



## ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                                    |           |
|------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Список сокращений и условных обозначений .....                                     | 14        |
| <b>ЧАСТЬ V. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ .....</b>                                      | <b>15</b> |
| <b>Глава 19. Кровообращение. Физиология сердца.</b>                                |           |
| Центральная гемодинамика .....                                                     | 17        |
| 19.1. Строение сердца .....                                                        | 20        |
| 19.1.1. Сократительные кардиомиоциты .....                                         | 25        |
| 19.1.2. Проводящие (атипичные) кардиомиоциты .....                                 | 26        |
| 19.1.3. Функции проводящей системы .....                                           | 28        |
| 19.1.4. Транспортные системы атипичных<br>и сократительных кардиомиоцитов .....    | 30        |
| 19.2. Физические и электрофизиологические свойства сердечной мышцы ...             | 30        |
| 19.2.1. Физические свойства .....                                                  | 30        |
| 19.2.2. Электрофизиологические свойства .....                                      | 31        |
| 19.3. Гемодинамическая функция сердца .....                                        | 41        |
| 19.3.1. Фазовый анализ одиночного цикла сердечной деятельности ....                | 42        |
| 19.3.2. Структура сердечного цикла .....                                           | 44        |
| 19.3.3. Гемодинамические показатели работы сердца .....                            | 49        |
| 19.4. Регуляция деятельности сердца .....                                          | 49        |
| 19.4.1. Миогенная саморегуляция .....                                              | 49        |
| 19.4.2. Гетерометрическая (гемодинамическая) регуляция .....                       | 50        |
| 19.4.3. Гомеометрическая регуляция .....                                           | 50        |
| 19.4.4. Нервная регуляция .....                                                    | 51        |
| 19.4.5. Рефлекторная регуляция .....                                               | 56        |
| 19.4.6. Гуморально-гормональная регуляция .....                                    | 59        |
| 19.5. Методы исследования сердечной деятельности .....                             | 61        |
| 19.5.1. Электрокардиография .....                                                  | 61        |
| 19.5.2. Фонокардиография .....                                                     | 72        |
| 19.5.3. Эхокардиография .....                                                      | 74        |
| 19.5.4. Рентгенодиагностика заболеваний<br>серечно-сосудистой системы .....        | 78        |
| 19.5.5. Радионуклидные методы исследования .....                                   | 79        |
| 19.5.6. Лабораторные методы исследования .....                                     | 80        |
| <b>Глава 20. Периферическое кровообращение. Физиология сосудов .....</b>           | <b>81</b> |
| 20.1. Структурно-функциональная классификация элементов<br>сосудистого русла ..... | 82        |
| 20.2. Ультраструктура сосудов кровеносного русла .....                             | 84        |
| 20.2.1. Транскапиллярный обмен .....                                               | 90        |
| 20.2.2. Регуляция микроциркуляции .....                                            | 95        |
| 20.3. Общие законы гемодинамики .....                                              | 96        |
| 20.4. Физиологические особенности кровотока<br>в периферических сосудах .....      | 97        |

|                                                                                                             |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 20.5. Системные механизмы регуляции артериального давления .....                                            | 103        |
| <b>Глава 21. Дыхание .....</b>                                                                              | <b>113</b> |
| 21.1. Структурно-функциональная организация дыхательной системы .....                                       | 115        |
| 21.1.1. Воздухоносные пути .....                                                                            | 115        |
| 21.1.2. Газообменная зона .....                                                                             | 119        |
| 21.2. Внешнее дыхание. Вентиляция легких .....                                                              | 128        |
| 21.2.1. Автоматизм дыхательного центра .....                                                                | 128        |
| 21.2.2. Биомеханика дыхания .....                                                                           | 131        |
| 21.3. Легочный кровоток .....                                                                               | 138        |
| 21.3.1. Регуляция легочного кровотока .....                                                                 | 139        |
| 21.3.2. Влияние газового состава на легочный кровоток .....                                                 | 139        |
| 21.3.3. Аэрогематический барьер .....                                                                       | 140        |
| 21.4. Вентиляционно-перфузионные отношения .....                                                            | 140        |
| 21.4.1. Легочная вентиляция и кровоток .....                                                                | 140        |
| 21.4.2. Внутрилегочное распределение воздуха и его соответствие кровотоку в различных отделах легкого ..... | 141        |
| 21.4.3. Зональное распределение вентиляционно-перфузионных отношений .....                                  | 141        |
| 21.5. Регуляция внешнего дыхания .....                                                                      | 142        |
| 21.5.1. Рефлекторная регуляция .....                                                                        | 142        |
| 21.5.2. Проприоцептивный контроль дыхания .....                                                             | 144        |
| 21.5.3. Гуморальная регуляция дыхания .....                                                                 | 144        |
| 21.5.4. Влияние на дыхание физической нагрузки .....                                                        | 145        |
| 21.6. Газообмен в легких .....                                                                              | 145        |
| 21.7. Транспорт газов кровью .....                                                                          | 147        |
| 21.7.1. Транспорт кислорода .....                                                                           | 147        |
| 21.7.2. Транспорт двуокиси углерода .....                                                                   | 149        |
| 21.7.3. Газообмен в тканях .....                                                                            | 152        |
| 21.8. Негазообменные функции легких .....                                                                   | 152        |
| 21.9. Защитные функции дыхательной системы .....                                                            | 154        |
| 21.9.1. Механическая защита .....                                                                           | 154        |
| 21.9.2. Клеточная защита .....                                                                              | 156        |
| 21.9.3. Гуморальная защита .....                                                                            | 157        |
| 21.10. Система дыхания как объект воздействия биологически активных веществ .....                           | 158        |
| 21.11. Функциональная система, поддерживающая оптимальный для метаболизма газовый состав крови .....        | 160        |
| 21.12. Методы исследования функций дыхания .....                                                            | 162        |
| 21.12.1. Спирометрия .....                                                                                  | 162        |
| 21.12.2. Исследование функции внешнего дыхания методом анализа петли «поток—объем» .....                    | 164        |
| 21.12.3. Пикфлоуметрия .....                                                                                | 164        |
| 21.12.4. Методы оценки насыщения крови кислородом .....                                                     | 165        |

|                                                                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Глава 22. Пищеварение</b>                                                                                     | 168 |
| 22.1. Общий план строения системы пищеварения                                                                    | 170 |
| 22.2. Функции системы пищеварения                                                                                | 171 |
| 22.2.1. Специфические (пищеварительные) функции                                                                  | 171 |
| 22.2.2. Неспецифические (непищеварительные) функции                                                              | 172 |
| 22.3. Типы пищеварения                                                                                           | 174 |
| 22.4. Пищеварение в полости рта                                                                                  | 175 |
| 22.4.1. Химическая обработка                                                                                     | 175 |
| 22.4.2. Всасывание в полости рта                                                                                 | 179 |
| 22.5. Глотание и пассаж пищи по пищеводу                                                                         | 179 |
| 22.5.1. Фазы глотания                                                                                            | 179 |
| 22.5.2. Регуляция глотания                                                                                       | 180 |
| 22.6. Пищеварение в желудке                                                                                      | 180 |
| 22.6.1. Функции желудка                                                                                          | 182 |
| 22.6.2. Виды сокращений желудка                                                                                  | 194 |
| 22.7. Пищеварение в тонкой кишке                                                                                 | 198 |
| 22.7.1. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке                                                                   | 200 |
| 22.7.2. Секреторная функция тонкой кишки                                                                         | 209 |
| 22.7.3. Полостное и пристеночное пищеварение в тонкой кишке                                                      | 210 |
| 22.7.4. Моторная функция тонкой кишки                                                                            | 211 |
| 22.7.5. Всасывание в тонкой кишке                                                                                | 214 |
| 22.8. Пищеварение в толстой кишке                                                                                | 220 |
| 22.8.1. Секреторная функция толстой кишки                                                                        | 221 |
| 22.8.2. Микрофлора пищеварительного тракта                                                                       | 221 |
| 22.8.3. Моторная функция толстой кишки                                                                           | 223 |
| 22.9. Становление представлений о механизмах голода и насыщения                                                  | 225 |
| 22.10. Функциональная система, поддерживающая оптимальное для метаболизма количество питательных веществ в крови | 226 |
| <b>Глава 23. Обмен веществ и энергии</b>                                                                         | 230 |
| 23.1. Обмен веществ                                                                                              | 232 |
| 23.1.1. Обмен белков                                                                                             | 234 |
| 23.1.2. Обмен углеводов                                                                                          | 236 |
| 23.1.3. Обмен жиров                                                                                              | 236 |
| 23.1.4. Минеральный обмен                                                                                        | 237 |
| 23.1.5. Обмен витаминов                                                                                          | 239 |
| 23.2. Обмен энергии                                                                                              | 241 |
| 23.2.1. Термодинамика живых систем                                                                               | 241 |
| 23.2.2. Методы определения энергетических затрат организма                                                       | 244 |
| 23.2.3. Валовые энергетические траты человека                                                                    | 246 |
| 23.3. Концепция рационального питания                                                                            | 248 |
| <b>Глава 24. Терморегуляция</b>                                                                                  | 251 |
| 24.1. Основные способы реагирования живых организмов на температуру окружающей среды                             | 253 |
| 24.2. Температура тела человека                                                                                  | 254 |

|                                                                                                     |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 24.3. Рецепция изменений температуры тела .....                                                     | 255        |
| 24.4. Нервные центры терморегуляции .....                                                           | 258        |
| 24.5. Исполнительные механизмы терморегуляции .....                                                 | 259        |
| 24.5.1. Теплообразование (химическая терморегуляция) .....                                          | 259        |
| 24.5.2. Теплоотдача (физическая терморегуляция) .....                                               | 261        |
| 24.6. Регуляция температуры тела .....                                                              | 265        |
| 24.6.1. Нервная регуляция .....                                                                     | 265        |
| 24.6.2. Гуморальная регуляция температуры тела .....                                                | 266        |
| 24.7. Адаптация организма к низкой и высокой температуре<br>окружающей среды .....                  | 267        |
| 24.8. Функциональная система, поддерживающая оптимальную<br>для метаболизма температуру крови ..... | 269        |
| <b>Глава 25. Выделение .....</b>                                                                    | <b>272</b> |
| 25.1. Органы и функции системы выделения .....                                                      | 273        |
| 25.2. Почки как основной орган выделения. Функции почек .....                                       | 275        |
| 25.3. Нефрон — структурно-функциональная единица почек .....                                        | 278        |
| 25.3.1. Почечный фильтр .....                                                                       | 280        |
| 25.3.2. Проницаемость клубочкового фильтра .....                                                    | 281        |
| 25.4. Механизмы образования мочи .....                                                              | 282        |
| 25.4.1. Клубочковая ультрафильтрация .....                                                          | 282        |
| 25.4.2. Канальцевая реабсорбция и секреция .....                                                    | 284        |
| 25.4.3. Реабсорбция в петле нефрона (петле Генле) .....                                             | 288        |
| 25.4.4. Реабсорбция в дистальных извитых канальцах .....                                            | 290        |
| 25.5. Гуморальная регуляция мочеобразования .....                                                   | 295        |
| 25.6. Инкреторная функция почек .....                                                               | 295        |
| 25.7. Метаболическая функция почек .....                                                            | 296        |
| 25.8. Экстраренальные мочевые пути<br>(чашечки, лоханки, мочеточник, мочевого пузырь) .....         | 297        |
| 25.8.1. Регуляция деятельности .....                                                                | 297        |
| 25.8.2. Гуморальная регуляция сократительной деятельности<br>мочевых путей .....                    | 298        |
| 25.9. Мочеиспускание .....                                                                          | 299        |
| 25.10. Конечная (дефинитивная) моча .....                                                           | 300        |
| 25.11. Системные механизмы регуляции осмотического гомеостаза ..                                    | 301        |
| 25.12. Теории возникновения жажды .....                                                             | 303        |
| 25.13. Система выделения как объект воздействия биологически<br>активных веществ .....              | 304        |
| <b>Глава 26. Кислотно-основное состояние организма .....</b>                                        | <b>306</b> |
| 26.1. Источники протонов в организме .....                                                          | 306        |
| 26.2. Показатель pH .....                                                                           | 308        |
| 26.3. Рецепция ионов водорода и парциального давления<br>углекислого газа .....                     | 308        |
| 26.4. Нервные центры, принимающие участие в регуляции pH<br>внутренней среды организма .....        | 311        |

|                                                                                        |            |
|----------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 26.5. Механизмы саморегуляции кислотно-основного состояния . . . . .                   | 311        |
| 26.5.1. Буферные механизмы . . . . .                                                   | 311        |
| 26.5.2. Дыхательный механизм регуляции кислотно-основного<br>состояния. . . . .        | 317        |
| 26.5.3. Почечные механизмы регуляции<br>кислотно-основного состояния. . . . .          | 318        |
| 26.5.4. Другие механизмы регуляции кислотно-основного<br>состояния. . . . .            | 323        |
| 26.6. Основные клинически значимые показатели<br>кислотно-основного состояния. . . . . | 323        |
| 26.7. Системные механизмы регуляции кислотно-основного состояния . . .                 | 325        |
| <b>Глава 27. Репродуктивная функция . . . . .</b>                                      | <b>327</b> |
| 27.1. Классификация пола . . . . .                                                     | 327        |
| 27.2. Половое созревание . . . . .                                                     | 327        |
| 27.3. Половые железы . . . . .                                                         | 328        |
| 27.3.1. Мужские половые железы. . . . .                                                | 328        |
| 27.3.2. Женские половые железы. . . . .                                                | 331        |
| 27.4. Общие функции половых гормонов . . . . .                                         | 331        |
| 27.4.1. Мужские половые гормоны . . . . .                                              | 332        |
| 27.4.2. Женские половые гормоны . . . . .                                              | 335        |
| 27.4.3. Гематофолликулярный барьер. . . . .                                            | 339        |
| 27.5. Гонадная физиология женщины . . . . .                                            | 339        |
| 27.5.1. Яичниковый цикл . . . . .                                                      | 339        |
| 27.5.2. Маточный цикл . . . . .                                                        | 343        |
| 27.6. Половой цикл человека . . . . .                                                  | 345        |
| 27.7. Оплодотворение . . . . .                                                         | 346        |
| 27.7.1. Мейоз . . . . .                                                                | 346        |
| 27.7.2. Механизмы оплодотворения . . . . .                                             | 348        |
| 27.8. Беременность. . . . .                                                            | 351        |
| 27.8.1. Гематоплацентарный барьер . . . . .                                            | 352        |
| 27.8.2. Развитие плода . . . . .                                                       | 354        |
| 27.9. Роды . . . . .                                                                   | 355        |
| 27.10. Период полового упадка . . . . .                                                | 357        |
| <b>Глава 28. Сенсорные функции. . . . .</b>                                            | <b>358</b> |
| 28.1. Основные понятия и общие принципы организации<br>сенсорных систем. . . . .       | 358        |
| 28.1.1. Классификация сенсорных систем . . . . .                                       | 361        |
| 28.1.2. Структурно-функциональная организация сенсорных систем . . .                   | 361        |
| 28.1.3. Общие свойства сенсорных систем. . . . .                                       | 362        |
| 28.1.4. Регуляция деятельности сенсорных систем. . . . .                               | 363        |
| 28.2. Зрительная сенсорная система . . . . .                                           | 364        |
| 28.2.1. Строение органа зрения . . . . .                                               | 364        |
| 28.2.2. Структурно-функциональная организация<br>зрительной сенсорной системы. . . . . | 365        |

|                                                                                        |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 28.2.3. Механизмы ясного видения .....                                                 | 371 |
| 28.2.4. Бинокулярное зрение .....                                                      | 376 |
| 28.2.5. Цветовое зрение .....                                                          | 378 |
| 28.3. Слуховая сенсорная система .....                                                 | 379 |
| 28.3.1. Строение органа слуха .....                                                    | 379 |
| 28.3.2. Структурно-функциональная организация слуховой<br>сенсорной системы .....      | 382 |
| 28.4. Вестибулярная сенсорная система .....                                            | 384 |
| 28.4.1. Строение вестибулярного органа .....                                           | 384 |
| 28.4.2. Структурно-функциональная организация<br>вестибулярной сенсорной системы ..... | 385 |
| 28.5. Двигательная (кинестетическая) сенсорная система .....                           | 387 |
| 28.6. Внутренние (висцеральные) сенсорные системы .....                                | 388 |
| 28.7. Температурная (кожная) сенсорная система .....                                   | 388 |
| 28.8. Тактильная сенсорная система .....                                               | 389 |
| 28.9. Вкусовая сенсорная система .....                                                 | 390 |
| 28.10. Обонятельная сенсорная система .....                                            | 393 |
| 28.11. Болевая (ноцицептивная) сенсорная система .....                                 | 397 |
| 28.11.1. Структурно-функциональная организация болевой<br>сенсорной системы .....      | 397 |
| 28.11.2. Виды боли .....                                                               | 399 |
| 28.11.3. Реакция организма на боль .....                                               | 401 |
| 28.12. Обезболивающая (антиноцицептивная) система .....                                | 402 |
| 28.12.1. Структурно-функциональная организация<br>антиноцицептивной системы .....      | 402 |
| 28.12.2. Физиологические основы различных методов<br>обезболивания .....               | 403 |

## **ЧАСТЬ VI. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ..... 407**

|                                                                        |            |
|------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Глава 29. Высшая нервная деятельность животных и человека .....</b> | <b>409</b> |
| 29.1. Врожденные формы поведения .....                                 | 411        |
| 29.2. Приобретенные формы поведения .....                              | 412        |
| 29.2.1. Условные рефлексы .....                                        | 412        |
| 29.2.2. Динамический стереотип .....                                   | 415        |
| 29.2.3. Инструментальное (оперантное) научение .....                   | 416        |
| 29.2.4. Механизмы формирования условных рефлексов .....                | 416        |
| 29.3. Торможение высшей нервной деятельности .....                     | 417        |
| 29.3.1. Врожденное (внешнее) торможение .....                          | 419        |
| 29.3.2. Приобретенное (условное или внутреннее) торможение .....       | 420        |
| 29.4. Типы высшей нервной деятельности .....                           | 421        |
| 29.5. Особенности высшей нервной деятельности человека .....           | 423        |
| 29.6. Тестирование психофизиологических особенностей человека .....    | 424        |
| 29.7. Функциональные нарушения высшей<br>нервной деятельности .....    | 425        |

|                                                                                                                      |            |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Глава 30. Высшие психические функции и целенаправленное поведение . . .</b>                                       | <b>427</b> |
| 30.1. Сознание . . . . .                                                                                             | 429        |
| 30.2. Неосознаваемые процессы . . . . .                                                                              | 431        |
| 30.3. Мышление . . . . .                                                                                             | 432        |
| 30.4. Речь . . . . .                                                                                                 | 434        |
| 30.5. Память . . . . .                                                                                               | 435        |
| 30.6. Мотивации . . . . .                                                                                            | 440        |
| 30.6.1. Теории мотиваций . . . . .                                                                                   | 441        |
| 30.6.2. Механизмы формирования биологических мотиваций . . . . .                                                     | 442        |
| 30.6.3. Общие свойства мотивационного возбуждения . . . . .                                                          | 443        |
| 30.6.4. Основные биологические мотивации . . . . .                                                                   | 444        |
| 30.7. Эмоции . . . . .                                                                                               | 446        |
| 30.7.1. Теории эмоций . . . . .                                                                                      | 447        |
| 30.7.2. Конфликтные состояния . . . . .                                                                              | 448        |
| 30.8. Адаптация и стресс . . . . .                                                                                   | 450        |
| 30.8.1. Эмоциональный стресс . . . . .                                                                               | 453        |
| 30.8.2. Основные эмоциональные состояния человека,<br>подлежащие психологической и лекарственной коррекции . . . . . | 455        |
| 30.9. Цикл бодрствование—сон . . . . .                                                                               | 459        |
| 30.9.1. Признаки сна у человека . . . . .                                                                            | 460        |
| 30.9.2. Теории сна . . . . .                                                                                         | 463        |
| 30.10. Целенаправленное поведение . . . . .                                                                          | 466        |
| 30.10.1. Приобретенные формы целенаправленного поведения . . . . .                                                   | 466        |
| 30.10.2. Доминанта как универсальный аппарат саморазвития<br>высших психических функций . . . . .                    | 466        |
| 30.10.3. Системные механизмы целенаправленного<br>поведенческого акта . . . . .                                      | 468        |
| 30.10.4. Естественный и искусственный интеллект —<br>перспективы развития и взаимодействия . . . . .                 | 471        |
| Список рекомендуемой литературы . . . . .                                                                            | 475        |
| Глоссарий (словарь физиологических терминов) . . . . .                                                               | 478        |
| Предметный указатель . . . . .                                                                                       | 531        |

## Глава 19

# КРОВООБРАЩЕНИЕ. ЦЕНТРАЛЬНАЯ ГЕМОДИНАМИКА. ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА

**Исторический очерк.** Начала учения о кровообращении были заложены еще в VII—II вв. до н.э. **Гиппократ**, **Аристотель** (Древняя Греция), **К. Гален** (Древний Рим) и другие мыслители полагали, что кровь порождается в печени, движется по сосудам от сердца к тканям и там исчезает. Различий между артериями и венами не знали; предполагали сообщение между правой и левой половиной сердца. Это представление господствовало в течение 1,5 тыс. лет.

В XIII в. н.э. арабский ученый **Ибн Нафис** описал легочное кровообращение и отверг представление древних о сообщении правой и левой половины сердца.

В XV в. **Леонардо да Винчи** дал описание четырех камер сердца, предсердно-желудочковых клапанов, их сухожильных хорд и сосочковых мышц.

В XVI в. испанский ученый **Мигель Сервет** заплатил жизнью, как и многие во времена Средневековья, за работы в области кровообращения.

В середине XVII в. **Уильям Гарвей** (1578—1657) создал учение о кровообращении (1628). Имя Гарвея (английского врача) неразрывно связано с *началом функционального направления в анатомии. Его знаменитый труд, посвященный кровообращению в организме человека, и явился началом собственно науки физиологии, а сам ученый стал первым истинным физиологом.*

У. Гарвей описал большой и малый круг кровообращения и полагал, что сердце ритмично бьется до тех пор, пока в организме теплится жизнь, и что после каждого сокращения наступает короткая пауза, во время которой сердце отдыхает. Он писал: *«Теоретические изыскания и эксперименты подтверждают следующее: кровь проходит через легкие в сердце благодаря сокращению желудочков, из которых она посылается во все тело, проникает в поры тканей и... сначала по тонким, а потом по более крупным венам возвращается от периферии к центру, и, наконец, через полую вену приходит в правое предсердие... Следовательно, необходимо заключить, что кровь находится в круговом и постоянном движении».*

После смерти У. Гарвея (1661) Мальпиги впервые описал кровеносные сети, соединяющие артерии с венами. Это были **капилляры** — «недостающее звено» в предыдущих исследованиях У. Гарвея.

**С. Галле** (1677—1761) измерил кровяное давление у животных (1733) и вычислил работу сердца. **Дж. Борелли** (1608—1679) предположил, что, так как сердце периодически выбрасывает кровь в сосуды, только их эластичность может обеспечить непрерывность кровотока в капиллярном русле.

**Э.Г. Вебер** в 1855 г. экспериментально подтвердил, что наибольшая роль в поддержании непрерывного кровотока принадлежит начальному отделу аорты. С тех

пор артерии подразделяют на амортизирующие (эластического типа) и резистивные (мышечного типа), подчеркивая существенные различия в их функциях.

Французский врач **Ж. Пуазейль** (1799–1869) подробно изучил особенности кровотока по артериям мышечного типа и охарактеризовал их резистивные свойства. При помощи усовершенствованного им ртутного гемоманометра Пуазейль (1828) установил, что кровяное давление зависит от объема крови в системе кровообращения и сопротивления кровотоку, которое, в свою очередь, определяется вязкостью крови, длиной сосудистого русла и в особенности величиной просвета кровеносных сосудов. Именно это свойство артерий мышечного типа (в первую очередь артериол большого круга кровообращения) имел в виду И.М. Сеченов, образно называя их «сосудистыми кранами».

**К. Людвиг** и его сотрудники продолжили работы Вебера и Пуазейля на основе изобретенных ими приборов (кимограф, усовершенствованный манометр, «штрмур», плетизмограф и др.). В частности, К. Людвиг при участии российских ученых И.М. Догеля и Я.Я. Стольников создавал «кровяные часы» — «штрмур», которые использовали для определения объемной скорости кровотока. Кроме того, был получен новый важный факт: давление на поверхность, перпендикулярную направлению кровотока, больше, чем на стенку артерии. При изучении регионарного кровообращения была показана зависимость кровоснабжения органов от интенсивности их метаболизма.

Механизмы обмена веществ между клетками и кровью через стенку кровеносного капилляра К. Людвиг рассматривал как простую фильтрацию, за счет которой образуется лимфа.

**Э. Старлинг** досконально разобрался в этом вопросе, количественно оценив значение каждого из процессов — фильтрации под действием гидростатического давления, осмоса за счет онкотического давления, секреторных процессов — в лимфообразовании.

Нобелевская премия 1920 г. была присуждена другому исследователю капиллярного кровотока — **С. Крогу** (1874–1949), которому удалось установить, что в работающем органе капилляров, по которым течет кровь, больше, чем в неработающем органе. Иными словами, организм регулирует капиллярный кровоток в зависимости от интенсивности тканевого метаболизма.

Чуть ли не целый век шел спор о природе автоматизма сердечной мышцы. Только в XX в. пришли к выводу, что это свойство присуще атипичным кардиомиоцитам, сгруппированным в определенных участках миокарда. В 1845 г. **Я. Пуркинье** описал образованные ими волокна в миокарде желудочков.

Спустя почти 50 лет **В. Гис** (1863–1934) открыл тяжи, образованные атипичными кардиомиоцитами и тянущиеся от предсердно-желудочковой перегородки к верхушке сердца. В 1906 и 1907 гг. были открыты узлы атриоventрикулярный [AB] (**К. Ашофф** и **С. Тавара**) и синоаурикулярный (**А. Кис** и **М. Флэк**). Одновременно проводили физиологические исследования, в которых **Г. Станниус** и **У. Гаскелл** установили локализацию источника автоматизма — водителя ритма (*пейсмейкер*) сердца. В 1902 г. **М. Гейденгайн** показал, что миокард представляет собой «анатомический и электрический синцитий». Этим объясняли факт, установленный **Г.П. Боудичем** (1871), что весь миокард работает по закону «все или ничего».

Среди регуляторных механизмов в XIX в. активно изучали эфферентные звенья безусловных сердечных и сосудодвигательных рефлексов. Братья Эрнст и Эдуард Вебер показали, что сигналы, поступающие к сердцу по блуждающим нервам, вызывают брадикардию и ослабление сердечных сокращений. Братья Цион (Илья Фаддеевич и Моисей Фаддеевич) обнаружили тахикардию при электрической стимуляции симпатических нервов сердца. И.П. Павлов нашел в грудной полости собаки отдельные стволы симпатических волокон, стимуляция которых усиливала сердечные сокращения без их учащения. В конце XIX в. Т.В. Энгельманн обнаружил противоположные влияния симпатического и парасимпатического отдела вегетативной нервной системы (ВНС) не только на автоматизм и сократимость, но и на остальные свойства миокарда (возбудимость и проводимость).

Эфферентные влияния на гладкомышечную стенку кровеносных сосудов установили А. Вальтер (1842) и К. Бернар (1851), первый — на плавательной перепонке лапки лягушки, второй — на ухе кролика. К. Бернар обнаружил расширение сосудов при их десимпатизации и сужение — при стимуляции симпатических волокон.

В 70-е годы XIX в. внимание физиологов сосредоточилось на исследованиях центрального звена сосудодвигательных рефлексов. Нейроны, входящие в их состав, были обнаружены в спинном (К.Ф. Славянский, 1873; И.П. Павлов, 1878; Р. Николайдес, 1882) и продолговатом (Ф.В. Овсянников, 1981) мозге. В XX в. были установлены роль и иерархические отношения вышележащих структур — среднего мозга, мозжечка, промежуточного мозга, коры больших полушарий и сосудодвигательного центра.

Одновременно были проведены исследования афферентного звена сосудодвигательных рефлексов. Первую рефлексогенную зону в системе кровообращения обнаружил И.Ф. Цион в лаборатории К. Людвиг (1866). При электрической стимуляции головного конца веточки блуждающего нерва (*n. depressor*) И.Ф. Цион наблюдал падение кровяного давления вследствие расширения периферических сосудов и ослабления сердечных сокращений.

Позднее были открыты и другие афферентные звенья безусловных сосудодвигательных и сердечных рефлексов. Г.З. Геринг (1866–1948) в 1923 г. наблюдал падение кровяного давления у животных при электрической стимуляции нерва (веточка языкоглоточного нерва), несущего сигналы от разветвления общей сонной артерии в головной мозг. В устье полых вен и правом предсердии была обнаружена рефлекторная зона низкого давления, рецепторы которой реагируют на переполнение кровью сосудов и запускают сердечный рефлекс, проявляющийся увеличением частоты и силы сердечных сокращений (Фрэнсис Артур Бейбридж, 1915).

Кроме механорецепторных, были найдены и хемочувствительные рефлексогенные зоны сосудодвигательных рефлексов. За открытие хеморецепторов в каротидном и аортальном тельцах, реагирующих на изменения содержания в крови углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) и других веществ, К.Ф. Гейманс стал Нобелевским лауреатом в 1938 г. Глубокий фармакологический анализ синокаротидной зоны осуществил С.В. Аничков (1932). В 40–70-х гг. XX в. В.Н. Черниговский и его многочисленные ученики доказали, что все ткани содержат хемо- и механорецепторы и образуют обширную рефлексогенную зону, служащую источником рефлексов, которые регулируют дыхание и кровообращение.

**Основные функции системы кровообращения.**

- ▶ Транспорт питательных веществ и кислорода к тканям и выведение от них продуктов метаболизма к органам выделения.
- ▶ Транспорт биологически активных веществ (БАВ), участвующих в механизмах гуморальной регуляции физиологических функций.
- ▶ Участие в механизмах иммунной защиты организма; транспорт антител, фагоцитов, макрофагов и др.
- ▶ Перенос форменных элементов: лейкоциты, эритроциты, тромбоциты, определяющих групповую принадлежность крови.
- ▶ Обеспечение механизмов гемостаза.
- ▶ Участие в терморегуляции.
- ▶ Поддержание водно-электролитного баланса.
- ▶ Поддержание кислотно-основного состояния (КОС) жидких сред организма.

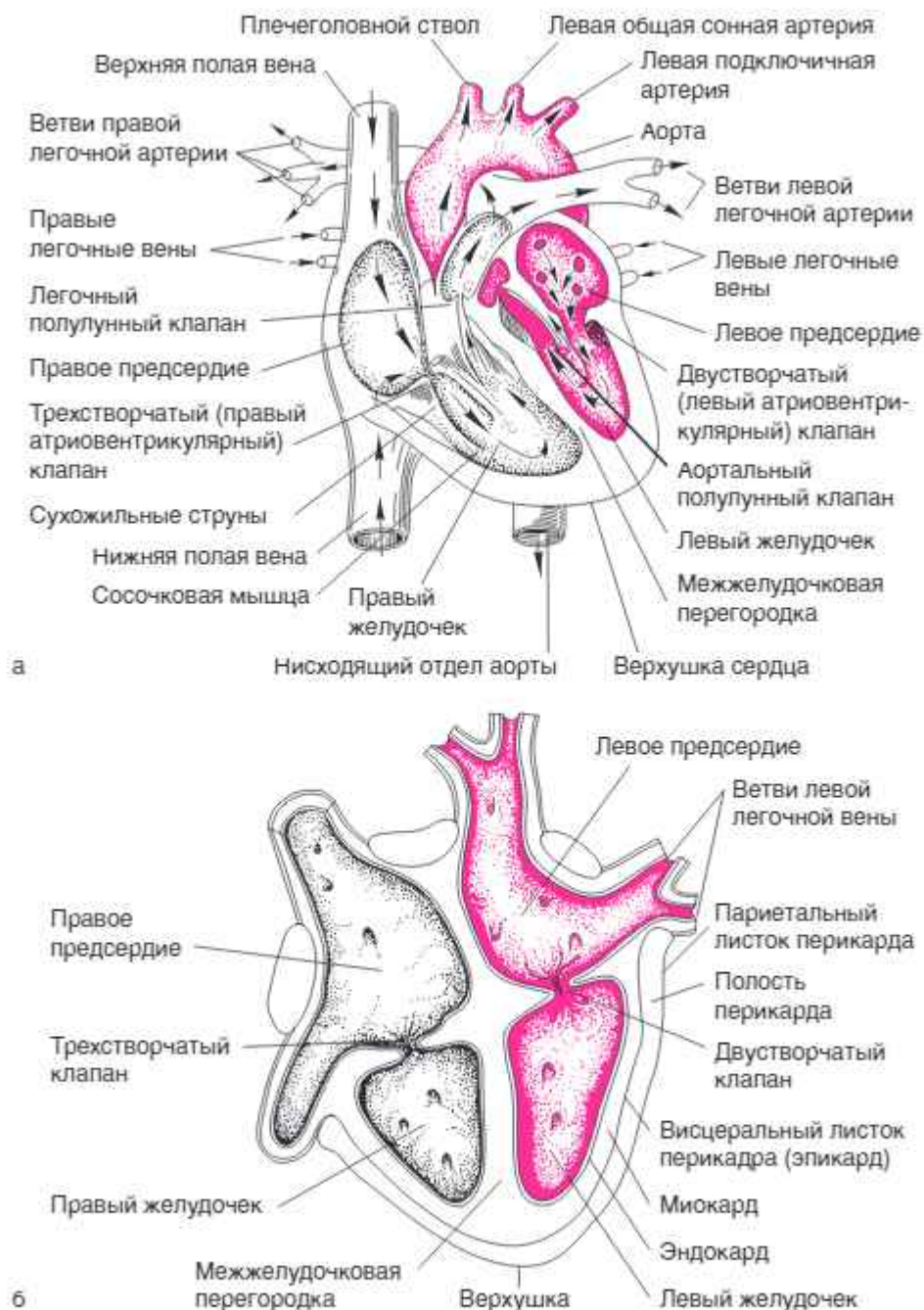
**19.1. СТРОЕНИЕ СЕРДЦА**

**Сердце** — полый мышечный орган конусовидной формы, обращенный основанием вверх, а верхушкой вниз и влево.

Основные структуры сердца представлены на рис. 19.1.

**Правое предсердие** по форме напоминает куб. В него впадают полые вены (верхняя и нижняя), несущие венозную кровь и примесь лимфы от всех органов, а также венечная пазуха, собирающая кровь из крупных вен самого сердца, и небольшие сердечные вены. Невозможность обратного тока крови из полости предсердия в вены обеспечивается мышечными заслонками. На передневерхней стенке правого предсердия имеется дополнительная полость — *правое ушко*. Правое предсердие соединяется с правым желудочком АВ-отверстием, по краям которого находится *трехстворчатый клапан* (состоит из складок, образованных эндокардом и покрытых эндотелием). От свободных краев створок тянутся *сухожильные хорды*, прикрепленные к трем *сосочковым (папиллярным) мышцам*, расположенным на внутренней поверхности правого желудочка. Эти мышцы вместе с сухожильными хордами удерживают клапаны и при сокращении (систоле) желудочка препятствуют обратному току крови в предсердие. В правом предсердии обнаружена популяция клеток, идентичных пептид-секреторным клеткам диффузной эндокринной системы (см. рис. 19.1). Они синтезируют предсердный *натрийуретический пептид*, играющий важную роль в регуляции давления крови и объема циркулирующей крови (ОЦК). Аналогичный пептид вырабатывают и миоциты желудочков.

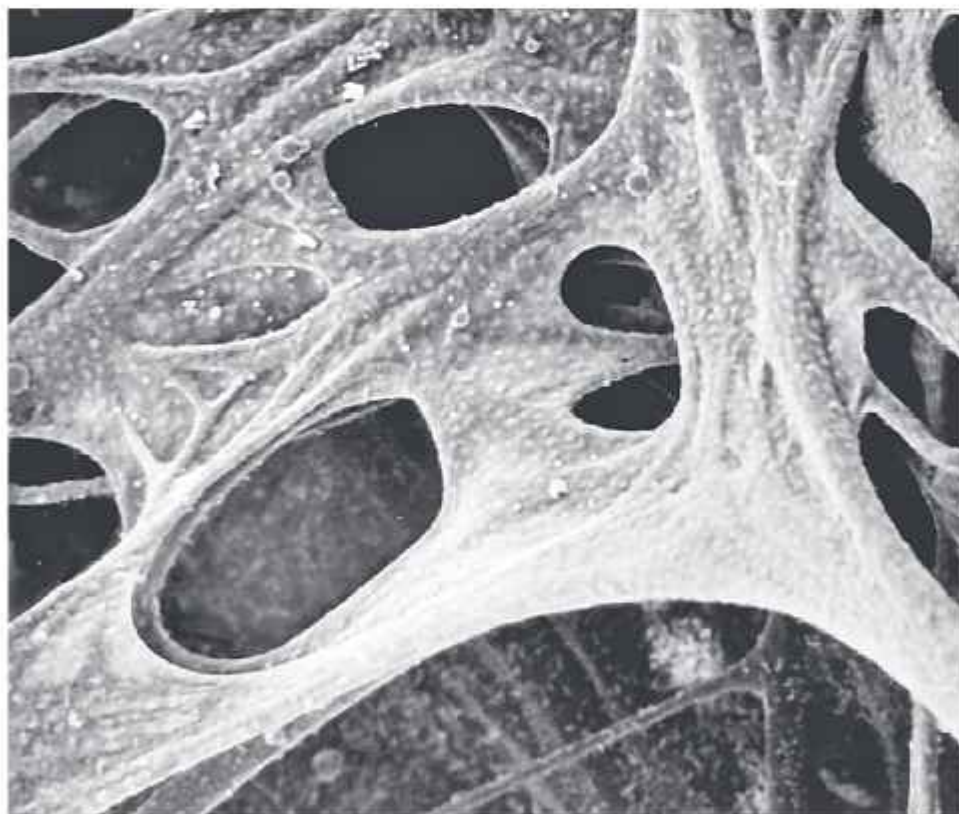
От правого желудочка отходит *легочный ствол*, который разделяется на правую и левую легочные артерии, несущие венозную кровь в легкие. При сокращении желудочка кровь выталкивается в него через *отверстие легочного ствола*, в области которого находится одноименный *клапан*. Клапан состоит из трех полулунных заслонок. Соприкасаясь своими стенками, они, подобно наполненным карманам, закрывают отверстие и препятствуют обратному току крови после опорожнения желудочка.



**Рис. 19.1.** Строение сердца: а — места впадения и выхода основных артерий и вен и направление движения крови; б — полости и клапаны сердца

**Левое предсердие** включает собственно предсердие и ушко. Внутренняя поверхность его стенки гладкая. В предсердие открываются устья четырех легочных вен, несущих из легких артериальную кровь. У отверстий вен клапаны отсутствуют, но направленный ток крови из вен в полость предсердия обеспечивается мышечными заслонками. Посредством левого АВ-отверстия предсердие сообщается с желудочком.

**Левый желудочек** устроен в основном так же, как и правый, но стенка его намного толще. Внутренняя поверхность имеет множество мышечных перекладин (трабекулы) и циркулярных мышц. Левый *двухстворчатый*, или *митральный*, *клапан* состоит из двух створок, одна из которых прилежит к перегородке, другая — к боковой стенке. Сильно развитые сухожильные хорды прикрепляются к желудочковой поверхности клапанов и к каждой из сосочковых мышц (рис. 19.2). Выход из левого желудочка в аорту ограничивается *тремя полукруглыми створками аортального клапана*, препятствующими во время диастолы обратному току крови. От *аортального синуса* берут начало коронарные (венечные) артерии, несущие кровь к стенке сердца.



**Рис. 19.2.** Микрофотография папиллярных мышц левого желудочка крысы (увеличение  $\times 120$ ). На поверхности хорошо видны мелкие эндотелиоциты

Аорта и легочный ствол отделены от желудочков *полулунными клапанами*, которые препятствуют обратному току крови из них в желудочки.

*Собственные артериальные и венозные сосуды* сердца представлены на рис. 19.3.

Две *венечные артерии* (*правая и левая*), ветви которых широко анастомозируют, снабжают сердце кровью (см. рис. 19.3, а). Они разветвляются до капилляров во всех трех оболочках стенки сердца. Кровь собирается в *сердечные вены*, а далее попадает в *венозный синус*, который непосредственно вливается в правое предсердие.

Сердечная мышца высокочувствительна к малейшим нарушениям питания. Именно этим определяется интенсивность ее кровоснабжения, примерно в 7,5 раз превосходящая интенсивность кровоснабжения скелетной мышцы. Ветви *правой венечной артерии* снабжают кровью правую половину сердца, а также межпредсердную и заднюю часть межжелудочковой перегородки. *Левая венечная артерия* посылает ветви в предсердие и делится на огибающую и переднюю межжелудочковую (нисходящую) ветви. Ветви левой венечной артерии снабжают кровью левую половину сердца, всю переднюю стенку и часть задней стенки правого желудочка, а также передний отдел межжелудочковой перегородки.

Значение каждой из венечных артерий в кровоснабжении миокарда различно. Выделяют его *левосторонний, правосторонний и равномерный тип*. Считают, что примерно у половины людей преобладает правосторонний тип кровоснабжения. Разветвляясь, артерии образуют в миокарде по ходу мышечных волокон густую сеть капилляров, которая пронизывает весь миокард. В венечные артерии поступает до 10% крови, выбрасываемой в систолу в аорту. Эта величина значительно (в 3–4 раза) возрастает при физической нагрузке. Количество капилляров в 1 мм<sup>3</sup> мышечной ткани составляет в миокарде от 2500 до 4000, то есть на одно мышечное волокно приходится примерно один капилляр. Снабжение сердца кровью происходит преимущественно во время диастолы.

*Венозная система сердца* (см. рис. 19.3, б) представлена венами, впадающими в его венозный синус, который располагается на задней поверхности сердца, в левой половине венечной борозды. Под нижней полой веной он впадает в правое предсердие. Этот коллектор собирает до 90% крови, преимущественно из вен левого желудочка. *Вторая система вен* включает сосуды, открывающиеся непосредственно в полость правой половины сердца. Кровь сюда поступает от мышц предсердной перегородки и правого желудочка. *Третью систему* составляют малые вены Тебезия.

*Стенка сердца* состоит из слоев: наружного, или эпикарда, среднего — миокарда, внутреннего — эндокарда, и поверхностного — перикарда (сердечная «сумка»).

Преобладающая часть сердечной стенки — *миокард*, то есть *мышечный слой, образованный сердечной исчерченной мышечной тканью*. Миокард предсердий и желудочков разобщен, что создаст возможность отдельного их сокращения.

Ультраструктура сердца представлена на рис. 19.4.

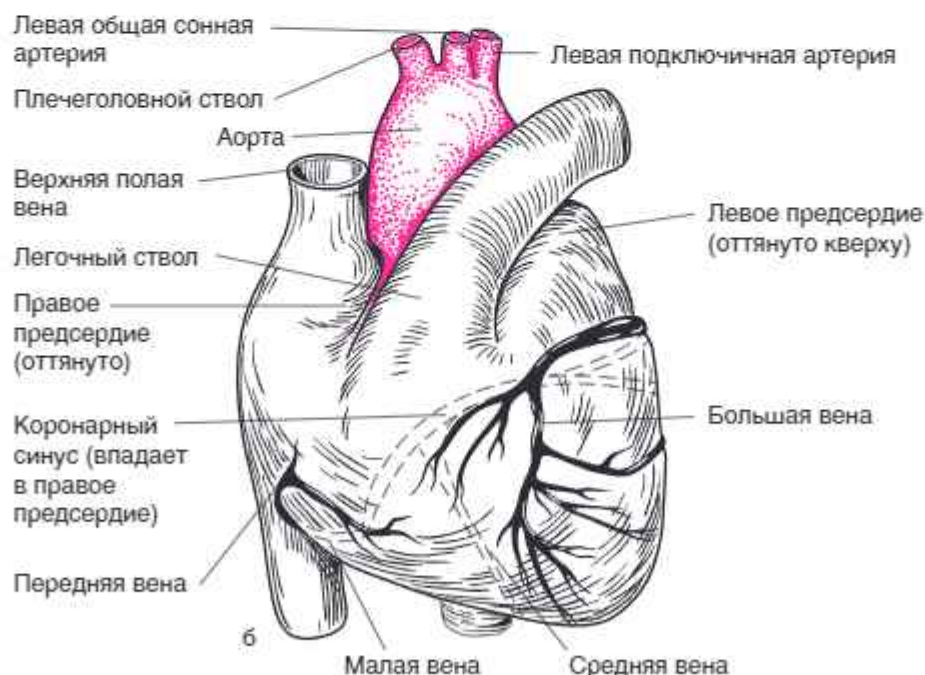
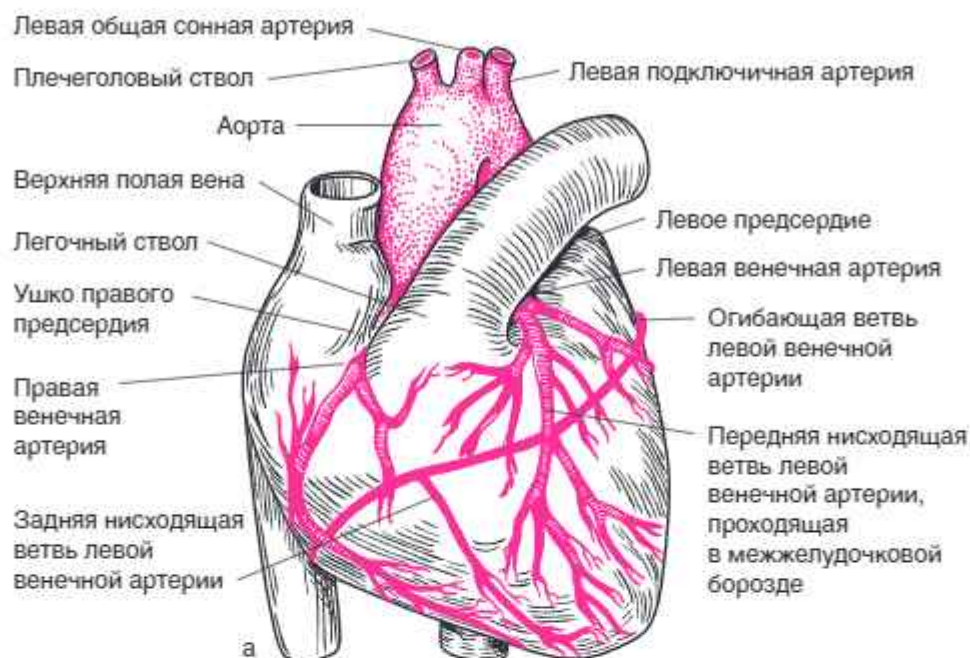
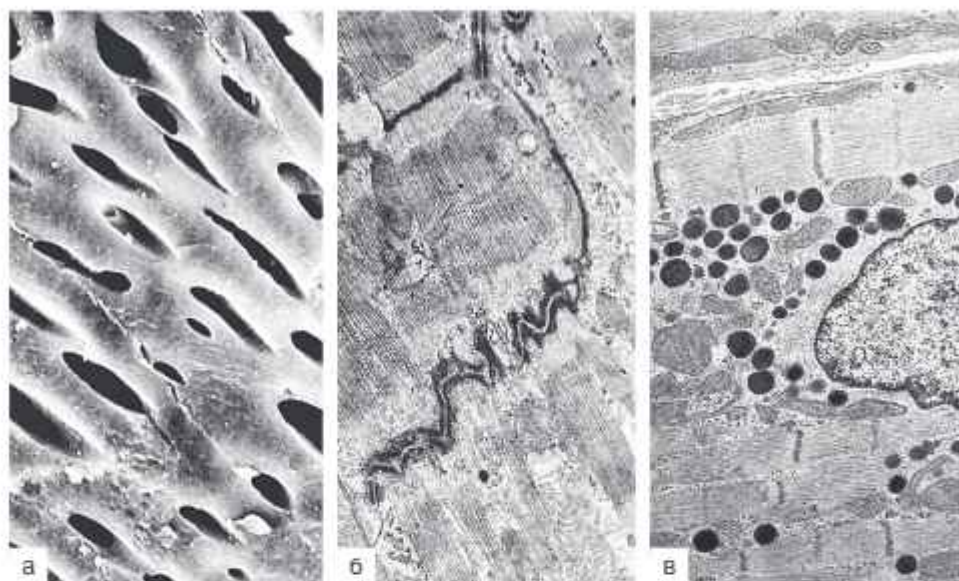


Рис. 19.3. Главные сосуды сердца: а — артерии; б — вены



**Рис. 19.4.** Микрофотографии микроструктуры миокарда: а — сократительные (исчерченные) кардиомиоциты левого желудочка. Увеличение  $\times 1000$ . Кардиомиоциты связаны друг с другом и образуют сеть, в которой видны просветы кровеносных капилляров; б — типичный вставочный диск в миокарде; в — предсердные секреторные (эндокринные) миоциты: видны темные включения — секреторные гранулы, выделяющие предсердный натрийуретический фактор (гормон, регулирующий функции почек и величину артериального давления)

### 19.1.1. Сократительные кардиомиоциты

**Сократительные (рабочие) кардиомиоциты**, составляющие основную часть миокарда, имеют выраженную поперечную исчерченность.

Кардиомиоциты соединяются друг с другом **вставочными дисками**, образуя зоны плотного прилегания (см. рис. 19.4, б). По существу, это щелевые контакты (электрические синапсы), имеющие ничтожно низкое омическое сопротивление по сравнению с другими участками миокарда. Вследствие этого возбуждение, возникшее в каком-либо отделе сердечной мышцы, быстро распространяется по всему сердцу.

Соединенные волокна объединяются в гигантскую сеть при помощи множественных разветвленных вставочных дисков. Они придают миокарду свойства функционального синцития — морфологической основы для проявления закона «всё или ничего»: в эксперименте на животном сердце отвечает на пороговое раздражение сокращением максимальной амплитуды («всё»), а на подпороговые не отвечает вовсе («ничего»).

Сократительные кардиомиоциты насыщены митохондриями, что отражает высокий уровень метаболизма ткани, обладающей непрерывной активностью. Они богаты саркоплазматической сетью, депонирующей ионы кальция ( $\text{Ca}^{2+}$ ) и отдающей его в саркоплазму в процессе электромеханического сопряжения.