_\_\_\_\_. Формат \_\_\_\_\_. Усл. печ. л.  
\_\_\_\_\_, уч. изд. л. \_\_\_\_\_. Тираж 100. Заказ \_\_\_\_\_.  
Отпечатано в типографии АмГУ.