

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
Белгородский государственный технологический университет
им. В.Г. Шухова

И. В. Дивиченко, О. А. Рыбка

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Учебное пособие

Белгород
2008

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
Белгородский государственный технологический университет
им. В.Г. Шухова

И. В. Дивиченко, О. А. Рыбка

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Утверждено ученым советом университета в качестве учебного пособия
для студентов очной формы обучения специальностей
280102 – Безопасность технологических процессов и производств,
280103 – Защита в чрезвычайных ситуациях,
280104 – Пожарная безопасность

Белгород
2008

УДК 612 (07)
ББК 28.707.3я7
Д44

Рецензенты:

канд. техн. наук, доц. *Ю. В. Васильченко*

канд. техн. наук, доц. *Н. М. Юрина*

Дивиченко, И. В.

Физиология человека: учебное пособие / И. В. Дивиченко, О. А. Д44 Рыбка. – Белгород: Изд-во БГТУ, 2008. – 222 с.

Учебное пособие по дисциплине «Физиология человека» подготовлено в соответствии с требованиями государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования программы подготовки дипломированных специалистов.

В издании рассмотрен широкий круг вопросов физиологии человека. Изложение текста сопровождается рисунками. Большое внимание уделено сенсорным системам, системам дыхания, кровотока, кровообращения, обмена веществ, энергии и теплообмена. Рассмотрены вопросы, связанные с изменениями в системах организма человека в результате выполнения трудовой деятельности.

Учебное пособие предназначено для студентов очной формы обучения специальностей 280102 – Безопасность технологических процессов и производств, 280103 – Защита в чрезвычайных ситуациях, 280104 – Пожарная безопасность.

Издание публикуется в авторской редакции.

УДК 612 (07)
ББК 28.707.3я7

© Белгородский государственный
технологический университет
(БГТУ) им. В.Г. Шухова, 2008

ВВЕДЕНИЕ

Физиология – это наука о функциях и механизмах деятельности клеток, тканей, органов, систем и всего организма в целом. Она является наукой,

Без понимания нормального течения физиологических процессов и характеризующих их констант нельзя правильно оценить функциональное состояние организма человека и его работоспособность в различных условиях деятельности. Знание физиологических механизмов регуляции различных функций организма имеет важное значение в понимании хода восстановительных процессов во время и после выполнения трудовой деятельности.

Основной задачей дисциплины «Физиология человека» является вооружить обучающихся знаниями об организме человека и его основных физиологических функциях. Эти знания послужат основой для изучения дисциплины «Медико-биологические основы безопасности жизнедеятельности».

ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ

1.1. Краткая история физиологии

Наблюдения за жизнедеятельностью организма производились с незапамятных времен. За 14–15 веков до н.э. в Древнем Египте при изготовлении мумий люди хорошо знакомы с внутренними органами человека. В гробнице врача фараона Унаса изображены древние медицинские инструменты. В Древнем Китае только по пульсу удивительно тонко различали до 400 болезней. В IV–V веке до н.э. там было развито учение о функционально важных точках тела, которое в настоящее время явилось основой для современных разработок рефлексотерапии и иглоукалывания, Су-Джок терапии, тестирования функционального состояния скелетных мышц спортсмена по величине напряженности электрического поля кожи в биоэлектрически активных точках над ними. Древняя Индия прославилась своими особыми растительными рецептами, воздействием на организм упражнений йоги и дыхательной гимнастики. В Древней Греции первые представления о функциях мозга и сердца высказывали в IV–V веке до н.э. Гиппократ (460–377 г. до н.э.) и Аристотель (384–322 до н.э.), а в Древнем Риме во II веке до н.э. – врач Гален (201–131 г. до н.э.).

Однако, как экспериментальная наука, физиология возникла в XVII веке нашей эры, когда английский врач В. Гарвей открыл круги кровообращения. В этот же период французский ученый Р. Декарт ввел понятие рефлекс (отражение), описав путь внешней информации в мозг и обратный путь двигательного ответа. Работами гениального русского ученого М. В. Ломоносова и немецкого физика Г. Гельмгольца о трехкомпонентной природе цветного зрения, трактатом чеха Г. Прохазки о функциях нервной системы и наблюдениями итальянца Л. Гальвани о животном электричестве в нервах и мышцах отмечен XVIII век. В XIX веке разработаны представления английского физиолога Ч. Шеррингтона об интегративных процессах в нервной системе, изложенные в его известной монографии в 1906 г. Проведены первые исследования утомления итальянцем А. Моссо. Обнаружил изменения постоянных потенциалов кожи при раздражениях у человека И.Р. Тарханов (феномен Тарханова).

В XIX веке работами «отца русской физиологии» *И.М. Сеченова* (1829–1905) заложены основы развития многих областей физиологии – изучение газов крови, процессов утомления и «активного отдыха», а главное – открытие в 1862 году торможения в центральной нервной

системе («Сеченовского торможения») и разработка физиологических основ психических процессов человека, показавших рефлекторную природу поведенческих реакций человека («Рефлексы головного мозга», 1863 г.). Дальнейшая разработка идей И.М. Сеченова шла двумя путями. С одной стороны, изучение тонких механизмов возбуждения и торможения проводилось в Санкт-Петербургском Университете *И.Е. Введенским* (1852–1922). Им создано представление о физиологической лабильности как скоростной характеристике возбуждения и учение о парабииозе как общей реакции нервно-мышечной ткани на раздражение. В дальнейшем это направление было продолжено его учеником *А.А. Ухтомским* (1875–1942), который, изучая процессы координации в нервной системе, открыл явление доминанты (господствующего очага возбуждения) и роль в этих процессах усвоения ритма раздражений. С другой стороны, в условиях хронического эксперимента на целостном организме, *И.П. Павлов* (1849–1936) впервые создал учение об условных рефлексах и разработал новую главу физиологии – физиологию высшей нервной деятельности. Кроме того, в 1904 г. за свои работы в области пищеварения *И.П. Павлов*, одним из первых русских ученых, был отмечен Нобелевской премией. Физиологические основы поведения человека, роль сочетанных рефлексов были разработаны *В. М. Бехтеревым*.

Крупный вклад в развитие физиологии внесли и другие выдающиеся отечественные физиологи: основатель эволюционной физиологии и адаптологии академик *Л.А. Орбели*, изучавший условно-рефлекторные влияния коры на внутренние органы академик *К.М. Быков*, создатель учения о функциональной системе академик *П.К. Анохин*, основатель отечественной электроэнцефалографии – академик *М.Н. Ливанов*, разработчик космической физиологии – академик *В.В. Парин*, основатель физиологии активности – *Н.А. Бернштейн* и многие др.

В области физиологии мышечной деятельности следует отметить основателя отечественной физиологии спорта – профессора *А.Н. Крестовникова* (1885–1955), написавшего первый учебник по физиологии человека для физкультурных вузов страны (1938) и первую монографию по физиологии спорта (1939), а также широко известных ученых – профессоров *Е.К. Жукова*, *В.С. Фарфеля*, *Н.В. Зимкина*, *А.С. Мозжухина* и многих др., а среди зарубежных ученых – *П.-О. Астранда*, *А. Хилла*, *Р. Гранита*, *Р. Маргария* и др.

1.2. Методы физиологических исследований

Как и всякая наука, физиология начинала познание предмета изучения с простого *наблюдения* и умозрительных, не всегда верных догадок о внутренней сущности наблюдаемых явлений. Затем по мере развития технических средств регистрации и возможности вмешательства в жизнь организма главным способом физиологического исследования становится *эксперимент* и, наконец, накопленные в результате экспериментов знания закономерностей изучаемых явлений жизни организма создают пока еще только предпосылки для становления методов *теоретической физиологии*.

В настоящее время эксперимент является основным методом, посредством которого физиология получает, расширяет и углубляет сведения о жизнедеятельности органов и систем организма человека и животных.

Способы и средства экспериментирования. Для изучения функций организма используют различные способы исследования их деятельности. Они могут быть сведены в четыре большие группы методов: 1) подавление функции вплоть до ее выключения; 2) стимуляция функций; 3) регистрация электрической активности; 4) моделирование.

Подавление функции вплоть до ее полного выключения осуществляют во многих случаях путем *хирургического удаления* (экстирпации) органа или его частей. Таким способом определяли распределение зрительной, слуховой и других функций между областями коры головного мозга. Подавление функции может быть вызвано также *химически – фармакологическими средствами избирательного действия*. Так, атропиновая блокада импульсов от блуждающего нерва выявляет его роль в иннервации сердца. Используют и такие способы выключения деятельности органа, как его *денервация, холодное блокирование* и другие средства.

С учетом особых свойств и условий деятельности изучаемых тканей и органов разрабатывают и применяют специальные методы постоянного и временного выключения функций. Примером кратковременного выключения функции может служить прекращение деятельности коры головного мозга на несколько минут при прохождении волны подавления электрической активности (распространяющаяся депрессия Леао), вызванной химическим, электрическим или иным раздражением.

Стимуляция функций путем раздражения может осуществляться разными физическими и химическими раздражителями. Среди них особое место занимает *электрический ток*, получивший самое

широкое распространение благодаря возможности точно дозировать его силу, время действия, место приложения, а также повторно применять, не повреждая ткани. Эти преимущества электрического раздражителя по сравнению с химическими, механическими, тепловыми и другими определяются его ионной природой и связанными с ней свойствами. Основой используемых в современном физиологическом эксперименте электрических стимуляторов служит электронный генератор, импульсы которого могут быть любой формы, длительности (от миллиардных долей секунды до практически постоянного тока) и частоты (от одиночных импульсов до десятков тысяч в секунду). Можно подавать импульс за импульсом в определенной последовательности, например, уменьшая интервал между ними для измерения времени восстановления возбудимости. Многоканальные стимуляторы позволяют одновременно или с заданным отставанием раздражать различные структуры изучаемых тканей и органов.

Для стимуляции исследуемых функций в ряде экспериментов используются естественные раздражители. Так, при изучении эндокринной системы применяют гормональные препараты или делают пересадки соответствующих желез внутренней секреции.

Регистрация электрических потенциалов становится все более универсальным методом изучения физиологических функций. Эта универсальность определяется тем, что генерация, электрических потенциалов сопровождает любую деятельность живых тканей. Отражая их функциональное, состояние и динамику распространения волны возбуждения, электрические показатели позволяют проникнуть в интимные процессы осуществления физиологических функций и следить за их течением. Методы регистрации электрических потенциалов оказываются практически единственным и потому незаменимым средством прямого наблюдения за быстрыми изменениями состояния отдельных нервных клеток, проведением импульсов по нервам, возбуждением нервных центров и т.п., поэтому в физиологии нервной системы эти методы занимают особое место.

К достоинствам метода регистрации, электрических потенциалов относится возможность получить информацию о функционировании исследуемого органа, без какого бы то ни было вмешательства и нарушения его деятельности. Таким же образом можно судить о работе ряда органов тела человека, к которым нет прямого доступа, что широко используют в медицине.

Медицинское использование методов физиологического исследования для целей диагностики заболеваний обусловило

разработку и массовый выпуск промышленностью специализированной аппаратуры для регистрации электрической активности сердца (электрокардиографы), мышц (электромиографы), мозга (электроэнцефалографы), желудка (электрогастрографы) и т.д.

Моделирование приобрело значение метода исследования физиологических функций в связи с развитием кибернетики. В широком смысле слова моделью функции можно назвать и построенную на логических основаниях умозрительную гипотезу о ее механизме, и математическое выражение найденных закономерностей ее протекания, и конструкцию макета, воспроизводящего некоторые проявления моделируемой функции в своих действиях. В отличие от качественного описания математическая модель требует для своего построения знания количественных характеристик закономерностей моделируемых функций. Такая формализация служит основой и для конструирования физической модели. Однако в моделях воспроизводятся лишь некоторые искусственно выделенные среди остальных свойства прототипа, а не весь он в своем многообразии свойств, поэтому моделирование неизбежно связано с некоторым упрощением задачи исследования сложной функции и при этом нуждается в четком определении граничных условий применимости модели.

Кроме перечисленных четырех групп методов применяются также методы изолированных органов, морфологические, биохимические и др.

Острые и хронические эксперименты. Исследование физиологических функций может иметь *аналитическое направление*, когда ставятся задачи выяснения интимных механизмов реализации данной функции безотносительно к ее взаимодействию с другими функциями и участию в целостной деятельности организма. Другое, *синтетическое направление* исследований определяется задачами изучения функций в связи с их участием в формировании состояния организма и приспособительного поведения при меняющихся условиях среды. При решении задач аналитического направления используют методы, позволяющие выделить и наблюдать в «чистом виде» исследуемую функцию, максимально устранив внешние для нее влияния, что достигается обездвиживанием животного, действием различных видов наркоза, вскрытием и изолированием органов. Так как при этом трудно соблюдать правила асептики, то после опыта жизнь животного заканчивается, и в этом случае говорят об *острых экспериментах*. При решении исследовательских задач синтетического направления, наоборот, всячески сохраняют все связи изучаемого

органа с организмом, опыты ставят в условиях, наиболее приближенных к естественным. Такие исследования проводят на необездвиженных, подготовленных соответствующим образом животных, часто в условиях свободного поведения; эти опыты называют *хроническими экспериментами*.

Необходимое для острых опытов *обездвиживание* подопытных животных может достигаться разными способами. Например, *механическое ограничение движений* осуществляют закреплением в пружинных держателях, фиксации при помощи головодержателей и привязывания конечностей. *Торможение реакций* вызывают, например, перетягиванием живота кролика полотенцем, накладыванием закрутки на верхнюю губу лошади и т.д. Обездвиживание путем *разрушения центральной нервной системы* широко применяют у лягушек. При острых опытах наиболее часто используют *наркоз*, который не только обездвиживает животное, но и исключает сложные рефлекторные регуляции, упрощая условия аналитического изучения функции. При изучении механизмов центральной нервной деятельности используют *миорелаксанты*, которые вызывают обездвиживание не исключением деятельности мозга, а прерыванием периферического звена управления скелетной мускулатурой.

В течение острого эксперимента организм подопытного животного теряет возможность сам поддерживать нормальное функциональное состояние своих систем и органов, которые лишаются регулирующих влияний и после обнажения подвергаются множеству вредных внешних воздействий, таких, как охлаждение, высыхание и т.п. Поэтому кроме специальной аппаратуры для регистрации параметров изучаемой функции в оборудование острых опытов входят вспомогательные устройства, обеспечивающие поддержание нормальной температуры, достаточного кровоснабжения, увлажнение открытой поверхности и т.д.

Для проведения хронических экспериментов подопытных животных в большинстве случаев предварительно подвергают оперативно-хирургической подготовке. Классическим образцом такого способа экспериментирования служат работы И.П. Павлова (1897) по исследованию функций пищеварительных желез с помощью фистульных методик. Операции выведения наружу протоков слюнных и поджелудочной желез, образования малого желудка с сохраненной иннервацией дали возможность хронического изучения их работы в естественных условиях на фоне приспособительных реакций организма.

Особые требования предъявляются к методам *исследования физиологических функций человека*. Прежде всего, эти методы не должны причинять человеку какой-либо вред и допустимы лишь при полной гарантии безопасности их применения. Кроме того, следует учитывать влияние обстановки эксперимента и отношение к нему испытуемого.

1.3. Основные разделы физиологии

Физиология человека и животных развивалась в разных направлениях. При этом некоторые из них приобрели самостоятельное значение и даже выделились в новые дисциплины.

1. *Общая физиология* изучает физиологические функции, свойственные всем живым существам. Она рассматривает общие термодинамические закономерности обмена веществ и энергии, лежащие в основе существования живого, природу, и эволюцию форм раздражимости, проблемы роста, старения и смерти, отношения организма и окружающей среды и другие общие проявления жизнедеятельности.

2. *Частная физиология* сосредоточивает внимание на изучении отдельных функций, например кровообращения, дыхания, пищеварения, сенсорных и моторных систем, нервной деятельности и др.

3. *Эволюционная и экологическая физиология* специально рассматривает естественную историю возникновения и преобразования функций в процессе эволюции мира животных и их приспособительные изменения в связи с условиями жизни. Наряду с *эволюцией функций* при этом изучаются вопросы *функциональной эволюции*, представляющей значительный интерес для эволюционной теории, а сопоставление функций животных разных видов в их современном состоянии является предметом *сравнительной физиологии*. Намечаются некоторые основания для предположений о физиологических функциях вымерших животных, которые могли бы составить предмет *палеофизиологии*.

4. *Физиология человека* охватывает широкий круг вопросов жизни, здоровья, труда и быта человека. *Медицинская физиология* вооружает врача тонкими методами функциональной диагностики и средствами контроля за состоянием больного, помогает понять сущность заболевания и выбрать средства лечения. Широкое распространение получают системы интенсивного наблюдения и автоматического контроля за функциями больного человека, управления глубиной

наркоза при операциях, работой аппаратов искусственного дыхания и кровообращения. Разрабатывают все более совершенные биоуправляемые протезы рук, вживляемые в грудную клетку кардиостимуляторы, «радиопилюли», информирующие о состоянии пищеварительного тракта.

Возрастная физиология исследует в первую очередь особенности физиологических функций у детей и подростков. Эти сведения помогают в решении практических вопросов *педагогике*, обучения школьников, рациональной организации их занятий и распорядка дня. Изучение физиологических особенностей организма подростка дает основания для выработки правил, регламентирующих условия его труда. Изменения физиологических функций у пожилых людей являются предметом исследования *геронтологии* и связанной с ней *герiatrics*, ставящих задачу изучить природу старения и продлить деятельную жизнь человека.

Физиология труда и спорта имеет дело с выработкой навыков быстрой ориентации, принятия оптимальных решений и выполнения комплексов точных движений. Если раньше *физиология труда* основное внимание уделяла задаче экономизации трат энергии при физической работе, то в наше время автоматизации основных производственных процессов она переносит центр тяжести исследований на проблему «человека-оператора», управляющего сложной техникой.

Спортивная физиология изучает резервы организма, позволяющие спортсмену достичь максимального напряжения своих функциональных возможностей.

Физиология питания дает научные основания для разработки пищевых рационов в разных условиях жизни человека.

Физиологией в экстремальных условиях можно назвать изучение приспособительных перестроек функций организма человека в чрезвычайных обстоятельствах искусственной или естественной среды. Так, *авиационная* и *космическая* физиология имеет дело с такими экстремальными факторами, как перегрузки, ускорения, действие невесомости и психологические стрессы. В этих условиях человек должен управлять разнообразной техникой, образуя с ней сложные биотехнические системы (В.М. Ахутин, 1980). *Физиология человека в подводной среде* особое внимание уделяет обеспечению нормальных условий жизни подводника и предупреждению так называемой кессонной болезни водолаза при декомпрессии. *Физиология человека в особых климато-географических условиях* рассматривает физиологические механизмы приспособления человека

к жизни в Арктике и Антарктике, высокогорных районах, безводных пустынях и влажных тропиках. Эти вопросы, как и проблемы адаптации мигрирующего населения к новым условиям обитания, входят в круг интересов уже упомянутого направления экологической физиологии.

5. *Физиология сельскохозяйственных животных* сосредоточивает свое внимание на функциях организма, определяющих хозяйственную продуктивность животного. Изучение механизмов естественной регуляции этих функций ведется с целью направленного воздействия на них в интересах сельскохозяйственного производства.

6. *Бионическая физиология* – это один из результатов связи физиологии с кибернетикой, положивший начало созданию бионических систем, воспроизводящих некоторые свойства физиологических функций. Автоматизация процессов управления как ведущее требование научно-технического прогресса направляет развитие бионики прежде всего в сторону разработки информационно-управляющих систем, способных имитировать деятельность мозга. *Робототехника* нуждается в знании физиологии органов чувств, нервной и скелетно-мышечной систем для воспроизведения их функций в действиях робота. «Интеллектуальные» роботы снабжены соответствующими датчиками, устройствами для обработки информации, моторными устройствами и системами управления на ЭВМ и на сетях из нейроноподобных элементов. *Биотехнические системы*, как показывает их название, включают в процессы обработки информации и управления как технические устройства, так и человека. При этом возникает задача согласования возможностей и свойств их деятельности. Необходимость в таких системах существует в промышленности, экономике, на транспорте, в медицине и многих других сферах народного, хозяйства.

ГЛАВА 2. КЛЕТКИ. ТКНИ. ОРГАНИЗМ КАК ЕДИНОЕ ЦЕЛОЕ

2.1. Клетки

Клетка – это структурно-функциональная единица живого организма, способная к делению и обмену с окружающей средой. Она осуществляет передачу генетической информации путем самовоспроизведения.

Клетки очень разнообразны по строению, функции, форме, размерам (рис. 2.1). Последние колеблются от 5 до 200 мкм. Самыми

крупными в организме человека являются яйцеклетка и нервная клетка, а самыми маленькими – лимфоциты крови. По форме клетки бывают шаровидные, веретеновидные, плоские, кубические, призматические и др. Некоторые клетки вместе с отростками достигают длины до 1,5 м и более (например, нейроны).

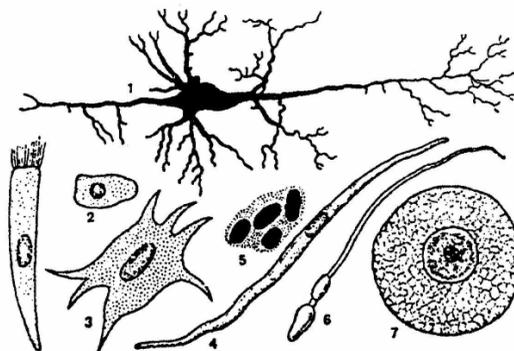


Рис. 2.1. Формы клеток:

1 – нервная; 2 – эпителиальная; 3 – соединительнотканная; 4 – гладкая мышечная; 5 – эритроцит; 6 – сперматозоид; 7 – яйцеклетка

Каждая клетка имеет сложное строение и представляет собой систему биополимеров, содержит ядро, цитоплазму и находящиеся в ней органеллы (рис. 2.2). От внешней среды клетка отграничивается клеточной оболочкой – *плазмалеммой* (толщина 9–10 нм), которая осуществляет транспорт необходимых веществ в клетку, и наоборот, взаимодействует с соседними клетками и межклеточным веществом. Внутри клетки находится *ядро*, в котором происходит синтез белка, оно хранит генетическую информацию в виде ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота). Ядро может иметь округлую или овальную форму, но в плоских клетках оно несколько сплющенное, а в лейкоцитах палочковидное или бобовидное. В эритроцитах и тромбоцитах оно отсутствует. Сверху ядро покрыто ядерной оболочкой, которая представлена внешней и внутренней мембраной. В ядре находится *нуклеоплазма*, которая представляет собой гелеобразное вещество и содержит хроматин и ядрышко.

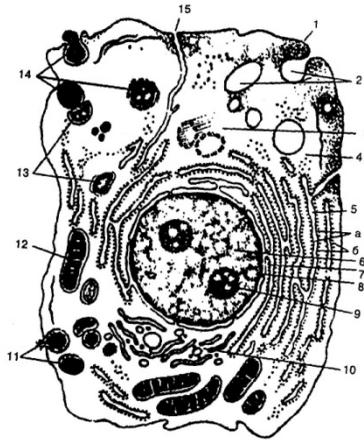


Рис. 2.2. Схема ультрамикроскопического строения клетки
(по М.Р. Сапину, Г.Л. Билич, 1989):

1 – цитолемма (плазматическая мембрана); 2 – пиноцитозные пузырьки; 3 – центросома (клеточный центр, цитоцентр); 4 – гиалоплазма; 5 – эндоплазматическая сеть (а – мембраны эндоплазматической сети, б – рибосомы); 6 – ядро; 7 – связь перинуклеарного пространства с полостями эндоплазматической сети; 8 – ядерные поры; 9 – ядрышко; 10 – внутриклеточный сетчатый аппарат (комплекс Гольджи); 11 – секреторные вакуоли; 12 – митохондрии; 13 – лизосомы; 14 – три последовательные стадии фагоцитоза; 15 – связь клеточной оболочки (цитолеммы) с мембранами эндоплазматической сети

Ядро окружает *цитоплазма*, в состав которой входят гиалоплазма, органеллы и включения.

Гиалоплазма – это основное вещество цитоплазмы, она участвует в обменных процессах клетки, содержит белки, полисахариды, нуклеиновую кислоту и др.

Постоянные части клетки, которые имеют определенную структуру и выполняют биохимические функции, называются *органеллами*. К ним относятся клеточный центр, митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматическая (цитоплазматическая) сеть.

Клеточный центр обычно находится около ядра или комплекса Гольджи, состоит из двух плотных образований – центриолей, которые входят в состав веретена движущейся клетки и образуют реснички и жгутики.

Митохондрии имеют форму зерен, нитей, палочек, формируются из двух мембран – внутренней и внешней. Длина митохондрии колеблется от 1 до 15 мкм, диаметр – от 0,2 до 1,0 мкм. Внутренняя мембрана образует складки (кристы), в которых располагаются

ферменты. В митохондриях происходят расщепление глюкозы, аминокислот, окислении жирных кислот, образование АТФ (аденозинтрифосфорная кислота) – основного энергетического материала.

Комплекс Гольджи (внутриклеточный сетчатый аппарат) имеет вид пузырьков, пластинок, трубочек, расположенных вокруг ядра. Его функция состоит в транспорте веществ, химической их обработке и выведении за пределы клетки продуктов ее жизнедеятельности.

Эндоплазматическая (цитоплазматическая) сеть формируется из агранулярной (гладкой) и гранулярной (зернистой) сети. Агранулярная эндоплазматическая сеть образуется преимущественно мелкими цистернами и трубочками диаметром 50–100 нм, которые участвуют в обмене липидов и полисахаридов. Гранулярная эндоплазматическая сеть состоит из пластинок, трубочек, цистерн, к стенкам которых прилегают мелкие образования – рибосомы, синтезирующие белки.

Цитоплазма также имеет постоянные скопления отдельных веществ, которые называются включениями цитоплазмы и имеют белковую, жировую и пигментную природу.

Клетка как часть многоклеточного организма выполняет основные функции: усвоение поступающих веществ и расщепление их с образованием энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности организма. Клетки обладают также раздражимостью (двигательные реакции) и способны размножаться делением. Деление клеток бывает непрямым (митоз) и редукционным (мейоз).

Митоз – самая распространенная форма клеточного деления. Он состоит из нескольких этапов – профазы, метафазы, анафазы и телофазы. Простое (или прямое) деление клеток – *амитоз* – встречается редко, в тех случаях, когда клетка делится на равные или неравные части. *Мейоз* – форма ядерного деления, при котором количество хромосом в оплодотворенной клетке уменьшается вдвое и наблюдается перестройка генного аппарата клетки. Период от одного деления клетки к другому называется ее жизненным циклом.

2.2. Ткани

Клетка входит в состав ткани, из которой состоит организм человека и животных.

Ткань – это система клеток и внеклеточных структур, объединенных единством происхождения, строения и функций.

В результате взаимодействия организма с внешней средой, которое сложилось в процессе эволюции, появились четыре вида тканей с определенными функциональными особенностями: эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная.

Каждый орган состоит из различных тканей, которые тесно связаны между собой. Например, желудок, кишечник, другие органы состоят из эпителиальной, соединительной, гладкомышечной и нервной тканей.

Таким образом, различные ткани, входящие в состав того или иного органа, обеспечивают выполнение главной функции данного органа.

Эпителиальная ткань. *Эпителиальная ткань (эпителий)* покрывает всю наружную поверхность тела человека и животных, выстилает слизистые оболочки полых внутренних органов (желудок, кишечник, мочевыводящие пути, плевру, перикард, брюшину) и входит в состав желез внутренней секреции. Выделяют *покровный (поверхностный)* и *секреторный (железистый)* эпителий. Эпителиальная ткань участвует в обмене веществ между организмом и внешней средой, выполняет защитную функцию (эпителий кожи), функции секреции, всасывания (эпителий кишечника), выделения (эпителий почек), газообмена (эпителий легких), имеет большую регенеративную способность.

В зависимости от количества клеточных слоев и формы отдельных клеток различают эпителий *многослойный* – ороговевающий и неороговевающий, *переходный* и *однослойный* – простой столбчатый, простой кубический (плоский), простой сквамозный (мезотелий) (рис. 2.3).

В *плоском эпителии* клетки тонкие, уплотненные, содержат мало цитоплазмы, дисковидное ядро находится в центре, край его неровный. Плоский эпителий выстилает альвеолы легких, стенки капилляров, сосудов, полостей сердца, где благодаря своей тонкости осуществляет диффузию различных веществ, снижает трение текущих жидкостей.

Кубический эпителий выстилает протоки многих желез, а также образует канальцы почек, выполняет секреторную функцию.

Цилиндрический эпителий состоит из высоких и узких клеток. Он выстилает желудок, кишечник, желчный пузырь, почечные канальцы, а также входит в состав щитовидной железы.

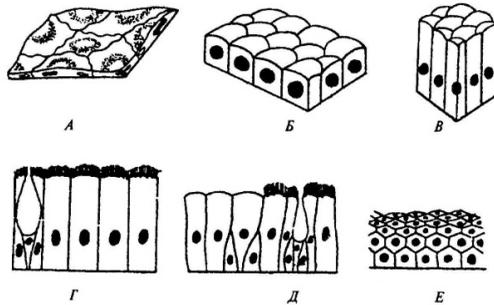


Рис. 2.3. Различные виды эпителия:

A – однослойный плоский; *B* – однослойный кубический; *B* – цилиндрический;
Г – однослойный реснитчатый; *Д* – многорядный; *Е* – многослойный ороговевающий

Клетки *реснитчатого эпителия* обычно имеют форму цилиндра, с множеством на свободных поверхностях ресничек; выстилает яйцеводы, желудочки головного мозга, спинномозговой канал и дыхательные пути, где обеспечивает транспорт различных веществ.

Многорядный эпителий выстилает мочевыводящие пути, трахею, дыхательные пути и входит в состав слизистой оболочки обонятельных полостей.

Многослойный эпителий состоит из нескольких слоев клеток. Он выстилает наружную поверхность кожи, слизистую оболочку пищевода, внутреннюю поверхность щек, влагалище.

Переходный эпителий находится в тех органах, которые подвергаются сильному растяжению (мочевой пузырь, мочеточник, почечная лоханка). Толщина переходного эпителия препятствует попаданию мочи в окружающие ткани.

Железистый эпителий составляет основную массу тех, желез, у которых эпителиальные клетки участвуют в образовании и выделении необходимых организму веществ.

Существуют два типа секреторных клеток – экзокринные и эндокринные. *Экзокринные клетки* выделяют секрет на свободную поверхность эпителия и через протоки в полость (желудка, кишечника, дыхательных путей и др.). *Эндокринными* называют железы, секрет (гормон) которых выделяется непосредственно в кровь или лимфу (гипофиз, щитовидная, вилочковая железы, надпочечники).

По строению экзокринные железы могут быть трубчатыми, альвеолярными, трубчато-альвеолярными.

Соединительная ткань. По свойствам соединительная ткань объединяет значительную группу тканей: собственно соединительные

ткани (рыхлая волокнистая, плотная волокнистая – неоформленная и оформленная); ткани, которые имеют особые свойства (жировая, ретикулярная); скелетные твердые (костная и хрящевая) и жидкие (кровь, лимфа). Соединительная ткань выполняет опорную, защитную (механическую), формообразовательную, пластическую и трофическую функции. Эта ткань состоит из множества клеток и межклеточного вещества, в котором находятся разнообразные волокна (коллагеновые, эластические, ретикулярные).

Рыхлая волокнистая соединительная ткань содержит клеточные элементы (фибробласты, макрофаги, плазматические и тучные клетки и др.). В зависимости от строения и функции органа волокна по-разному ориентированы в основном веществе. Эта ткань располагается преимущественно по ходу кровеносных сосудов.

Плотная волокнистая соединительная ткань бывает оформленной и неоформленной. В оформленной плотной соединительной ткани волокна располагаются параллельно и собраны в пучок, участвуют в образовании связок, сухожилий, перепонки и фасций. Для неоформленной плотной соединительной ткани характерны переплетение, волокон и небольшое количество клеточных элементов.

Жировая ткань образуется под кожей, особенно под брюшиной и сальником, не имеет собственного основного вещества. В каждой клетке в центре располагается жировая капля, а ядро и цитоплазма – по периферии. Жировая ткань служит энергетическим депо, защищает внутренние органы от ударов, сохраняет тепло в организме.

К скелетным тканям относятся хрящ и кость. Хрящевая ткань состоит из хрящевых клеток (хондроцитов), которые, располагаются по две-три клетки, и основного вещества, находящегося в состоянии геля.

Кровь и лимфа, а также *межтканевая жидкость*, являются внутренней средой организма.

Мышечная ткань. *Мышечная ткань* – это вид ткани, которая осуществляет двигательные процессы в организме человека и животных (например, движение крови по кровеносным сосудам, передвижение пищи при пищеварении и т.д.) при помощи специальных сократительных структур – миофибрилл. Существуют два типа мышечной ткани: гладкая (неисчерченная); поперечнополосатая скелетная (исчерченная) и сердечная поперечнополосатая (исчерченная) (рис. 2.4).

Мышечная ткань обладает такими функциональными особенностями, как возбудимость, проводимость и сократимость.

Гладкая мышечная ткань состоит из веретеновидных клеток – *миоцитов* – длиной 15–500 мкм и диаметром около 8 мкм. Клетки располагаются параллельно одна другой и формируют мышечные слои. Гладкая мускулатура находится в стенках многих образований, таких как кишечник, мочевой пузырь, кровеносные сосуды, мочеточники, матка, семявыносящий проток и др. Например, в стенке кишечника есть наружный продольный и внутренний кольцевые слои, сокращение которых вызывает удлинение кишки и ее сужение. Такая скоординированная работа мышц называется *перистальтикой*, способствует перемещению содержимого кишки или ее веществ внутри полых органов.

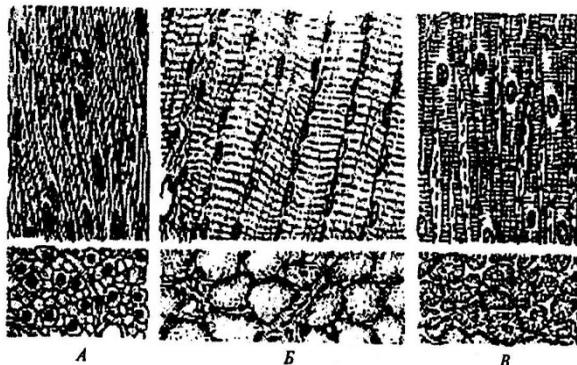


Рис. 2.4. Виды мышечной ткани:

I – продольный разрез; *II* – поперечный срез; *A* – гладкая (неисчерченная); *B* – поперечнополосатая скелетная; *B* – поперечнополосатая сердечная

Гладкая мышечная ткань сокращается постепенно и способна долго находиться в состоянии сокращения, потребляя относительно небольшое количество энергии и не уставая. Такой тип сократительной деятельности называется *тоническим*.

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань образует скелетные мышцы, которые приводят в движение кости скелета, а также входят в состав некоторых внутренних органов (язык, глотка, верхний отдел пищевода, наружный сфинктер прямой кишки). Исчерченная скелетная мышечная ткань состоит из многоядерных волокон цилиндрической формы, располагающихся параллельно одна другой, в которых чередуются темные и светлые участки (диски, полосы) и которые имеют разные светопреломляющие свойства. Длина таких волокон колеблется от 1000 до 40 000 мкм, диаметр составляет около 100 мкм. Сокращение скелетных мышц

произвольное, иннервируются они спинномозговыми и черепными нервами.

Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань есть только в сердце. Она имеет очень хорошее кровоснабжение и значительно меньше, чем обычная поперечнополосатая ткань, подвергается усталости. Структурной единицей мышечной ткани является *кардиомиоцит*. При помощи вставочных дисков кардиомиоциты формируют проводящую систему сердца. Сокращение сердечной мышцы не зависит от воли человека.

Нервная ткань. Нервная ткань является основным компонентом нервной системы, обеспечивает проведение сигналов (импульсов) в головной мозг, их проведение и синтез, устанавливает взаимосвязь организма с внешней средой, участвует в координации функции внутри организма, обеспечивает его целостность. Нервная ткань состоит из нервных клеток – *нейронов (нейроцитов)*, которые имеют особую структуру и функции, и *нейроглии*, которая выполняет трофическую, опорную, защитную и другие функции. Нервная ткань формирует центральную нервную систему (головной и спинной мозг) и периферическую – нервы (сплетения, ганглии).

Нейроны – функциональные единицы нервной системы, которые имеют множество связей. Они чувствительны к раздражению, способны передавать электрические импульсы от периферических рецепторов к органам-исполнителям (рис. 2.5). Нервные клетки отличаются по форме, размерам и разветвленности отростков. Нейроны с одним отростком называются *униполярными*, с двумя – *биполярными*, с тремя и более – *мультиполярными* (рис. 2.6).

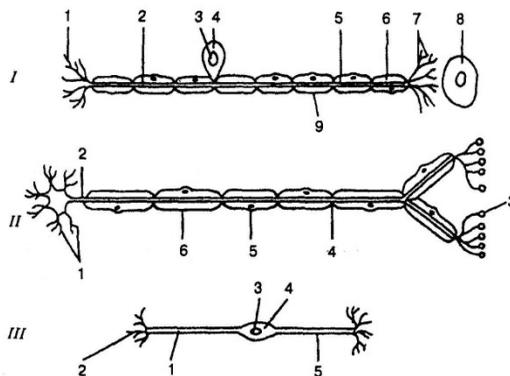


Рис. 2.5. Строение нейрона (схема):

I – сенсорный нейрон: 1 – окончания нейрона; 2 – аксон; 3 – ядро; 4 – тело клетки; 5 – дендрит; 6 – миелиновая оболочка; 7 – рецептор; 8 – орган; 9 – неврилемма; *II – двигательный нейрон:* 1 – дендриты; 2 – аксон; 3 – концевая бляшка; 4 – перехват Ранвье;

5 – ядро шванновской клетки; 6 – шванновская клетка; *III – вставочный нейрон:* 1 – аксон; 2 – дендриты; 3 – ядро; 4 – тело клетки; 5 – дендрон

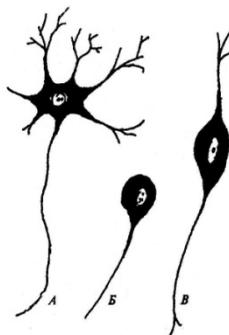


Рис. 2.6. Виды нейронов:

A – униполярный; *B* – биполярный; *B* – мультиполярный

Различают два вида отростков: дендриты и аксоны. *Дендриты* проводят возбуждение к телу нервной клетки. Они короткие и распадаются на тонкие разветвления. По *аксону* нервный импульс движется от тела нервной клетки к рабочему органу (железа, мышца) или к другой нервной клетке. Клетки нейроглии выстилают полость головного мозга, спинномозговой канал, образуют опорный аппарат центральной нервной системы, окружают тела нейронов и их отростки.

Аксоны тоньше дендритов, длина их может достигать до 1,5 м. Дистальный участок аксона распадается на множество ответвлений с мешочками на концах и соединяется с помощью контактов (синапсов) с другими нейронами или органами. В синапсах возбуждение от одной клетки к другой или к органу передается с помощью *нейромедиаторов* (ацетилхолина, норадреналина, серотонина, дофамина и др.). Объединившись в группы, отростки образуют нервные пучки. Нервные волокна могут быть *миелиновыми* (мякотными) и *безмиелиновыми* (безмякотными). В первом случае нервное волокно покрыто миелиновой оболочкой в виде муфты. Миелиновая оболочка прерывается через равные промежутки, образуя *перехваты Ранвье*. Снаружи миелиновую оболочку окружает неэластическая мембрана – неврилемма.

Безмиелиновые нервные волокна не имеют миелиновой оболочки, встречаются преимущественно во внутренних органах.

Пучки нервных волокон образуют нервы, покрытые соединительной оболочкой – *эпиневрием*. Выросты эпиневрия, направленные внутрь, называются *периневрием*, который делит нервные волокна на мелкие пучки и окружает их.

Нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами, которые называются *нервными окончаниями*. В зависимости от выполняемой функции они делятся на чувствительные (рецепторы) и двигательные (эффекторы). Чувствительные нервные окончания воспринимают раздражения из внешней и внутренней среды, превращают их в нервные импульсы и передают их другим клеткам, органам. Рецепторы, которые воспринимают раздражения из внешней среды, называются *экстерорецепторами*, а из внутренней – *интерорецепторами*. *Проприорецепторы* воспринимают раздражения в тканях тела, заложенных в мышцах связках, сухожилиях, костях и др. В зависимости от характера раздражения различают терморецепторы (воспринимают изменения температуры), механорецепторы (соприкасаются с кожей, сжимают ее), ноцицепторы (воспринимают болевые раздражения).

Двигательные нервные окончания передают нервные импульсы (возбуждение) от нервных клеток к рабочему органу. Эффекторы, которые передают импульсы к гладким, мышцам внутренних органов, сосудов и желез, построены следующим образом: концевые веточки двигательных нейронов подходят к клеткам и контактируют с ними.

Двигательные нервные окончания скелетных мышц имеют сложное строение и называются *моторными бляшками*.

Нервы, передающие импульсы в центральную нервную систему, называются *афферентными*, (*сенсорными*), а от центра – *эфферентными* (*моторными*). Афферентные и эфферентные нейроны связываются с помощью вставочных нейронов. Нервы со смешанной функцией передают импульсы, в обоих направлениях. Передача нервного импульса от одного нейрона к другому осуществляется с помощью контактов, называемых *синапсами*.

2.3. Органы и системы органов. Организм как единое целое

Соединяясь между собой, разные ткани образуют органы. *Органом* называется часть тела, которая имеет определенную форму, строение, занимает соответствующее место и выполняет специфическую функцию. В формировании любого органа принимают участие

различные ткани, но только одна из них является главной, остальные выполняют вспомогательную функцию. Например, соединительная ткань образует основу органа, эпителиальная – слизистые оболочки органов дыхания и пищеварения, мышечная – стенки полых органов (пищевод, кишечник, мочевой пузырь и др.), нервная ткань представлена в виде нервов, иннервирующих орган, нервных узлов, лежащих в стенках органов. Органы различаются по форме, размерам и положению. Кроме индивидуальных, имеются также половые и возрастные отличия.

Органы, которые схожи по своему строению, происхождению и выполняют единую функцию, называют *системой*. В организме человека выделяются следующие системы органов:

1) *пищеварительная* – объединяет органы, при помощи которых в организме переваривается пища, происходит ее усвоение;

2) *дыхательная* – включает органы дыхания, в которых происходит газообмен между кровью и окружающей ее средой;

3) *сердечно-сосудистая* – объединяет сердце и сосуды, которые обеспечивают кровообращение;

4) *мочевыводящая* – осуществляет выделение из организма образующихся продуктов метаболизма (соли, мочевины, креатинина и др.);

5) *нервная* – соединяет все органы и системы в единое целое, регулирует их деятельность;

6) *система органов чувств* – воспринимает раздражения от внешней и внутренней среды;

7) *эндокринная* – регулирует все процессы в организме при помощи специальных веществ (гормонов).

Некоторые органы объединяются по функциональному принципу в аппараты (например, опорно-двигательный, эндокринный). Иногда такие органы отличаются своими функциями, но связаны генетически (например, мочеполовой аппарат).

Совокупность систем и аппаратов органов образует целостный организм человека, в котором все составляющие его части взаимосвязаны, при этом основная роль в объединении организма принадлежит сердечно-сосудистой, нервной и эндокринной системам. Эти системы действуют согласованно, обеспечивают нейрогуморальную регуляцию функций организма. Нервная система передает сигналы в виде нервных импульсов, а эндокринная система при этом высвобождает гормональные вещества, которые переносят кровь к органам-мишеням.

Взаимодействие между клетками нервной и эндокринной систем осуществляется при помощи разных клеточных медиаторов, образованных из аминокислот (либерины, эндорфины и др.). Вырабатываемые в нервной системе в небольших концентрациях, они оказывают исключительно большое влияние на эндокринный аппарат.

Кроме совместной регуляции жизнедеятельности организма, нервная и эндокринная системы могут действовать самостоятельно.

Саморегуляция физиологических функций – основной механизм поддержания жизнедеятельности организма на относительно постоянном уровне. Относительное постоянство внутренней среды у человека поддерживается нервно-гуморальными физиологическими механизмами, регулирующими деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем, органов пищеварения, почек и потовых желез, которые обеспечивают удаление из организма продуктов обмена веществ.

Таким образом, нервная и эндокринная системы обеспечивают динамичное развитие организма и устойчивость его основных физиологических функций.

ГЛАВА 3. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

3.1. Основные функции ЦНС

Нервную систему подразделяют на периферическую и центральную. Периферическую нервную систему составляют нервные волокна и узлы. Центральную нервную систему составляют спинной и головной мозг. Основными функциями центральной нервной системы являются:

1. Объединение всех частей организма в единое целое и их регуляция;

2. Управление состоянием и поведением организма в соответствии с условиями внешней среды и его потребностями.

У человека и высших животных ведущим отделом ЦНС является кора больших полушарий. Она управляет наиболее сложными функциями в жизнедеятельности человека – психическими процессами (сознание, мышление, речь, память).

3.2. Физиология нервной клетки

Основным структурным элементом нервной системы является нервная клетка, или нейрон.

Через нейроны осуществляется передача информации от одного участка нервной системы к другому, обмен информацией между нервной системой и различными участками тела. В нейронах происходят сложнейшие процессы обработки информации. С их помощью формируются ответные реакции организма (рефлексы) на внешние и внутренние раздражения.

Нейроны подразделяются на три основных типа: афферентные, эфферентные и промежуточные.

Афферентные нейроны (чувствительные, или центростремительные) передают информацию от рецепторов в ЦНС.

Эфферентные нейроны (центробежные) связаны с передачей нисходящих влияний от вышележащих этажей нервной системы к нижележащим или из ЦНС к рабочим органам.

Промежуточные нейроны (интернейроны, или вставочные) осуществляют связь между различными нейронами.

Структурные элементы нервной клетки. Различные структурные элементы нейрона имеют свои функциональные особенности и разное физиологическое значение. Нервная клетка состоит из *тела*, или *сомы* и различных отростков (рис. 3.1). Многочисленные древовидно разветвленные отростки *дендриды* служат входами нейрона, через которые сигналы поступают в нервную клетку. Выходом нейрона является отходящий от тела клетки отросток *аксон*, который передают нервные импульсы дальше – другой нервной клетке или рабочему органу. Форма нервной клетки, длина и расположение отростков чрезвычайно разнообразны и зависят от функционального назначения нейрона.

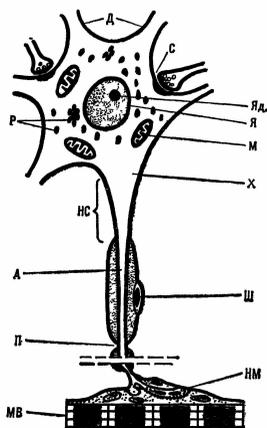


Рис. 3.1. Строение нейрона:

Я – ядро; Яд. – ядрышко; М – митохондрии; Р – отдельные рибосомы и их скопления; Д – дендриты; С – синапсы; Х – аксонный холмик; НС – начальный сегмент; А – аксон; Ш – Шванновская клетка, составляющая миелиновую оболочку аксона, и ее ядро; П – перехват Ранвье; НМ – нервно-мышечное окончание; МВ – мышечное волокно

В крупных нейронах почти $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ величины их тела составляет *ядро*. Оно содержит довольно постоянное количество дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Входящие в его состав *ядрышки* участвуют в снабжении клетки рибонуклеиновыми кислотами (РНК) и протеинами. Нервная клетка покрыта *плазматической мембраной* – полупроницаемой клеточной оболочкой, которая обеспечивает регуляцию концентрации ионов внутри клетки и ее обмен с окружающей средой. Аксоны нейронов покрыты *миелиновой оболочкой*, однако начальная часть аксона и расширение в месте его выхода из тела клетки – *аксоновый холмик* лишены такой оболочки. Мембрана этой немиелинизированной части нейрона – так называемого *начального сегмента* – обладает высокой возбудимостью.

Внутренняя часть клетки заполнена цитоплазмой, в которой расположены ядро и различные органоиды. Цитоплазму пронизывает сеть трубочек и пузырьков – *эндоплазматический ретикулум*. В цитоплазме также имеются отдельные зернышки – *рибосомы*. В специальных аппаратах нервных клеток – митохондриях совершаются окислительные процессы с образованием богатых энергетических соединений. В них происходит трансформация энергии химических связей в такую форму, которая может быть использована нервной клеткой.

Основные функции нервной клетки. Нейроны осуществляют следующие функции:

1. Рецепторная функция – восприятие внешних раздражений;
2. Интегративная функция – переработка информации, принятой от внешних раздражителей;
3. Эффекторная функция – передача нервных влияний на другие нейроны или различные рабочие органы.

Особенности осуществления этих функций позволяют разделить все нейроны центральной нервной системы на две большие группы: 1) клетки, передающие информацию на большие расстояния. Это крупные *афферентные* и *эфферентные* нейроны, имеющие на своем теле и отростках большое количество синапсов, как возбуждающих, так и тормозящих, и способные к сложным процессам переработки поступающих через них влияний; 2) клетки, обеспечивающие межнейроральные связи в пределах ограниченных нервных структур.

Это мелкие клетки, воспринимающие нервные влияния только через возбуждающие синапсы.

Возбуждающие и тормозящие синапсы. Взаимодействие нейронов между собой происходит через специальные образования – синапсы (греч. – контакт). Они образуются концевыми разветвлениями на теле одного нейрона и отростках другого нейрона. Чем больше синапсов на нервной клетке, тем больше она воспринимает различных раздражений и, следовательно, шире сфера влияний на ее деятельность и возможность участия в разнообразных реакциях организма.

В структуре синапса различают три элемента (рис. 3.2):

- 1) *пресинаптическую мембрану*, образованную утолщением мембраны конечной веточки аксона;
- 2) *синаптическую щель* между нейронами;
- 3) *постсинаптическую мембрану* – утолщение прилегающей поверхности следующего нейрона.

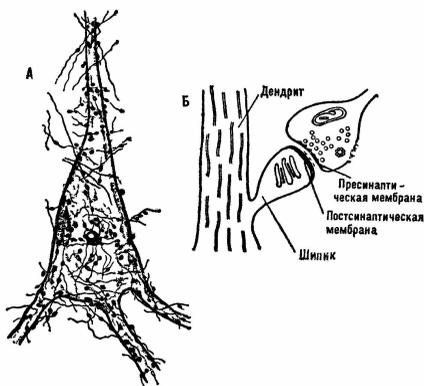


Рис. 3.2. Межнейронные синапсы:

А – синапсы на теле и отростках гигантских пирамидных клеток Беца (по М.В. Моториной); *Б* – синапс на шипике дендрита пирамидной клетки больших полушарий (по Дж. Экклсу)

В большинстве случаев передача влияния одного нейрона на другой осуществляется химическим путем. В пресинаптической части контакта имеются синаптические пузырьки, которые содержат специальные вещества – медиаторы или посредники. Ими могут быть ацетилхолин, норадреналин, некоторые аминокислоты и др. Приходящие в окончания аксона нервные импульсы вызывают

опорожнение синаптических пузырьков и выведение медиатора в синаптическую щель.

По характеру воздействия на последующую нервную клетку различают возбуждающие и тормозящие синапсы.

В возбуждающих синапсах медиаторы связываются со специфическими макромолекулами постсинаптической мембраны и вызывают ее деполаризацию. При этом регулируется небольшое и кратковременное колебание мембранного потенциала в сторону деполаризации или возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП). Для возбуждения нейрона необходимо, чтобы ВПСП достиг порогового значения, что составляет не менее 10 мВ. Действие медиатора очень кратковременно, после чего он расщепляется на неэффективные компоненты или поглощается обратно пресинаптическими окончаниями.

В тормозящих синапсах содержатся тормозные медиаторы. Их действие на постсинаптическую мембрану вызывает усиление выхода ионов калия из клетки и увеличение поляризации мембраны. При этом регистрируется кратковременное колебание мембранного потенциала в сторону гиперполяризации – тормозящий постсинаптический потенциал (ТПСП). В результате нервная клетка оказывается заторможенной. Возбудить ее сложнее, чем в исходном состоянии. Для этого потребуется более сильное раздражение, чтобы достичь критического уровня деполаризации.

Возникновение импульсного ответа нейрона. На мембране тела и дендритов нервной клетки находятся как возбуждающие, так и тормозящие синапсы. В отдельные моменты времени часть их может быть неактивной, а другая часть оказывает активное влияние на прилегающие к ним участки мембраны. Общее изменение мембранного потенциала нейрона является результатом сложного взаимодействия местных ВПСП и ТПСП всех многочисленных активных синапсов. При одновременном влиянии как возбуждающих, так и тормозящих синапсов происходит алгебраическое суммирование их эффектов. При этом возбуждение нейрона возникает лишь в том случае, если сумма возбуждающих постсинаптических потенциалов окажется больше суммы тормозящих. Это превышение должно соответствовать величине порогового значения для ВПСП. В целом, возбудимость нейрона зависит от его размеров: чем меньше клетка, тем выше ее возбудимость.

С появлением потенциала действия начинается процесс проведения нервного импульса по аксону и его передача на следующий нейрон или рабочий орган, т.е. осуществляется эффекторная функция нейрона.

Нейронный импульс является основным средством связи между нейронами.

Таким образом, передача информации в нервной системе происходит с помощью двух механизмов – электрического (ВПСП, ТПСР) и химического (медиаторы).

3.3. Нервные центры, их свойства

Понятие о нервном центре. В сложных многоклеточных организмах отдельная нервная клетка не в состоянии регулировать какие-либо функции. Все основные формы деятельности нервной системы связаны с участием в ее функциях определенных групп нервных клеток – нервных центров.

Нервным центром называют совокупность нервных клеток, необходимых для осуществления какой-либо функции. Эти центры отвечают соответствующим рефлекторным реакциям на внешнее раздражение, поступившее от связанных с ними рецепторов. Клетки нервных центров реагируют и на непосредственное их раздражение веществами, находящимися в протекающей через них крови.

Сложные реакции в целостном организме обычно связаны с участием многих нервных центров, расположенных в различных этажах центральной нервной системы.

Физиологические свойства нервных центров определяют характер ответных реакций. Эти свойства в значительной мере связаны с особенностями проведения нервных импульсов через синапсы, соединяющие различные нервные клетки.

Одностороннее проведение возбуждения. Поскольку проведение волны возбуждения от одного нейрона к другому через синапс происходит химическим путем – с помощью медиатора, а медиатор содержится лишь в пресинаптической части синапса и отсутствует в постсинаптической мембране, – проведение нервных влияний через синапс возможно только от пресинаптической мембраны к постсинаптической и невозможно в обратном направлении. В связи с этим поток нервных импульсов в рефлекторной дуге имеет определенное направление: от афферентных нейронов к вставочным и затем к эфферентным – мотонейронам и вегетативным нейронам.

Замедление проведения возбуждения. В основе проведения нервных импульсов по цепочке нейронов лежат два механизма: электрический и химический. Первый осуществляется с большой скоростью (до 100–140 м/с), второй – в тысячу раз медленнее. Замедление связано с затратой времени на процессы, происходящие от

момента прихода пресинаптического импульса в синапс до появления в постсинаптической мембране возбуждающих или тормозящих потенциалов. Этот интервал называется синаптической задержкой и составляет от 0,3 до 10 мс. Весь процесс передачи нервного импульса через один синапс занимает примерно 1,5 мс. При утомлении, охлаждении и ряде других воздействий длительность синаптической задержки возрастает. Если для осуществления какой-либо реакции требуется участие большого числа нейронов, то суммарная величина задержки проведения по нервным центрам – так называемое центральное время проведения – может составлять десятые доли секунды и даже целые секунды. Поскольку проведение импульсов по нервным волокнам от периферических рецепторов в нервные центры и от нервных центров к исполнительным органам занимает сравнительно небольшое время, общее время от момента нанесения внешнего раздражения до появления ответной реакции организма (латентный период рефлекса) определяется центральным временем проведения.

Суммация. В ответ на одиночную афферентную волну, идущую от мышц к мотонейронам, в пресинаптической части синапса освобождается 1 квант медиатора. При этом в пресинаптической мембране мотонейрона обычно возникает ВПСП подпороговой величины 0,1–0,2 мВ, недостаточный для вызова ответной реакции клетки. Чтобы величина ВПСП достигла порогового значения, требуется суммация на мембране клетки многих подпороговых ВПСП.

Различают пространственную и временную суммацию. Пространственная суммация наблюдается в случае одновременного поступления нескольких импульсов в один и тот же нейрон по разным пресинаптическим нейронам. Временная суммация происходит при активации одного и того же афферентного пути серией последовательных раздражений. Если интервала между поступающими импульсами достаточно коротки и ВПСП мотонейрона от предыдущего раздражения не успевают затухать, то последующие ВПСП накладываются друг на друга, пока деполяризация мембраны не достигнет порогового значения для возникновения потенциала действия.

Фоновая активность. Многие нервные клетки обладают способностью к постоянной импульсной активности. Их мембранный потенциал периодически колеблется, то увеличиваясь, то уменьшаясь. Каждый раз, когда его увеличение превышает критический уровень деполяризации, возникает импульсный разряд. Такая автоматическая деятельность называется фоновой активностью нейрона. Ее могут

вызывать случайные импульсы, циркулирующие в нервной системе, но она может проявляться и при отсутствии приходящих к нейрону раздражений – в результате изменений ионных и обменных процессов, колебаний температуры и других причин. В последнем случае ее называют спонтанной.

Фоновая активность играет важную роль в деятельности целого организма:

1. Импульсы, приходящие по афферентным путям, легче возбуждают клетки со спонтанной активностью, чем бездеятельные. Это облегчает протекание многих рефлекторных реакций.

2. Клетки, обладающие постоянным ритмом фоновой активности, могут иметь значение водителя ритма, т.е. задавать ритм другим клеткам.

3. Некоторые клетки – водители ритма выполняют роль счетчиков времени в центральной нервной системе.

Вызванная активность. Импульсные разряды нейрона, возникающие в ответ на внешнее раздражение, называются вызванной активностью. Ответ нервной клетки может возникать в форме одиночного потенциала действий, серии импульсов с затухающей частотой, а так же в виде пачек импульсов, появляющихся через определенные интервалы.

Усвоение и трансформация ритма. При ритмических раздражениях вызванная активность нейрона может настроиться на ритм приходящих импульсов. Эта настройка на заданный извне ритм имеет большое значение для организации взаимодействия между различными нервными центрами и различными этажами нервной системы.

Активность нейрона может перестраиваться как на более высокий, так и более низкий ритм. В результате такой способности многие нервные клетки получают возможность синхронизироваться, т.е. работать сообща.

В процессе ритмического раздражения рефлекторной дуги нервные центры способны усвоить ритм активности, превышающий их первоначальную лабильность.

Очень часто вызванная активность нейрона не соответствует ритму приходящей к данной клетки импульсации. Нервные клетки обладают свойством изменять частоту передающих импульсов, т.е. свойством трансформации ритма.

Следовые процессы. После окончания действия раздражителя активное состояние нервной клетки или нервного центра обычно продолжается еще некоторое время. Длительность следовых процессов различна. Различают явные и скрытые следовые процессы. В явной

форме сохраняются лишь кратковременные следовые процессы или последствия. Они могут быть одноименными или контрастными.

Сложнее по природе скрытые следы, характеризующиеся отсутствием импульсации в нервных центрах. Предполагают, что длительное сохранение в нервной клетке скрытых следов со всеми характерными свойствами раздражителя основано на изменении структуры составляющих клетку белков.

3.4. Основные рефлекторные центры нервной системы

В ЦНС различают сегментные и надсегментные отделы нервной системы. К сегментным отделам относятся спинной, продолговатый и средний мозг, участки которых регулируют функции отдельных частей тела, лежащих на том же уровне. Надсегментные отделы – промежуточный мозг, мозжечок и кора больших полушарий не имеют непосредственных связей с органами тела, а управляют их деятельностью через нижележащие сегментные отделы.

Основные отделы головного мозга приведены на рис. 3.3.

Спинной мозг. Спинной мозг является низшим и наиболее древним отделом ЦНС. В составе серого вещества спинного мозга человека насчитывают около 13,5 млн. нервных клеток. Из них основную массу (97 %) представляют промежуточные клетки (вставочные или интернейроны), которые обеспечивают сложные процессы координации внутри спинного мозга. Среди мотонейронов спинного мозга выделяют крупные альфа-мотонейроны и мелкие – гамма-мотонейроны.

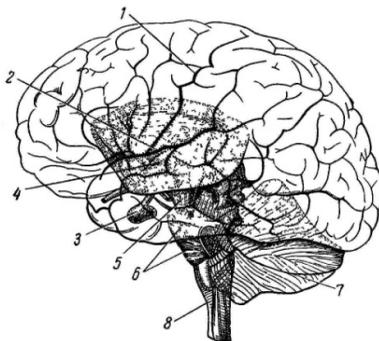


Рис. 3.3. Головной мозг человека

1 – центральная борозда; 2 – боковая борозда; 3 – гипофиз; 4 – промежуточный мозг;
5 – средний мозг; 6 – мост; 7 – мозжечок; 8 – продолговатый мозг

Мотонейроны спинного мозга иннервируют все скелетные мышцы (за исключением мышц лица). Спинной мозг осуществляет элементарные двигательные рефлексы – сгибательные и разгибательные, ритмические, шагательные, возникающие при раздражении кожи или проприорецепторов мышц и сухожилий, а также посылает постоянную импульсацию к мышцам, поддерживая мышечный тонус. Специальные мотонейроны иннервируют дыхательную мускулатуру – межреберные мышцы и диафрагму и обеспечивают дыхательные движения. Вегетативные нейроны иннервируют все внутренние органы (сердце, сосуды, потовые железы, железы внутренней секреции, пищеварительный тракт, мочеполовую систему).

Проводниковая функция спинного мозга связана с передачей в вышележащие отделы нервной системы получаемого с периферии потока информации и с проведением импульсов, идущих из головного мозга в спинной.

Продолговатый и варолиев мост. Продолговатый и варолиев мост (в целом – задний мозг) являются частью ствола мозга. Здесь находится большая группа черепномозговых нервов иннервирующих кожу, слизистые оболочки, мускулатуру головы и ряд внутренних органов (сердце, печень, легкие). Тут же находятся центры многих пищеварительных рефлексов – жевания, глотания, движений желудка и части кишечника, выделения пищеварительных соков, а также центры некоторых защитных рефлексов (чихания, кашля, мигания, слезоотделения, рвоты) и центры водно-солевого и сахарного обмена. В продолговатом мозге находится жизненно важный дыхательный центр, состоящий из центров вдоха и выдоха. Его составляют мелкие клетки, посылающие импульсы к дыхательным мышцам через мотонейроны спинного мозга.

В непосредственной близости расположен сердечно-сосудистый центр. Его крупные клетки регулируют деятельность сердца и просвет сосудов. Переплетение клеток дыхательного и сердечно-сосудистого центров обеспечивает их тесное взаимодействие.

Продолговатый мозг играет важную роль в осуществлении двигательных актов и в регуляции тонуса скелетных мышц, повышая тонус мышц разгибателей. Он принимает участие, в частности, в осуществлении установочных рефлексов позы. Через продолговатый мозг проходят восходящие пути слуховой, вестибулярной, проприоцептивной и тактильной чувствительности.

Средний мозг. В состав среднего мозга входят четверохолмия, черная субстанция и красные ядра. В передних буграх четверохолмия

находятся зрительные подкорковые центры, а в задних – слуховые. Средний мозг участвует в регуляции движений глаз, осуществляет зрачковый рефлекс (расширение зрачков в темноте и сужение их на свету).

Четверохолмия выполняют ряд реакций, являющихся компонентами ориентировочного рефлекса. В ответ на внезапное раздражение происходит поворот головы и глаз в сторону раздражителя. Этот рефлекс необходим для подготовки организма к своевременной реакции на любое новое воздействие.

Черная субстанция среднего мозга имеет отношение к рефлексам жевания и глотания, участвует в регуляции тонуса мышц (особенно при выполнении мелких движений пальцами рук).

Красное ядро среднего мозга выполняет моторные функции – регулирует тонус сердечных мышц, вызывая усиление тонуса мышщ-сгибателей. Средний мозг принимает участие в ряде установочных рефлексов поддержания позы.

Промежуточный мозг. В состав промежуточного мозга входят таламус (зрительные бугры) и гипоталамус (подбугорье).

Ядра таламуса делятся на специфические и неспецифические.

К специфическим относятся переключательные ядра и ассоциативные. Через переключательные ядра таламуса передаются афферентные влияния от всех рецепторов тела. Это так называемые специфические восходящие пути. Особенно большое представительство в таламусе имеют эфферентные влияния, поступающие от рецепторов лица и пальцев рук. От таламических нейронов начинается путь к соответствующим воспринимающим областям коры – слуховым, зрительным и др. ассоциативные ядра получают импульсы от переключателей ядер и обеспечивают их взаимодействие на уровне таламуса. Импульсы от ассоциативных ядер таламуса поступают ассоциативные области коры больших полушарий.

Неспецифические ядра таламуса оказывают активирующее и тормозящее влияние на кору.

Таламус играет важнейшую роль в жизнедеятельности организма. С непосредственным участием таламуса происходит формирование эмоций человека. Ему принадлежит большая роль в возникновении ощущений, в частности ощущения боли.

Подбугровая область расположена под зрительными буграми и имеет тесные нервные и сосудистые связи с прилежащей железой внутренней секреции – гипофизом. Здесь расположены важные вегетативные нервные центры, регулирующие обмен веществ в

организме, обеспечивающие поддержание постоянства температуры и другие вегетативные функции.

Промежуточный мозг играет важную роль в двигательной деятельности, особенно при формировании новых двигательных актов и выработке двигательных навыков.

Подкорковые узлы. Подкорковыми узлами называют группу ядер серого вещества, расположенных непосредственно под полушариями большого мозга. К ним относятся парные образования: хвостатое тело и скорлупа, составляющие вместе полосатое тело (стриатум), и бледное ядро (паллидум).

Представляя собой высший отдел мозгового ствола, подкорковые узлы объединяют деятельность нижележащих образований, регулируя мышечный тонус и обеспечивая необходимое положение тела во время во время физической работы. Бледное ядро выполняет моторную функцию.

Полосатое тело оказывает на двигательную деятельность тормозящее, регулирующее влияние, угнетая функцию бледного ядра. При заболеваниях полосатого тела возникают произвольные беспорядочные сокращения мышц.

Мозжечок. Это – надсегментное образование, не имеющее непосредственной связи с исполнительным аппаратом. Он состоит из двух полушарий и червя, находящегося между ними.

Мозжечок получает импульсы от кожи, мышц и сухожилий через спинно-мозжечковые пути и через ядра продолговатого мозга.

Мозжечок участвует в регуляции двигательной деятельности. Электрические раздражения поверхности мозжечка вызывают движения глаз, головы и конечностей. Он регулирует изменение и перераспределение тонуса скелетных мышц, что необходимо для организации нормальной позы и двигательных актов. Мозжечок также оказывает влияние на некоторые вегетативные функции, например желудочно-кишечного тракта, на уровень кровяного давления, на состав крови.

3.5. Вегетативная нервная система

Регуляция деятельности внутренних органов осуществляется нервной системой через специальный ее отдел – вегетативную нервную систему.

Особенности строения вегетативной нервной системы. Все функции организма можно разделить на соматические, или анимальные (животные), связанные с деятельностью скелетных мышц,

– организация позы и перемещение в пространстве, и вегетативные (растительные), связанные с деятельностью внутренних органов, – процессы дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения, обмена веществ, роста и размножения. Деление это условно, так как вегетативные процессы присущи также и двигательному аппарату; двигательная деятельность неразрывно связана с изменением дыхания, кровообращения и др.

Совокупность эфферентных нервных клеток спинного и головного мозга, а также клеток особых узлов (ганглиев), иннервирующих внутренние органы, называют вегетативной нервной системой. Следовательно, эта система представляет собой эфферентный отдел нервной системы, через который центральная нервная система управляет деятельностью внутренних органов.

Характерной особенностью эфферентных путей, входящих в рефлекторные дуги вегетативных рефлексов, является их двухнейронное строение. От тела первого эфферентного нейрона, который находится в центральной нервной системе, отходит длинный аксон, образующий предузловое волокно.

В вегетативных ганглиях – скоплениях клеточных тел вне центральной нервной системы – возбуждение переключается на второй эфферентный нейрон, от которого отходит послеузловое волокно к иннервируемому органу (рис. 3.4).

Вегетативная нервная система подразделяется на два отдела – симпатический и парасимпатический. Эфферентные пути симпатической нервной системы начинаются в грудном и поясничном отделах спинного мозга от нейронов его боковых рогов. Передача возбуждения с предузловых симпатических волокон на послеузловые происходит в ганглиях пограничных симпатических стволов с участием медиатора ацетилхолина, а передача возбуждения с послеузловых волокон на иннервируемые органы – с участием медиатора норадреналина, или симпатина. Эфферентные пути парасимпатической нервной системы начинаются в головном мозгу от некоторых ядер среднего и продолговатого мозга и от нейронов крестцового отдела спинного мозга. Парасимпатические ганглии расположены в непосредственной близости от иннервируемых органов или внутри их. Проведение возбуждения в синапсах парасимпатического пути происходит с участием медиатора ацетилхолина.

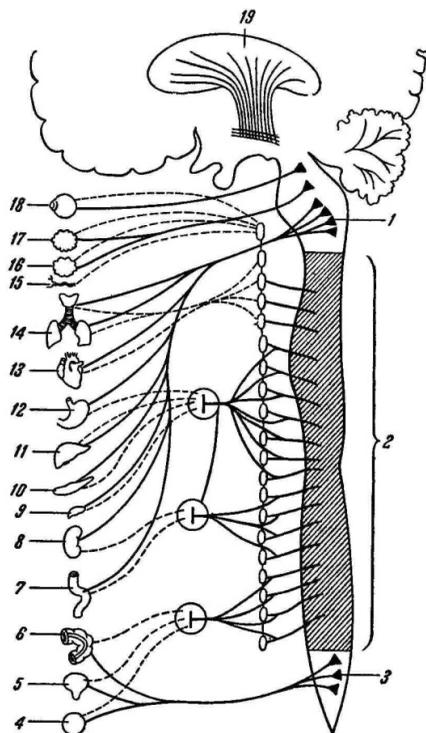


Рис. 3.4. Общая схема вегетативной нервной системы

Пунктиром обозначены постганглионарные волокна симпатической системы, идущие к органам; непрерывной линией – волокна преганглионарные волокна симпатической системы. Область центров симпатической системы в спинном мозгу заштрихована.

1 – центры парасимпатической системы в головном мозгу (краниальный отдел); 2 – центры симпатической нервной системы; 3 – центры парасимпатической системы в нижнем отделе спинного мозга (крестцовый отдел); 4 – половые органы; 5 – мочевой пузырь; 6 – толстая кишка; 7 – тонкая кишка; 8 – почка; 9 – надпочечник; 10 – поджелудочная железа; 11 – печень; 12 – желудок; 13 – сердце; 14 – легкое; 15 – сосуды головы; 16 и 17 – слюнные железы; 18 – глаз; 19 – полосатое тело

Роль вегетативной нервной системы в организме. Вегетативная нервная система, регулируя деятельность внутренних органов, повышая обмен веществ скелетных мышц, улучшая их кровоснабжение, повышая функциональное состояние нервных центров и т.д., способствует осуществлению функций соматической и нервной системы, которая обеспечивает активную приспособительную деятельность организма во внешней среде. Передача внешних влияний в соматической нервной системе осуществляется с большой скоростью

(50–140 м/сек). Соматические воздействия на отдельные части двигательного аппарата характеризуются высокой избирательностью. Вегетативная нервная система участвует в этих приспособительных реакциях организма, особенно при чрезвычайных напряжениях (стресс).

Другой существенной стороной деятельности вегетативной нервной системы является ее огромная роль в поддержании постоянства внутренней среды организма.

Постоянство физиологических показателей может обеспечиваться различными путями. Например, постоянство уровня кровяного давления поддерживается изменениями деятельности сердца, просвета сосудов, количества циркулируемой крови, ее перераспределением в организме и т.п. в гомеостатических реакциях наряду с нервными влияниями, имеют значения гуморальные влияния.

Функции симпатического отдела вегетативной нервной системы. С участием этого отдела протекают многие важные рефлексы в организме, направленные на обеспечение его деятельного состояния, в том числе двигательной деятельности. К ним относятся рефлексы расширения бронхов, учащения и усиления сердечных сокращений, расширения сосудов сердца и легких при одновременном сужении сосудов кожи и органов брюшной полости, усиление деятельности желез внутренней секреции, выброс депонированной крови из печени и селезенки, расщепление гликогена до глюкозы в печени. Симпатический отдел нервной системы снижает деятельность ряда внутренних органов: в результате сужения сосудов в почках уменьшаются процессы мочеобразования, предотвращается акт мочеиспускания. Повышенная активность организма сопровождается симпатическим рефлексом расширения зрачка.

Огромное значение для двигательной деятельности организма имеет трофическое влияние симпатических нервов на скелетные мышцы. Раздражение этих нервов не вызывает сокращения мышц. Однако сниженная амплитуда сокращений утомленной мышцы может снова увеличиться при возбуждении симпатической нервной системы. Усиление сокращений можно наблюдать и на неутомленной мышце, присоединяя к раздражениям двигательных нервов раздражения симпатических волокон. Более того, симпатические влияния на скелетные мышцы в целостном организме возникают раньше, чем пусковые влияния двигательных нервов, заранее подготавливая мышцы к работе.

Функции парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Этот отдел нервной системы принимает активное участие в

регуляции деятельности внутренних органов, в процессах восстановления организма после деятельного состояния.

Парасимпатическая нервная система осуществляет сужение бронхов, замедление и ослабление сердечных сокращений; сужение сосудов сердца; пополнение энергоресурсов; усиление процессов мочеобразования в почках и обеспечение акта мочеиспускания и др.

Парасимпатическая нервная система в противоположность симпатической преимущественно оказывает пусковые влияния: сужение зрачка, включение деятельности пищеварительных желез и т.д.

3.6. Лимбическая нервная система

Возникновение эмоций связывают с деятельностью лимбической системы, в которую входят некоторые подкорковые образования и участки коры. Кортиковые отделы лимбической системы, представляющие ее высший отдел, находятся на нижних и внутренних поверхностях больших полушарий. К подкорковым структурам лимбической системы относятся гипоталамус, некоторые ядра таламуса, среднего мозга и ретикулярной формации. Между всеми этими образованиями имеются тесные прямые и обратные связи, образующие «лимбическое кольцо».

Лимбическая система участвует в самых разнообразных проявлениях деятельности организма. Она формирует положительные и отрицательные эмоции со всеми двигательными, вегетативными и эндокринными их компонентами. От нее зависит эмоциональная окраска психических процессов и изменения двигательной активности. Она создает мотивацию поведения. Возникновение эмоций имеет «оценочное влияние» на деятельность специфических систем, так как, подкрепляя определенные способы действий, пути решения поставленных задач, они обеспечивают избирательный характер поведения в ситуациях со многими выборами.

Лимбическая система участвует в формировании ориентировочных и условных рефлексов. Благодаря центрам лимбической системы могут вырабатываться даже без участия других отделов коры оборонительные и пищевые условные рефлексы. При поражениях этой системы затрудняется упрочнение условных рефлексов, нарушаются процессы памяти, теряется избирательность реакций и отмечается неумеренное их усиление. Известно, что так называемые психотропные вещества действуют именно на структуры лимбической системы.

Электрические раздражения различных участков лимбической системы через вживленные электроды выявили наличие центров удовольствия, формирующих положительные эмоции, и центров неудовольствия, формирующих отрицательные эмоции.

ГЛАВА 4. СЕНСОРНЫЕ (АФФЕРЕНТНЫЕ) СИСТЕМЫ

4.1. Общая характеристика деятельности сенсорных систем

Организм животных и человека функционирует, постоянно получая информацию как об особенностях внешней среды, в которой он находится, так и о состоянии всех частей тела: внутренних органов, мышц, кожи и т.д. Физиологические аппараты, воспринимающие эту информацию, получили название *органы чувств*.

В прошлом веке из-за отсутствия достаточных знаний о механизмах восприятия различных раздражений из внешней и внутренней среды внимание исследователей было обращено в основном на периферические звенья сенсорных (от лат. *sensus* – чувство, ощущение) аппаратов – рецепторы и особые приспособления, благодаря которым энергия внешнего раздражения воздействует на рецепторы в сетчатке (светопреломляющий аппарат глаз), внутреннем ухе (звукпроводящий аппарат уха) и др. Между тем эти образования представляют собой лишь часть того сложного физиологического аппарата, который обуславливает восприятие раздражений внешней и внутренней среды и обязательно включает в себя комплекс центростремительных нейронов в различных отделах нервной системы, в том числе проекционные зоны зрения, слуха и других видов чувствительности в коре больших полушарий. Поэтому И.П. Павлов, подчеркивая необходимость учета всех звеньев тех приборов, которые воспринимают раздражения со стороны внешней и внутренней среды, предложил назвать органы чувств *анализаторами*. Но и это название лишь частично отражает выполняемые ими функции, так как в аппарате восприятия внешних и внутренних раздражений наряду с анализом осуществляются сложные процессы синтеза. Вследствие этого в физиологической литературе в настоящее время все большее распространение получает термин *«сенсорные системы»*, более соответствующий сущности работы воспринимающих приборов.

Однако физиологи и представители других медико-биологических, а также психологических дисциплин вкладывают в содержание

терминов «органы чувств» и «анализатор» то же содержание, что и в термин «сенсорные системы». Поэтому в литературе все эти три термина используются как синонимы и часто заменяют друг друга.

Структура и деятельность сенсорных систем весьма сложные. Возбуждение, возникшее в каком-либо рецепторе, проводится в высшие отделы центральной нервной системы несколькими путями. Во-первых, через так называемый *специфический путь*, который включает в себя: 1) *рецептор*, 2) *первый чувствительный нейрон*, расположенный всегда вне центральной нервной системы – в межпозвоночных спинномозговых ганглиях (от греч. ganglion – нервный узел, скопление нервных клеток), в полулунном, или Гассеровом, яремном, спиральном и других ганглиях черепно-мозговых нервов; 3) *второй нейрон* – в спинном, продолговатом или среднем мозге; 4) *третий нейрон* – в зрительных буграх, 5) *четвертый нейрон* – в проекционной зоне данного анализатора коры больших полушарий. Кроме этого, в среднем, спинном и продолговатом мозге происходит переключение на пути, ведущие в другие отделы головного мозга, в том числе и мозжечок, ретикулярную формацию и т.д. Из ретикулярной же формации возбуждение может направляться по так называемым *неспецифическим путям* во все отделы коры больших полушарий.

Таким образом, возбуждение, возникшее в каком-либо одном рецепторе, распространяющееся по нервному волокну первого нейрона, в дальнейшем, в разных отделах нервной системы, переключается на целый ряд нейронов и приходит в высшие отделы, в том числе в кору больших полушарий, по огромному числу различных нервных путей. Запись биотоков показывает, что при раздражении какого-либо рецептора возбуждение вначале регистрируется в проекционной зоне данного вида чувствительности (первичный ответ), а спустя несколько миллисекунд может наблюдаться и в других зонах коры (вторичный ответ). Поэтому различение раздражений разных рецепторов (даже в одном и том же анализаторе) обусловлено возникновением в коре больших полушарий различных сложнейших мозаик возбужденных и заторможенных пунктов, охватывающих разные части коры больших полушарий и других отделов мозга.

Анализ раздражителей происходит во всех звеньях анализатора. *Первичный анализ* осуществляется уже в рецепторах, которые реагируют только на строго определенные раздражители среды: рецепторы сетчатки – на свет, рецепторы внутреннего уха – на звуковые колебания и т. д. *Более сложный анализ* происходит в спинном мозгу, благодаря чему на тактильные или другие

раздражители у спинального животного можно получить локальные ответные реакции. *Наиболее сложный анализ* осуществляется в корковых концах сенсорных систем, в различных проекционных зонах коры больших полушарий.

Импульсы, поступающие через анализаторы в центральную нервную систему, поддерживают ее тонус на высоком уровне.

Как отмечалось выше, организм является саморегулирующейся системой. Кибернетика, представляющая собой науку об общих основах управления, придает огромное значение в саморегулирующихся системах восприятию, хранению и переработке информации. В живом организме, в том числе организме человека, в осуществлении информации важнейшая роль принадлежит сенсорным системам (особенно в процессах тонкой регуляции двигательных функций). Информация, получаемая различными органами и тканями гуморальным путем, имеет меньшее значение.

Сигналы, поступающие в центральную нервную систему через анализаторы, используются для регуляции функций в организме, в одних случаях вызывая новые реакции, в других – корректируя течение происходящей в данный момент деятельности.

Как уже указывалось, сигнализацию, исходящую из различных органов во время их деятельности, в настоящее время часто обозначают термином, взятым из кибернетики, – «*обратные связи*». Благодаря обратным связям, осуществляемым через сенсорные системы, центральная нервная система непрерывно оповещается о характере выполняемой двигательной или вегетативной функции, что используется как для коррекции продолжающейся, так и для улучшения последующей деятельности. Искусственное выключение важных для данной деятельности обратных связей, например осуществляемых при раздражении рецепторов периферии или центра сетчатки глаза, резко ухудшает или даже исключает возможность выполнения многих действий.

Классификация сенсорных систем. В зависимости от характера раздражителей можно условно разделить все сенсорные системы на несколько групп, реагирующих на следующие виды раздражений: 1) *механические* (тактильный, болевой, проприорецептивный, или двигательный, вестибулярный анализаторы, барорецептивный сосудистый отдел висцерального, или интерорецептивного, анализатора), 2) *химические* (вкусовой, обонятельный анализаторы, хеморецептивный отдел висцерального анализатора в сосудах, в пищеварительном тракте и в других органах), 3) *световые*

(зрительный анализатор), 4) *звуковые* (слуховой анализатор) и 5) *температурные* (температурный анализатор).

По среде, из которой воспринимаются раздражения, сенсорные системы делятся на две главные группы: 1) внешние и 2) внутренние (воспринимающие раздражения со стороны внутренней среды организма).

К *внешним* сенсорным системам принадлежат зрительная, слуховая, обонятельная, вкусовая и тактильная (осязательная), к *внутренним* – химическая (реагирующая на изменения химического состава крови и ткани), баростезическая (от греч. *baros* – тяжесть, *aisthesis* – ощущение, чувство), реагирующая на изменения давления, например, в кровеносных сосудах. Температурная, болевая, вестибулярная и двигательная сенсорные системы могут возбуждаться при действии раздражителей как внешней, так и внутренней среды. Так, наряду с температурными рецепторами кожи, реагирующими преимущественно на изменение температуры внешней среды, имеются температурные рецепторы внутри тканей и органов, функционирующие в связи с изменениями температуры внутри организма. Рецепторы вестибулярной и двигательной, сенсорных систем могут возбуждаться как при действии внешних сил, так и во время перемещения частей или всего тела, обусловленного сокращениями различных мышечных групп.

Пороги раздражения. Важнейшей особенностью рецепторов всех анализаторов является высокая их чувствительность при адекватном раздражении. Адекватные раздражители вызывают возбуждение в рецепторах при минимальной энергии соответствующего агента. Например, в зрительной сенсорной системе возбуждение может возникнуть при действии световой энергии равной $2,5 \cdot 10^{-10}$ эрг/сек. Чтобы 1 мл воды нагреть на 1° , нужно эту энергию накапливать в течение шестидесяти тысяч лет. В звуковой системе порог раздражения может быть еще меньше – $1,6 \cdot 10^{-11}$ эрг/сек. Некоторые химические вещества при действии на обонятельную сенсорную систему также распознаются при весьма малых концентрациях: например, ацетон – $0,4 \cdot 10^{-8}$ г/мл, камфора – $1,6 \cdot 10^{-11}$ г/мл.

Высокая возбудимость ряда рецепторов обусловлена наличием в них особых мембран, чувствительных к стимуляции именно адекватными раздражителями. При действии соответствующих стимулов повышается проницаемость поверхностной мембраны в рецепторах, что вызывает ее деполяризацию. Возникающий при этом рецепторный потенциал, достигая определенной величины, воздействует на окончания нервных волокон, деполяризует их и

приводит к последующей передаче возбуждения по этим волокнам в центральную нервную систему (рис. 4.1). В других рецепторах выделяется медиатор, действующий на разветвления нервных волокон.

Пороги раздражения не являются постоянной величиной, так как и возбудимость рецепторов и состояние нервных клеток сенсорной системы в различных частях нервной системы могут значительно колебаться как в сторону улучшения, так и в сторону ухудшения. Это обусловлено, во-первых, тем, что высшие нервные центры могут регулировать возбудимость афферентных нейронов на всех уровнях нервной системы. Например, при заторможенности нервной системы, наблюдаемой сразу после сна или в состоянии значительного утомления после работы, пороги раздражения увеличиваются. Наоборот, если нервные центры сенсорной системы находятся в состоянии повышенной возбудимости, пороги раздражения уменьшаются.

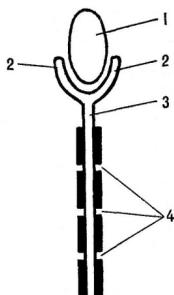


Рис. 4.1. Схема передачи возбуждения с рецептора на окончание чувствительного нерва

Токи действия, возникающие при раздражении рецептора (1) – воздействуют на окончания (2) чувствительного нервного волокна (3), вызывая в нем деполяризацию с последующим распространением волны возбуждения через перехваты Ранвье (4) в направлении к нервным центрам

Во-вторых, возбудимость самих рецепторов может изменяться в еще большей степени (например, в зрительной системе – в десятки тысяч раз).

Наряду с *абсолютными порогами*, характеризующимися минимальной энергией, при которой возникает возбуждение, в физиологии сенсорных систем, в том числе в физиологии спорта, часто исследуется *разностный (дифференциальный) порог*, т.е. разница между двумя интенсивностями раздражения, которая еще воспринимается организмом. Такими порогами являются минимальная разница между различными интенсивностями (давления, растяжения,

яркости света, цветовых оттенков, величиной объектов, высотой звуков, углами движений в суставе, скоростью передвижений и пр.) или длительностью действия раздражителя.

Адаптация. Характерным свойством деятельности анализаторов является их адаптация (от лат. *adaptatio* – приспособление), т.е. свойство приспосабливаться к интенсивности действия раздражителя. При действии раздражителей значительной интенсивности возбудимость анализаторов уменьшается (т.е. пороги раздражения увеличиваются), при воздействиях малой интенсивности возбудимость увеличивается (т.е. пороги уменьшаются).

Изменение порогов раздражения в процессе адаптации наблюдается в условиях действия как сильных, так и слабых раздражителей. Так, снижение чувствительности при раздражении глаза сильным светом говорит о световой адаптации, характеризующейся увеличением порогов раздражения. Темновая адаптация, проявляющаяся в снижении порогов раздражения, наблюдается при действии слабого света. В одних случаях процесс адаптации происходит в течение десятков минут (темновая адаптация при переходе от яркого света к темноте), в других – на протяжении десятков секунд (световая адаптация при переходе от темноты к дневному свету).

В некоторых случаях в результате адаптации раздражители полностью перестают восприниматься. Например, после длительного пребывания в комнате перестают субъективно восприниматься запахи, хорошо различавшиеся при входе в нее.

Адаптация характеризуется известной степенью специализации. Так, при адаптации к действию сильного звука очень высокого тона сохраняется достаточно хорошая чувствительность к действию низких тонов.

Физиологическое значение адаптации во всех анализаторах заключается в установлении оптимального количества сигналов, поступающих в центральную нервную систему. Например, в темноте при действии слабых световых раздражений видимость предметов становится возможной только благодаря повышению чувствительности рецепторов зрительного анализатора. Наоборот, при ярком освещении чувствительность зрительных рецепторов резко снижается, что предупреждает избыточное поступление от них в центральную нервную систему информации, приводящее к ухудшению различения видимых объектов.

Следует отличать пороги ощущения от порогов, при которых возникают физиологические реакции, субъективно не воспринимаемые

человеком. Неощущаемые пороги реакций особенно выражены в восприятии ряда вегетативных функций, связанных с регуляцией кровообращения, дыхания, выделительных процессов, пищеварительных и др.

Иррадиация и индукция. Возбуждение, возникающее в отдельных нервных клетках сенсорной системы, может иррадиировать (от лат. *irradiare* – сиять), т.е. распространяться на другие нервные клетки того же анализатора.

Иррадиация свойственна всем анализаторам. Например, в зрительной системе она обнаруживается при наблюдении за величиной и формой солнца. Если смотреть на солнце через сильно закопченное стекло, оно кажется круглым пятном определенного размера с рельефно очерченными краями. При постепенном уменьшении степени закопченности стекла солнце утрачивает свою правильную круглую форму, причем кажется, что размеры его сильно увеличиваются. Иррадиация четко проявляется, например, при рассматривании белого квадрата на черном фоне (рис. 4.2).



Рис. 4.2. Иррадиация возбуждения при восприятии белого и черного квадратов одинаковой величины: белый квадрат кажется больше, чем черный

Одновременная индукция (боковое торможение) является процессом, противоположным иррадации. Если иррадиация содействует распространению на соседние нервные клетки того же самого процесса (возбуждения или торможения), то одновременная индукция вызывает в них процесс с обратным знаком (рис. 4.3).

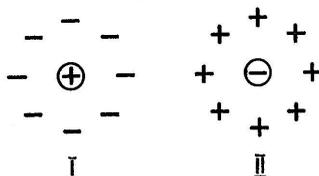


Рис. 4.3. Схема одновременной индукции – отрицательной (I) и положительной (II)

Сущность одновременной индукции (от лат. *inductio* – наведение) в функциях анализаторов заключается в том, что возбуждение нервных клеток каких-либо одних функциональных элементов анализатора одновременно вызывает торможение соседних или взаимосвязанных нервных клеток других функциональных элементов того же анализатора (см. рис. 4.3).

Последовательная индукция состоит в том, что после прекращения возбуждения в нервных центрах развивается процесс торможения, а после прекращения торможения – процесс возбуждения.

Последовательную индукцию можно наблюдать, например, при деятельности зрительного анализатора. Если в течение 10–15 с смотреть на черный квадрат на белом фоне, затем перевести взор и фиксировать другую точку на этом же белом фоне, то спустя 1–3 с (скрытый, или латентный, период) на его месте будет виден в течение некоторого времени (обычно 5–15 с) белый квадрат, кажущийся значительно светлее, чем фон (рис. 4.4). При демонстрации белого квадрата на черном фоне последовательная индукция проявляется в возникновении на черном фоне еще более темного квадрата.

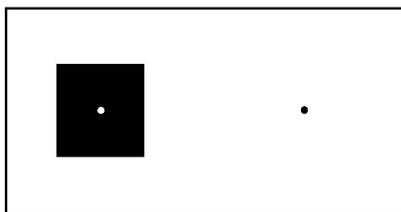


Рис. 4.4. Последовательная индукция после фиксации взора на центре черного квадрата в течение 10–15 сек. и последующего перевода точки фиксации взора на черную точку справа

Таким образом, в основе явлений контраста, наблюдаемого при деятельности различных анализаторов, лежат процессы одновременной и последовательной индукции.

Следовые процессы в анализаторах. Физиологические процессы, протекающие в анализаторах, не заканчиваются с прекращением раздражения, а продолжают еще некоторое время в виде положительных и отрицательных следовых явлений. *Положительные следовые процессы* имеют большое практическое значение. Например, наличие их при раздражении зрительного анализатора обеспечивает слитное восприятие раздельных кадров в кинофильмах.

По своему характеру положительные следовые процессы аналогичны процессам при действии раздражителя и являются непосредственным их продолжением. Обычно они длятся короткое время. Их сменяют *отрицательные следовые явления*, характеризующиеся нервными процессами, противоположными тем, которые имеют место при действии непосредственного раздражителя. Отрицательные следовые явления возникают спустя некоторое время после прекращения действия раздражителя и могут быть более длительными, чем положительные.

Взаимодействие сенсорных систем. Все анализаторы функционируют не изолированно, а в непрерывном взаимодействии друг с другом. Явления иррадиации, индукции, генерализации и дифференцирования, без которых невозможна деятельность ни одной из сенсорных систем, – один из многочисленных примеров этого взаимодействия.

Раздражения, впервые воздействующие на организм, вначале воспринимаются в генерализованной форме. Например, при отсутствии специальной тренировки человек различает прикосновение к коже спины двух ножек циркуля только в том случае, если расстояние между ними равно 60–100 мм. Это обусловлено иррадиацией процесса возбуждения. После тренировки, когда уменьшаются явления иррадиации и усиливаются процессы одновременной индукции, точность дифференциации раздражителей по месту повышается и это расстояние уменьшается.

Любое различие по месту раздражения в тактильной, температурной, болевой, зрительной и других сенсорных системах происходит при условии взаимодействия отдельных функциональных элементов в этих системах. На взаимодействии различных функциональных элементов одного и того же анализатора основаны различие формы, цвета и расположения предметов в пространстве – в зрительной системе, различие направления к источнику звука – в слуховой и т.д.

При функционировании органов чувств взаимодействуют различные сенсорные системы: воздействия внешней среды на организм, как правило, воспринимаются не одним, а несколькими анализаторами, которые взаимодействуют. Например, при введении пищи в рот одновременно раздражаются вкусовая, тактильная и температурная, а иногда и обонятельная сенсорные системы; при прикосновении какого-либо предмета к коже одновременно раздражаются тактильная и температурная системы, причем раздражитель часто бывает виден, т.е. при этом участвует зрение.

4.2. Зрительная сенсорная система

Зрительная сенсорная система – одна из важнейших систем, воспринимающих воздействия со стороны находящихся на различных расстояниях объектов внешней среды.

Общие сведения о строении глаза. Глазное яблоко (рис. 4.5) расположено в полости глазницы. Оно имеет шаровидную форму. Стенки его состоят из трех оболочек: наружной, сосудистой и внутренней. Наружная оболочка спереди состоит из роговицы, переходящей в склеру, или белочную оболочку. Сосудистая оболочка, выстилающая глазное яблоко, переходит в ресничное тело и радужную оболочку. Внутренней оболочкой является сетчатая, в которой расположены рецепторы зрительного анализатора – палочки и колбочки.

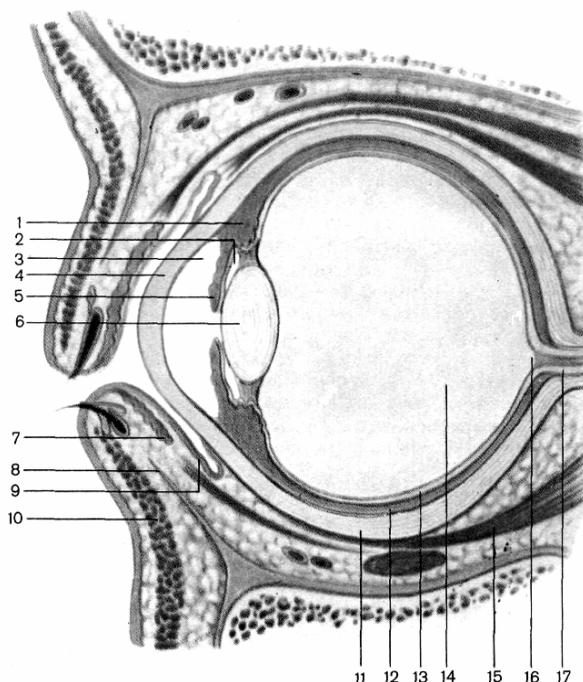


Рис. 4.5. Глазное яблоко; сагиттальный разрез

1 – ресничное тело; 2 – задняя камера глазного яблока; 3 – передняя камера глазного яблока; 4 – роговица; 5 – радужка; 6 – хрусталик; 7 – железа хряща века; 8 – нижний

хрящ века; 9 – конъюнктива; 10 – мышца нижнего века; 11 – склера; 12 – собственно сосудистая оболочка; 13 – сетчатка; 14 – стекловидное тело; 15 – мышца глазного яблока; 16 – диск зрительного нерва; 17 – зрительный нерв

Светопроводящие среды глаза характеризуются прозрачностью. Они состоят из *роговицы, влаги передней камеры, хрусталика и стекловидного тела.*

Между передней камерой и хрусталиком расположена *радужка* (радужная оболочка), окрашенная у разных людей в разные цвета. Цвет глаз обусловлен окраской радужки, просвечивающей через бесцветную, совершенно прозрачную роговицу. В середине радужки имеется отверстие – *зрачок*, через которое световые лучи падают на хрусталик.

Хрусталик со всех сторон окружен связкой, прикрепляющейся к ресничному телу. Основную массу ресничного тела составляют мышечные волокна (ресничная мышца), при сокращении которых ослабляется натяжение ресничной (цинновой, цилиарной) связки.

Вблизи заднего полюса глазного яблока, несколько внутрь от него, находится место входа зрительного нерва, лишенное светочувствительных элементов, – *слепое пятно*. У самого заднего полюса расположен слегка углубленный участок – *желтое пятно*, в середине которого находится центральная ямка.

К глазному яблоку прикрепляются наружные глазные мышцы (рис. 4.6): верхняя прямая, нижняя прямая, внутренняя прямая, наружная прямая, верхняя косая (блоковая) и нижняя косая. Различные комбинации сокращений этих мышц обеспечивают все разнообразие движений глазного яблока.

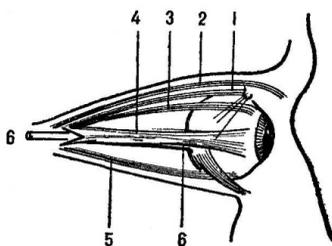


Рис. 4.6. Глазные мышцы:

1 – верхняя косая; 2 – мышца, поднимающая веко; 3 – верхняя прямая; 4 – наружная прямая; 5 – нижняя прямая; 6 – зрительный нерв

Роговица и передняя часть белочной оболочки покрыты тонкой прозрачной слизистой оболочкой – *конъюнктивой*, переходящей на веки. Веки служат защитными приспособлениями глаза, предохраняя

конъюнктиву от повреждения при соприкосновении с различными внешними объектами.

Преломляющий аппарат глаза. При переходе световых лучей из одной среды в другую происходит их преломление – *рефракция*. Преломляющие среды глаза – это сложная оптическая система, позволяющая получать на сетчатке глаза четкое изображение (в уменьшенном виде) предметов окружающего мира. Лучи, падающие перпендикулярно к поверхности преломляющей среды, распространяются в ней без преломления.

Если на правильную сферическую поверхность падает пучок параллельных световых лучей, то лучи, падающие перпендикулярно, не преломляются, а все остальные преломляются и сходятся в одной точке. Эта точка, в которой сходятся параллельные световые лучи, называется фокусной точкой или фокусом (рис. 4.7).

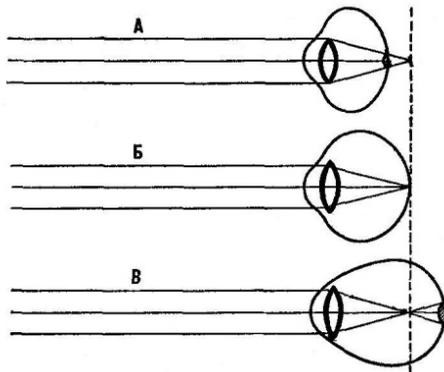


Рис. 4.7. Схема преломления лучей в дальнозорком (А), нормальном (Б) и близоруком (В) глазах

Преломляющая сила оптических линз измеряется диоптриями (Д) и рассчитывается по формуле $D = \frac{1}{f}$, где f (фокусное расстояние) выражено в метрах.

В человеческом глазу фокусное расстояние равно примерно 1,7 см, т.е. 0,017 м. Следовательно, для получения фокусного изображения на сетчатке при падении параллельных лучей требуется преломляющая сила около 58,7 диоптрий $\left(\frac{1}{0,017}\right)$.

Основными преломляющими средами глаза являются роговица и хрусталик. При восприятии объектов, находящихся на расстоянии свыше 5 м, нормальным глазом примерно $2/3$ преломляющей его силы принадлежит роговице и $1/3$ – хрусталику.

Рефракция глаза. Для того чтобы при преломлении параллельных световых лучей они сходились в фокусе на сетчатке, необходимо соответствие суммарной преломляющей силы всех сред глаза его длиннику.

Нормальная (эмметропическая) рефракция характеризуется таким преломлением параллельных лучей, когда длинник глаза полностью соответствует рефракции и фокус оказывается именно на сетчатке (см. рис. 4.7, Б). Это обеспечивает ясное изображение на ней видимых объектов.

Близорукая (миопическая) рефракция возникает обычно в результате врожденного удлинения глаза в передне-заднем направлении. При этом из-за большей преломляющей силы, чем это требуется для данной длины глаза, фокусное изображение при преломлении параллельных лучей получается перед сетчаткой (см. рис. 4.7, В) и на ней вместо точечного изображения возникает круг светорассеяния, тем больший, чем сильнее близорукость.

Дальнозоркая (гиперметропическая) рефракция наблюдается, как правило, при укорочении длинника глаза. Она обусловлена недостаточностью преломляющей силы для данной длины глаза и характеризуется схождением параллельных лучей в фокусе за сетчаткой (см. рис. 4.7, А). Вместо точечного изображения на сетчатке получается, как и при близорукости, круг светорассеяния.

При неодинаковом преломлении в различных меридианах одного и того же глаза, которое называется *астигматизмом*, круги светорассеяния получаются на сетчатке в виде эллипсов или линий.

Аккомодация и зрачковый рефлекс. Приспособление глаза к получению на сетчатке фокусного изображения видимых объектов путем изменения преломляющей силы хрусталика называется *аккомодацией*.

При нормальной (эмметропической) рефракции световые лучи, идущие к глазу от какой-либо точки, сходятся на сетчатке лишь в том случае, если они параллельные (см. рис. 4.7, Б). Все расходящиеся лучи, например, от точек близко расположенных объектов, сходятся, согласно законам физики, за пределами сетчатки. Вследствие этого человек с нормальной рефракцией должен был бы все объекты, находящиеся на относительно близком расстоянии, видеть в кругах светорассеяния с фокусным изображением их за пределами сетчатки.

В действительности же возможно при наличии аккомодации отчетливое видение как удаленных, так и близких объектов. Физиологический механизм аккомодации состоит в следующем (рис. 4.8). К хрусталику, представляющему собой эластическое тело, заключенное в прозрачную капсулу, прикреплена ресничная (циннова) связка. Эта связка, опоясывающая хрусталик, растягивает капсулу, придавая хрусталику чечевицеобразную форму. Однако при уменьшении натяжения ресничной связки хрусталик в силу своей эластичности становится более выпуклым. В результате радиус его кривизны уменьшается и преломляющая сила увеличивается.

Из-за ослабления натяжения ресничной связки при сокращении ресничной мышцы уменьшается растяжение капсулы хрусталика, и он становится более выпуклым.

Практически степень сокращения аккомодационной (ресничной) мышцы, а, следовательно, и увеличение кривизны хрусталика соответствуют расстоянию, на котором расположен рассматриваемый предмет. Поэтому человек может ясно видеть предметы, находящиеся как на далеком, так и на близком расстоянии.

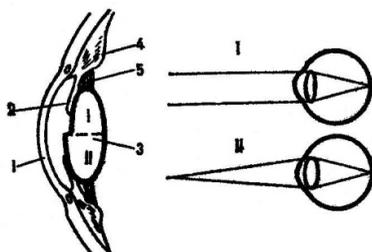


Рис. 4.8. Схема аккомодации:

I – преломление хрусталиком параллельных световых лучей без аккомодации; *II* – преломление расходящихся световых лучей при рассматривании близкого объекта, т.е. при аккомодации, приводящей к увеличению кривизны хрусталика и его преломляющих свойств. *1* – роговица; *2* – радужная оболочка; *3* – хрусталик (вверху – в состоянии покоя, внизу – при аккомодации); *4* – ресничная мышца; *5* – циннова связка, растягивающая хрусталик

Аккомодация уменьшается с возрастом. Это объясняется тем, что хрусталик, как и другие эластические образования, постепенно утрачивает свою эластичность. Поэтому если в молодом возрасте изменения его кривизны могут увеличивать преломляющую силу на 10–15 диоптрий, то после 40 лет преломляющая сила хрусталика при аккомодации уменьшается (рис. 4.9) и необходимо пользоваться очками при чтении и работе с мелкими предметами на близком

расстоянии. Невозможность различения на близком расстоянии мелких объектов, наступающий в результате уменьшения эластичности хрусталика (обычно после 40 лет), называется *пресбиопией* или *старческой дальнозоркостью*.

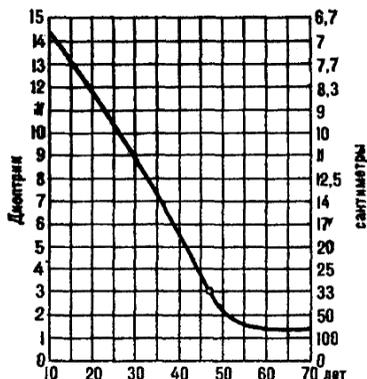


Рис. 4.9. Уменьшение аккомодации глаза (шкала слева в диоптриях) и удаление ближайшей точки ясного зрения (шкала справа в см) в связи с возрастом

Аккомодация глаза является рефлекторным процессом. Центробежными нервами, участвующими в ее осуществлении, являются волокна глазодвигательного нерва, иннервирующие ресничную мышцу.

Зрачок представляет собою отверстие в радужной оболочке (радужке). В ее толще заложены гладкие мышечные волокна двух родов: круговые (циркулярные) и радиальные (см. рис. 4.8). При сокращении циркулярных мышечных волокон, иннервируемых парасимпатическими нервными волокнами глазодвигательного нерва, зрачок суживается. При сокращении радиальных мышечных волокон, иннервируемых симпатическими нервами, происходит расширение зрачка. Величина зрачка регулируется рефлекторно. Свет, действуя на рецепторы зрительного анализатора, вызывает сужение зрачка, в темноте он расширяется.

Составные элементы зрительной сенсорной системы и их локализация. Рецепторы зрительной сенсорной системы – *палочки* и *колбочки*, соединенные с волокнами первых нейронов этой системы, находятся в сетчатке. В ней же расположены нервные клетки – первый и второй нейроны зрительного анализатора (рис. 4.10).

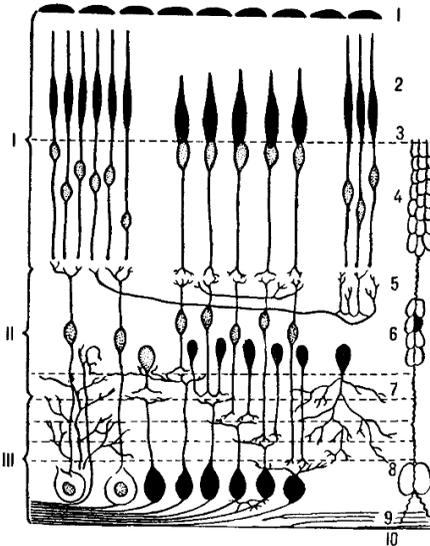


Рис. 4.10. Строение сетчатки:

I, II, III – первый, второй и третий нейроны; *1* – пигментный слой, прилежащий к сетчатке; *2* – слой палочек и колбочек; *3* – наружная пограничная перепонка; *4* – внешний зернистый слой; *5* – внешний межзернистый слой; *6* – внутренний зернистый слой;

7 – внутренний межзернистый слой; *8* – ганглиозные клетки зрительного нерва; *9* – волокна зрительного нерва; *10* – внутренняя пограничная перепонка

Нервные волокна второго нейрона в составе зрительного нерва выходят из глазного яблока, направляясь к зрительным буграм промежуточного мозга, где расположен третий нейрон этого анализатора. Нервное волокно третьего нейрона оканчивается в коре больших полушарий, в затылочной доле которой находится четвертый, последний, нейрон зрительной сенсорной системы.

Палочки и колбочки распределены в сетчатке неравномерно. *Основная масса колбочек* сосредоточена в желтом пятне, причем в центральной его ямке имеются только колбочки. Чем дальше от центральной ямки находится участок сетчатки, тем меньше колбочек он содержит. *Палочки* занимают всю основную часть сетчатки, за исключением центральной ямки.

В месте входа зрительного нерва в сетчатку нет светочувствительных элементов – ни палочек, ни колбочек. Проецируемое здесь изображение какого-либо объекта не может быть воспринято. В связи с этим это место названо *слепым пятном*.

Цветоразличение. Восприятие цветности обеспечивается колбочковым аппаратом сетчатки. При функционировании одних палочек (например, в темноте) цвета не различаются человеком.

Рецепторы глаза человека могут возбуждаться в обычных условиях при действии световых лучей с длиной волны примерно от 400 до 750 миллимикрон. Лучи с длиной волны менее 400 миллимикрон (ультрафиолетовые) и с длиной волны более 800 миллимикрон (инфракрасные) не воспринимаются рецепторами зрительного анализатора.

Каждый цвет характеризуется *цветностью, насыщенностью и яркостью*. *Цветностью* называется то, что отличает цветной объект (красный, синий, голубой, зеленый и др.) от белого. *Насыщенность* цвета определяется степенью примеси к нему белого цвета. *Яркость* – интенсивность степени излучения. Спектральные цвета далеко не выявляют всего богатства цветовых оттенков, наблюдаемых в природе. Изменяя насыщенность и яркость одного и того же спектрального цвета, можно получить свыше тысячи различных цветовых оттенков. Смешивая два или несколько различных цветов, можно получить новый, отличающийся от смешиваемых компонентов. Все пары цветов, дающие при смешении белый цвет (например, желтый и синий, красный и голубовато-зеленый, зеленый и пурпурный), называются *дополнительными*.

Относительно природы цветового зрения еще в 1757 г. М.В. Ломоносовым было высказано предположение, что различение цветов основано на наличии в глазу трех родов приемников, неодинаково реагирующих на различный состав света. В дальнейшем трехкомпонентная теория зрения получила обоснование в исследованиях Г. Гельмгольца.

Сущность трехкомпонентной теории цветового зрения заключается в следующем. В сетчатке имеется три рода приемников (рецепторов), из которых красновоспринимающие больше всего возбуждаются длинноволновой частью видимого спектра, зеленовоспринимающие – средневолновой частью, фиолетововоспринимающие – коротковолновой частью спектра (рис. 4.11). При изолированном действии волн разной длины получаются различные степени возбуждения этих трех родов приемников. Вследствие этого раздражение каждой длиной волны воспринимается как особый цвет.

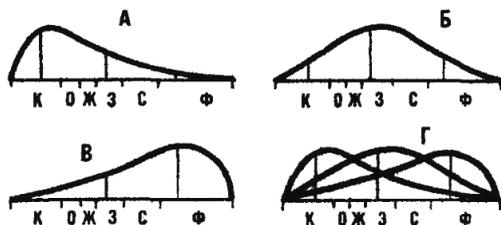


Рис. 4.11. Схема возбуждения трех родов приемников света при раздражении различными длинами волн, характеризующих восприятие разного цвета.

Буквы под линиями осей абсцисс обозначают цвета спектра (*К* – красный, *О* – оранжевый и т.д.). *А, Б, В* – раздельные схемы возбуждения трех родов приемников света; *Г* – совместная схема для всех приемников

Если одновременно и в одинаковой степени возбуждаются все три рода приемников, получается ощущение белого цвета. Это имеет место при действии световых лучей, содержащих все длины волн видимого спектра (например, солнечный свет, свет от электрической лампочки, свет, отражаемый белой бумагой), а также при одновременном действии дополнительных цветов. Для дополнительных цветов характерно то, что при смешении они возбуждают в одинаковой степени приемники всех трех родов.

При отсутствии у человека одного из трех видов приемников света (чаще всего красновоспринимающего или зеленовоспринимающего) восприятие цвета нарушается и возникает *цветослепота*. Такой человек не может отличить красный цвет от зеленого.

Адаптация к свету и темноте. С уменьшением освещенности чувствительность зрительного анализатора возрастает, что называется *темновой адаптацией*. С увеличением освещенности чувствительность этого анализатора снижается, что носит название *световая адаптация*. При переходе из условий высокой освещенности в полную темноту чувствительность зрительного анализатора увеличивается в десятки и даже сотни тысяч раз, причем нарастает в первые 2–3 с незначительно, затем с 3–4 с до 15–20 с быстро, далее вновь постепенно, приближаясь к максимуму только после пребывания в темноте в течение 30–40 мин. Поэтому человек, попадая, например, из ярко освещенного в слабо освещенное помещение (из фойе в кинозал, в котором демонстрируется фильм), вначале совершенно не различает окружающие предметы, а спустя несколько десятков секунд или минут они становятся хорошо различимыми.

При изменении освещенности в обратном направлении – от темноты к свету – чувствительность снижается значительно быстрее, и в условиях высокой освещенности (например, естественный дневной свет) процесс этот заканчивается в течение 1–2 мин.

Чувствительность зрительных рецепторов к действию света обусловлена наличием в них особых светочувствительных веществ – пигментов. Так, в палочках сетчатки содержится родопсин (зрительный пурпур). При действии света он разлагается, что вызывает резкое снижение их чувствительности. В темноте происходит восстановление (ресинтез) родопсина. В процессах ресинтеза важная роль принадлежит витамину А.

При некоторых заболеваниях и при отсутствии или недостатке в пище *витамина А* у человека ухудшается возбудимость палочек сетчатки. Вследствие этого у лиц, страдающих авитаминозом или гиповитаминозом А, наблюдается ухудшение способности видеть в условиях слабой (например, ночью) освещенности – *куриная слепота*.

Поле зрения и острота зрения. Границы видимого пространства при неподвижном состоянии глазного яблока называются *полем зрения*. Величина поля зрения для белого цвета в обычных условиях ограничивается стенками глазницы, затрудняющими доступ световым лучам, падающим на зрачок с разных сторон окружающего пространства. Размеры поля зрения для белого цвета в среднем следующие: с наружной стороны – 90°, с внутренней – 65°, кверху – 65°, книзу – 75°. Уменьшение поля зрения с внутренней и верхней сторон объясняется ограниченным (из-за носа и верхней стенки орбиты глаза) доступом световых лучей.

Поле зрения для цветных объектов значительно меньше, чем для объектов белого цвета. Это обусловлено тем, что цветные объекты воспринимаются только колбочками, которые на периферии сетчатки отсутствуют.

Минимальный угол, при котором еще можно видеть отдельно две точки, называется *остротой зрения*. У большинства людей она достигает 30–40 угловых секунд. Границей нормальной остроты зрения является 1 угловая минута. В специальных таблицах, применяемых для исследования, острота зрения, условно оцениваемая цифрой 1, обозначает остроту зрения в 1 угловую минуту. Острота зрения 0,5 соответствует 2 угловым минутам, а 0,1–10 угловым минутам.

Чем больше удален какой-либо участок сетчатки от середины центральной ямки, тем хуже острота зрения (на крайних точках сетчатки – в сотни раз). Палочки, расположенные на периферии

сетчатки, сигнализируют об исчезновении ранее видимых объектов или о появлении в поле зрения новых. Благодаря движению головы и глаз соответствующие объекты начинают проецироваться в центральной ямке, что обеспечивает максимальное различие. Поэтому элементы анализатора, связанные с рецепторами в центральной ямке, образно называют анализатором различения, а элементы, связанные с периферией сетчатки, – анализатором движения. Некоторые физические упражнения, например упражнения с мячом в спортивных играх, практически оказываются невыполнимыми, если выключается периферическое зрение, так как объект непрерывно исчезает из поля зрения и виден только в отдельные моменты. Резко затрудняются при выключении периферического зрения движения в слаломе и ряде других физических упражнений.

Когда световые лучи попадают в глаз не из воздушной, а непосредственно из водной среды, то роговица, коэффициент преломления которой (1,376) близок к коэффициенту преломления воды (1,333), почти совсем теряет свою преломляющую силу. Поэтому нормальный глаз видит под водой, подобно глазу с огромной гиперметропической рефракцией. Так, резко уменьшается (в 200 раз), например, острота зрения в воде при нырянии: человек хорошо видит при нырянии свои пальцы, так как угловая величина (толщина) их более чем в тысячу раз превосходит остроту зрения, и не различает складки на сгибе пальца, угловая величина которых превышает остроту зрения в воздушной среде менее чем в 200 раз.

Восприятие пространства. Зрительное восприятие человеком пространства основано на ряде физиологических механизмов. Важная роль в восприятии пространства принадлежит глубинному зрению, которое может осуществляться как *монокулярно* (от греч. *monos* – один, от лат. *oculus* – глаз), так и *бинокулярно* (от греч. *bi, bin* – приставка, указывающая на наличие двух объектов).

Благодаря глубинному зрению человек с большой точностью может определить расположение в видимом пространстве различных предметов, неодинаково удаленных от глаза.

При монокулярном зрении глубина (удаление) находящихся в поле зрения объектов обусловлена следующими факторами: 1) объекты, находящиеся ближе, заслоняют (прикрывают) собою более удаленные предметы; 2) основания близких предметов проецируются в поле зрения ниже, чем основания дальних; 3) проекция ближе расположенных предметов одинаковой величины на сетчатке больше, чем предметов, расположенных дальше; 4) далеко расположенные

предметы видны менее отчетливо («в дымке»), чем близко расположенные; 5) цвета далеко расположенных объектов теряют по мере удаления свою насыщенность, все больше приближаясь к серому цвету; 6) если наблюдатель или видимые объекты передвигаются, то угловая скорость перемещения на сетчатке изображений дальних предметов меньше, чем изображений близких предметов. Например, при наблюдении из окна движущегося вагона изображение на сетчатке расположенных вдоль полотна телеграфных столбов смещается со значительно большей быстротой, чем изображение находящегося на расстоянии 3–4 км высокого здания. Аналогичное перемещение на сетчатке изображения близких и далеких объектов происходит при движениях головы или глаз.

При рассматривании объектов, расположенных на расстоянии свыше 100–200 м, точность определения глубины находящихся в поле зрения предметов одинакова при монокулярном и бинокулярном зрении. При меньших дистанциях, особенно до 1 м, бинокулярное зрение позволяет точнее определять глубину, чем монокулярное. Убедительный пример – опыт с вдвиганием нитки в ушко иглы при бинокулярном и монокулярном зрении: при видении одним глазом человек вдвигает нитку с большим трудом, чем при бинокулярном зрении.

Сущность бинокулярного зрения состоит в различении степени смещения на сетчатке правого и левого глаз изображения разноудаленных предметов от изображений точки фиксации.

При утомлении зрительного анализатора может нарушиться мышечный баланс глазной мускулатуры, обуславливающий соответственно взаимосвязанное положение зрительных осей при наблюдении далеко и близко расположенных объектов. Это приводит к некоторому ухудшению бинокулярного зрения.

С состоянием бинокулярного зрения в известной мере связан глазомер – способность оценивать расстояния невооруженным глазом. Бинокулярное зрение улучшает глазомер только на близких расстояниях, особенно до 1–5 м. На дистанциях свыше 100–200 м бинокулярное зрение без использования специальных приборов (дальномеров) не имеет преимуществ перед монокулярным.

Определение длины линий и размеров плоскостных и объемных объектов глазомерным путем может быть весьма точным. Например, разностный порог при оценке длины линий приближается к $1/40$ – $1/60$. При оценке площади диска порог различения также может доходить до $1/50$ – $1/60$, различение же высот треугольников возможно даже при разнице в $1/60$ – $1/154$.

Восприятие скорости движения предметов в пространстве связано со скоростью перемещения изображения на сетчатке и импульсацией, поступающей в центральную нервную систему из мышц глаза при его движениях.

4.3. Слуховая сенсорная система

Слуховая сенсорная система, имеющая важнейшее значение в речевой деятельности, воспринимает звуковые колебания внешней среды. Звуковоспринимающая часть этой системы тесно связана с функциями звукопроводящего аппарата. Для ясного представления о работе слухового анализатора необходимо хорошо знать устройство этого аппарата.

Наружное, среднее и внутреннее ухо. Ухо разделяется на три части: наружное ухо, среднее и внутреннее (рис. 4.12).

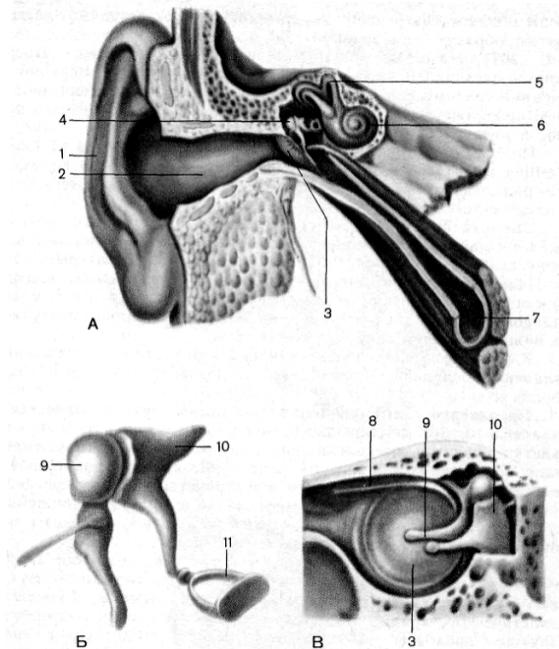


Рис. 4.12. Преддверно-улитковый орган (А, схема), слуховые косточки (Б), среднее ухо (В)

1 – ушная раковина; 2 – наружный слуховой проход; 3 – барабанная перепонка; 4 – среднее ухо; 5 – костные полукружные каналы; 6 – улитка; 7 – слуховая труба; 8 – мышца, напрягающая барабанную перепонку; 9 – молоточек; 10 – наковальня; 11 – стремя

Наружное ухо состоит из ушной раковины и наружного слухового прохода. Оно отделяется барабанной перепонкой от среднего уха, представляющего собой небольшую воздушную (барабанную) полость с тремя слуховыми косточками: *молоточком*, *наковальней* и *стремячком* (см. рис. 4.12).

Среднее ухо соединяется с полостью носоглотки через Евстахиеву (слуховую) трубу. Стремячко примыкает к закрытому мембраной (перепонкой) *овальному окну* через которое звуковые колебания передаются во внутреннее ухо.

Внутреннее ухо находится в улитке, расположенной в пирамидке височной кости. *Улитка* содержит несколько спиральных завитков (у человека $2\frac{1}{4}$ – $2\frac{3}{4}$), имеющих внутренние перепончатые и наружные костные стенки. Полость костного и перепончатых каналов заполнена жидкостью. В перепончатых каналах находится жидкость, называемая *эндолимфой*, а в костном канале, т.е. между перепончатой и костной стенками улитки, – жидкость, называемая *перилимфой*. К внутренней стенке костного канала, начиная от основания улитки до её верхушки, прикреплена тонкая костная пластинка, следующая по всему ходу спирали. Эта пластинка в полости канала улитки продолжается до ее наружной стенки (см. рис. 4.12) в виде так называемой основной мембраны (перепонки). Вследствие этого полость перепончатого канала делится на две части – *верхнюю и нижнюю лестницы* (см. рис. 4.12). Они соединяются друг с другом у вершины улитки через отверстие (геликотрему) диаметром около 0,03 мм. Верхняя лестница делится тонкой перепонкой (рейснеровой мембраной) на две части, образуя *среднюю лестницу*. Над основной мембраной в средней лестнице имеется еще покровная мембрана, расположенная над внутренней частью основной мембраны.

Костная пластинка в улитке, к которой прикреплена основная мембрана, у основания более широкая и по направлению к вершине улитки, постепенно суживается. Поэтому волокна основной мембраны наиболее длинные у вершины и укорачиваются по мере приближения к основанию улитки.

На основной мембране в полости средней лестницы расположен *кортиева орган*, в котором имеются опорные и воспринимающие волосковые клетки. От этих клеток, являющихся рецепторами звуковых колебаний, начинаются чувствительные слуховые нервные волокна.

Механизм передачи звуковых волн. Колебания воздушной среды, возникающие при действии различных генераторов звуковых волн, передаются через ушную раковину и наружный слуховой проход

барабанной перепонке. Колебания барабанной перепонки воздействуют через слуховые косточки (молоточек, наковальню и стремечко) на мембрану овального окна.

Слуховые косточки, действуя как рычаги, уменьшают амплитуду колебаний мембраны овального окна и вместе с тем увеличивают (до 50 раз) силу этих колебаний. При воздействии звуков большой силы специальные мышцы (мышца, напрягающая барабанную перепонку, и мышца стремени) усиливают натяжение барабанной перепонки и мембраны овального окна. Это приводит к уменьшению колебаний перепонки, что предохраняет ее от разрыва.

Колебания мембраны овального окна передаются перилимфе нижней (барабанной) лестницы, а, следовательно, и основной мембране. При колебаниях основной мембраны возникает возбуждение в расположенных на ней волосковых клетках, являющихся слуховыми рецепторами. В них возникает возбуждение, если они касаются покровной мембраны. Это возбуждение передается в центральную нервную систему.

Помимо описанного механизма проведения звуковых колебаний путем *воздушной проводимости* существует еще и *костная проводимость* – звуковые волны вызывают колебания в костях черепа, которые, минуя наружное и среднее ухо, передаются непосредственно улитке.

В воздушной среде у человека преобладает воздушная проводимость, так как звуки средней и в особенности низкой высоты плохо передаются через кости. Очень высокие звуки, например 10 000 Гц и выше, передаваемые путем костной проводимости, воспринимаются почти так же хорошо, как и передаваемые путем воздушной.

Под водой (ныряние, подводное плавание) хорошо воспринимаются благодаря костной проводимости не только высокие, но и относительно низкие звуки, например речь человека.

В нервной системе передача возбуждения от слуховых рецепторов осуществляется через ряд нейронов. Клетки первых нейронов слухового анализатора расположены в спиральном узле, клетки вторых – в продолговатом мозгу, третьих – в зрительных буграх и четвертых – в височной доле коры больших полушарий головного мозга.

Физиологический механизм восприятия звука. Восприятие звука основано на резонансе. По теории Г. Гельмгольца, звуковые колебания различной частоты, передаваемые в улитку через звукопроводящий аппарат, вызывают в результате резонанса

колебания различных волокон основной мембраны. При этом высокие звуки приводят в состояние колебания более короткие волокна мембраны у основания, а низкие – более длинные волокна у верхушки улитки. Считалось также, что каждой частоте соответствует свой ограниченный участок основной мембраны.

В настоящее время установлено, что резонируют не волокна основной мембраны, а находящийся в улитке столб жидкости. Высокие тоны вызывают колебания жидкости только у основания улитки. При меньшей частоте возникают колебания и в средней части, а при низких тонах – во всей улитке. Эти колебания передаются волокнами основной мембраны. Резонанс при действии звуков разной высоты зависит не только от длины столба колеблющейся жидкости, но и от места, где отмечается максимальная амплитуда колебаний. Чем ниже звук, тем дальше от основания улитки находится участок жидкости с максимальной амплитудой колебаний.

Таким образом, каждой высоте звука соответствует особый характер колебаний жидкости в улитке. Это вызывает разную интенсивность колебаний основной мембраны и, следовательно, возбуждение неодинаковых ансамблей рецепторов.

Характеристика некоторых показателей функций звуковой сенсорной системы. Человек воспринимает звуки с частотой колебаний от 15–20 до 20000 Гц. Звуки, используемые в речи, содержат частоты звуковых колебаний от 150 до 2500 Гц. В старости ухудшается в первую очередь восприятие звуков высокой частоты.

Если выслушивается звук одной частоты, он воспринимается как чистый тон. К нему могут примешиваться обертоны, колебания которых в кратное число раз больше, чем колебания основного тона. По своей силе обертоны слабее основного тона. Различные сочетания основного тона с его обертонами характеризуют тембр звука. Беспорядочные, непериодические колебания вызывают ощущение шума.

Громкость звука определяется в белах (логарифмах отношения мощности данного звука к пороговой, принятой за единицу). В практике, однако, расчеты ведутся в децибелах (0,1 бела). Диапазон громкости звуков, воспринимаемых человеком, весьма велик – от 1 до 140 децибелов (дБ), т.е. в пределах от 1 до 10^{14} раз. Например, громкость звуков, воспринимаемых человеком в обычной жизни, следующая: тихий шепот на расстоянии 1,5 м – 10 дБ, тиканье часов – 20 дБ, тихий разговор – 40 дБ, громкий разговор – 60 дБ, крик – 80 дБ, шум трамвая – 70–75 дБ, шум пропеллера самолета на расстоянии 5 м – 110–120 дБ, гром – 120 дБ, шум при клепке в котельных – 130–140 дБ.

Звуки свыше 100 и в особенности 120–140 дБ при длительном хроническом действии приводят к травме слухового аппарата человека и снижению слуха.

Пороги слышимости для различных звуковых частот неодинаковы, они наименьшие в диапазоне частот от 1000 до 5000 Гц.

При действии звуков разной громкости слуховой анализатор адаптируется к ним; чувствительность его повышается при действии тихих и снижается при действии громких звуков. При адаптации пороги могут изменяться в сотни тысяч и даже миллионы раз.

Человек, слыша звук, способен определять направление к его источнику. *Точность определения направления* большая (до 1–2°) при бинауральном слухе, т.е. слушании двумя ушами, и хуже (5–10°) при моноуральном слухе, т.е. слушании одним ухом. Бинауральный слух основан на разности фаз звуковых волн и разнице в громкости и времени достижения звуковыми волнами правого уха и левого в том случае, если источник звука находится не в плоскости симметрии головы, а где-то справа или слева.

4.4. Вестибулярная сенсорная система

Функции вестибулярной сенсорной системы связаны с влиянием на организм механических факторов: действия силы тяжести и ускорений прямолинейного и центробежного характера при перемещениях головы или всего тела.

Вестибулярный аппарат. Рецепторы вестибулярного анализатора находятся в различных отделах *лабиринта*, расположенного в пирамидке височной кости (рис. 4.13). Лабиринт имеет костные и перепончатые стенки. Полость между костными и перепончатыми стенками заполнена жидкостью – *перилимфой*. Жидкость, находящаяся в полости перепончатого лабиринта, называется *эндолимфой*.

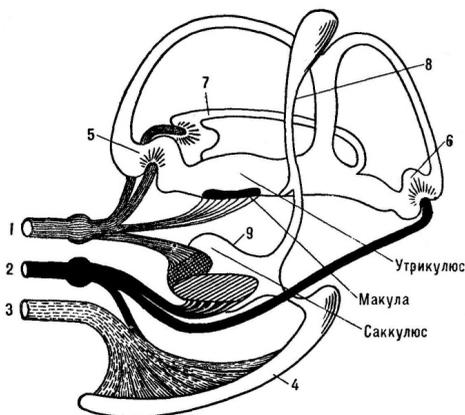


Рис. 4.13. Схема вестибулярного аппарата:

1, 2, 3 – корешки слухового нерва (1 и 2 – вестибулярные нервы); 4 – улитковый ход;
 5 – передняя ампула; 6 – задняя ампула; 7 – горизонтальная ампула; 8 – общее колено;
 9 – отолитовый прибор

Составными частями лабиринта являются *преддверие*, *полукружные каналы* и *улитка*.

Улитка, в которой расположены рецепторная часть слуховой сенсорной системы, не относится к собственно вестибулярному аппарату.

Преддверие представляет собою полость, разделенную костным гребешком на две части – переднюю, называемую мешочком (от лат. *sacculus*), и заднюю, носящую название маточка (от лат. *utricleus*).

На стенках преддверия имеется пять отверстий, от которых в виде дугообразных ходов начинаются три *полукружных канала*: боковой, верхний и задний. Они расположены в трех плоскостях: боковой – в горизонтальной, верхний – во фронтальной и задний – в сагиттальной. Около места соединения с преддверием один конец каждого канала образует расширение – *ампулу*.

В аппарате преддверия на дне маточки и на внутренней стенке мешочка имеются так называемые *статические холмики*, в области которых расположены рецепторы чувствительных клеток, перемежающихся с опорными клетками (рис. 4.14). Важной частью воспринимающего аппарата преддверия является *отолитовый прибор*. Волоски опорных клеток переплетаются вместе и, склеиваясь, образуют плотную пластинку – *отолитовую мембрану*, на поверхности которой находятся отолитовые кристаллы углекислого и фосфорнокислого кальция.

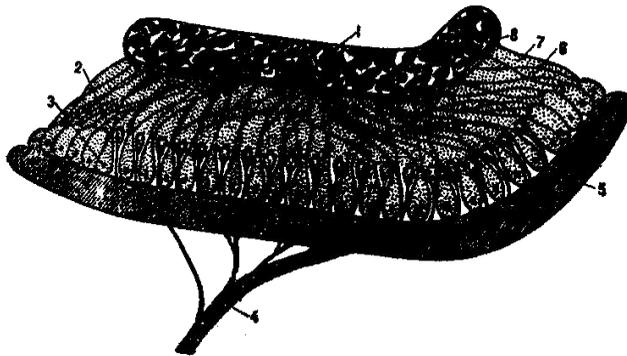


Рис. 4.14. Схема отолитового прибора:

1 – отолиты; 2 – чувствительные, клетки; 3 – опорные клетки; 4 – вестибулярный нерв; 5 – студенистая масса; 6 – волоски опорных клеток; 7 – перепончатая стенка; 8 – отолитовая мембрана

Под действием силы тяжести при перемещениях тела или движениях головы отолитовая мембрана может свободно перемещаться в эндолимфе мешочка или маточки и оказывать различное давление на чувствительность клетки в разных частях статического холмика. Тем самым изменяется характер сигнализации от аппарата преддверия в центральную нервную систему.

В маточке отолитовая мембрана расположена в горизонтальной плоскости. В мешочке мембрана несколько отклонена кнаружи, вследствие чего может воспринимать изменения силы тяжести в сагитальной и фронтальной плоскостях. В целом же аппарат преддверия воспринимает раздражения при изменении силы тяжести во всех трех плоскостях.

В полукружных каналах также имеются особые образования – ампулярные гребешки, в которых расположены чувствительные и опорные клетки. Волоски чувствительных клеток окружены студенистым веществом, образующим над поверхностью ампулы особую каемку – *ампулярную купулу*, способную колебаться при изменениях давления эндолимфы полукружных каналов. При действии углового ускорения, например при вращениях, в ампулах изменяется давление эндолимфы. В начале движения или при увеличении скорости эндолимфы полукружных каналов отстает от движения костной части, вследствие чего давление в ампуле увеличивается. При уменьшении скорости вращения или прекращении движения

эндолимфа в силу инерции продолжает поступательное движение, в связи, с чем давление в ампуле снижается.

Поскольку полукружные каналы расположены во всех трех взаимоперпендикулярных плоскостях, при любом угловом ускорении происходит изменение давления в тех или иных ампулах, воспринимаемое соответствующими рецепторами.

Первые нейроны вестибулярного анализатора, аксоны которых соединены с рецепторами, расположены в вестибулярном ганглии.

Вестибулярный нерв присоединяется к слуховому, и в его составе входит в продолговатый мозг. Отсюда начинаются аксоны вторых нейронов, направляющихся в зрительные бугры и далее в височную долю больших полушарий. Вестибулярный анализатор тесно связан с мозжечком, регулирующим его функции.

Вестибулярные рефлексy. Рефлексы, вызываемые при нормальном раздражении вестибулярного анализатора, имеют важное значение как для анализа положения и перемещений головы в пространстве, так и для активации тонуса мышц и поддержания равновесия тела. Существенное влияние вестибулярные рефлексы оказывают (в частности, при значительных раздражениях вестибулярного аппарата) на вегетативные функции.

Адекватными раздражителями для аппарата преддверия являются сила земного притяжения, ускорения при прямолинейных движениях и центробежная сила.

При увеличении давления отолитовой мембраны маточки на чувствительные клетки рефлекторно повышается тонус сгибателей конечностей, туловища и шеи и снижается тонус их разгибателей. Это наблюдается, например, при быстром подъеме и спуске в виде так называемых *лифтных рефлексов*. В начале подъема и при окончании спуска происходит сгибание конечностей, шеи и туловища, при окончании подъема и в начале спуска – их разгибание.

С увеличением давления на рецепторы мешочка на той же стороне тела рефлекторно повышается тонус отводящих мышц конечностей и боковых мышц шеи и туловища, при уменьшении давления – тонус их понижается. Эти рефлексы играют важную роль в сохранении равновесия тела при перемещениях во фронтальной плоскости в борьбе, спортивных играх и др.

Для полукружных каналов адекватными раздражениями являются *угловые ускорения* и *ускорение Кориолиса* (добавочное ускорение, достигаемое, например, путем наклона головы вниз при вращении человека вокруг вертикальной оси).

Угловое и добавочное ускорения вызывают у человека *нистагм*, т. е. вынужденные ритмические движения глазных яблок (нистагм глаз) и головы (нистагм головы). Нистагм характеризуется движением, состоящим из двух компонентов: медленного, противоположного стороне вращения, и быстрого, направленного в сторону вращения. Общее направление нистагма определяют по быстрому компоненту.

По прекращении вращения нистагм продолжается еще некоторое время, но уже в направлении против вращения. Это изменение направления нистагма объясняется тем, что после остановки движения ток эндолимфы в полукружных каналах в силу инерции приобретает противоположное действие.

Кроме нистагма во время и после вращения наблюдается изменение тонуса мышц. Вследствие этого после вращения человек не всегда может идти прямолинейно и отклоняется в ту сторону, на которой уменьшился тонус мышц.

Перераздражение вестибулярного аппарата. Вестибулярные рефлексы, возникающие при сильном или среднем, но длительном раздражении рецепторов преддверия и полукружных каналов, могут способствовать появлению рефлексов, ухудшающих состояние организма, вызывающих состояние укачивания, называемое также *«морской»* или *«воздушной»* болезнью.

При перераздражении вестибулярного прибора нарушается нормальное протекание целого ряда рефлексов. При этом наблюдаются бледность, потливость, головокружение, слабость, тошнота, рвота, нарушение нормального тонуса мышц, понижение работоспособности.

В результате тренировки в гимнастических упражнениях, прыжках на батуте, прыжках в воду и др. снижаются пороги вестибулярной чувствительности. Это позволяет определять даже малейшие перемещения тела, при которых происходит и смещение головы.

Устойчивость к сильному или длительному раздражению вестибулярного аппарата варьирует у различных лиц в широких пределах. Одни из них укачиваются даже при езде в трамвае или в автомобиле, другие же сохраняют нормальное состояние и при значительном раздражении этого анализатора, например при выполнении фигур высшего пилотажа в авиации, при сильной качке на кораблях.

Повышению устойчивости организма к укачиванию особенно способствуют физические упражнения, связанные с различными вращениями и быстрыми поворотами (круговые движения туловища, кувырки, обороты на перекладине, вращение на кольцах, фигурное

катание на коньках, прыжки на батуте, на лыжах с трамплина и др.). Весьма эффективны предложенные А.И. Яроцким упражнения с быстрыми движениями головой: 1) повороты головы вниз-вверх, 2) наклоны головы вправо-влево, 3) повороты головы вправо-влево, 4) вращение головы справа налево и 5) то же слева направо.

Выполнение комплекса этих упражнений (по 1 мин каждое) 2–3 раза в неделю значительно улучшает устойчивость вестибулярного аппарата у лиц, подверженных укачиванию.

Организм плохо переносит не только перераздражение, но и *отсутствие раздражения* вестибулярного аппарата (например, в космическом полете вследствие отсутствия силы тяжести вестибулярный аппарат не раздражается). Если нет соответствующей тренировки, это приводит к расстройству нормального течения физиологических функций и резкому ухудшению самочувствия.

4.5. Двигательная сенсорная система

Роль двигательной сенсорной системы в функциях организма.

Двигательная сенсорная система (называемая также проприоцептивной или суставно-мышечной чувствительностью) связана с деятельностью различных звеньев двигательного аппарата. При сохранении какого-либо положения тела и при движениях этот анализатор осуществляет обратные связи, информируя центральную нервную систему о степени сокращения мышц, о натяжении сухожилий и связок, о положении суставов.

Импульсация, поступающая через двигательный анализатор, необходима также для поддержания *тонуса мышц*. При перерыве чувствительных путей двигательной сенсорной системы (проприоцептивной чувствительности) в соответствующих мышцах исчезает тонус.

При движениях отсутствие обратных связей через двигательную сенсорную систему резко нарушает координацию движений. Люди, у которых в результате заболевания спинной сухоткой перерождаются нервные волокна проприоцептивной чувствительности, не способны в темноте ни стоять, ни двигаться, так как их центральная нервная система не получает информации о состоянии двигательного аппарата. На свету такая информация поступает через зрительный анализатор, и стояние и ходьба возможны, но в весьма несовершенной форме.

И.М. Сеченов еще в 1863 г. обратил внимание на роль мышечной чувствительности – «темного мышечного чувства» в координации

движений, отметив также его значение для пространственного восприятия внешнего мира.

Рецепторы и нервные центры. Механорецепторы двигательной сенсорной системы (проприорецепторы, т.е. собственные рецепторы двигательного аппарата) расположены в мышцах, сухожилиях и суставно-связочном аппарате. Проприорецепторы разделяются на 3 основных типа. *Первый тип* – тельца Гольджи. Они составляют простые разветвления окончаний афферентного нерва, свободно лежащие или оплетающие сухожильные и отчасти мышечные волокна (рис. 4.15). *Второй тип* – тельца Паччини. Они расположены в фасциях, суставах и сухожилиях. *Третий тип* представлен более сложными, покрытыми капсулой образованиями удлиненной формы – особыми мышечными веретенами. Это интрафузальные волокна, отличающиеся от обычных – экстрафузальных волокон – менее выраженной поперечной исчерченностью.

Рецепторы первого и второго типов возбуждаются при сокращении мышцы, рецепторы же третьего типа (расположенные в интрафузальных веретенах) – преимущественно при расслаблении. Таким образом, поток афферентных импульсов поступает в центральную нервную систему при любом положении мышцы, т.е. обратные связи непрерывно сигнализируют о состоянии двигательного аппарата, обо всех изменениях, даже самых тонких, возникающих в нем.

Явления адаптации в волокнах двигательного аппарата выражены очень слабо. Это имеет важное биологическое значение, так как ряд мышц непрерывно работает на протяжении многих десятков минут и даже часов; Если бы двигательный анализатор быстро адаптировался, то снижение порогов чувствительности нарушило бы нормальное осуществление обратных связей и координацию движений. Однако имеется разница между мышцами, осуществляющими преимущественно физическую или тоническую деятельность. В первых адаптация рецепторов почти отсутствует, во вторых она имеет место.

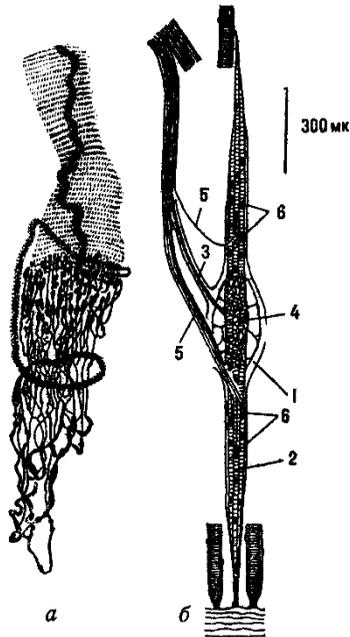


Рис. 4.15. Механорецепторы мышцы:

а – свободные окончания афферентного волокна, оплетающие конец мышечного волокна; *б* – мышечное веретено; 1 – капсула; 2 – внутренние мышечные волокна; 3 – афферентное волокно; 4 – его окончание; 5 – эфферентные волокна; 6 – их окончания

Чувствительность рецепторов в веретенах регулируется центральной нервной системой. К мышцам подходят два рода афферентных нервных волокон: *альфа-волокна* (70 %) и *гамма-волокна* (30 %). Через альфа-волокна, имеющие диаметр от 9 до 13 мк, поступают импульсы, вызывающие сокращения мышцы. Гамма-волокна, диаметр которых от 3 до 6 мк, не вызывают общего мышечного сокращения. Они сокращают только интрафузальные мышечные веретена, угнетая возбудимость рецепторов двигательного анализатора.

Возбуждение, возникшее в рецепторах двигательной сенсорной системы, идет по волокнам первых нейронов проприоцептивной чувствительности (расположенных в спинальных ганглиях) до вторых нейронов в продолговатом мозгу. Третьи нейроны находятся в зрительных буграх. В высшем отделе центральной нервной системы – в передней центральной извилине коры больших полушарий – локализуются четвертые нейроны двигательного анализатора.

Значение двигательной сенсорной системы для функций вегетативных органов. Мышечная деятельность является одним из важнейших стимуляторов функций вегетативных органов. Во время самой мышечной работы усиливаются функции сердечно-сосудистой, дыхательной, выделительной и других систем. После ее окончания повышается потребность в пище и усиливается деятельность пищеварительных органов. Таким образом, импульсация, поступающая в центральную нервную систему через двигательную сенсорную систему, влияет на работу различных вегетативных органов. Это влияние, т.е. моторно-висцеральные реакции, осуществляется как безусловно, так и условнорефлекторным путем.

Работа внутренних органов, в свою очередь, может вызывать двигательные реакции – висцеромоторные рефлексы.

Спортивная тренировка оказывает большое влияние на проприоцептивную чувствительность. Специальный анализ показал, что человек воспринимает различия в пространственных перемещениях звеньев тела в суставах точнее, чем различия в весе или в степени развиваемого произвольного напряжения мышц.

В результате тренировки у человека повышается чувствительность, т.е. снижаются абсолютные пороги раздражения. Это проявляется, в частности, в восприятии человеком меньших минимальных углов смещения звеньев конечностей в суставах. Улучшаются также дифференциальные пороги: снижается минимальная разность в величинах углов перемещения звеньев тела, веса удерживаемых грузов и временных интервалов между последующими раздражениями.

4.6. Висцеральная, болевая, температурная, тактильная, обонятельная и вкусовая сенсорные системы

Висцеральная (интероцептивная, внутренняя) сенсорная система. Полноценная работа внутренних органов может быть обеспечена центральной нервной системой только при наличии обратных связей, т.е. сигнализации о состоянии и изменениях в их деятельности.

Все внутренние органы богато снабжены рецепторами висцеральной (от лат. *viscera* – внутренние органы) сенсорной системы. Эти рецепторы многообразны и реагируют на различные раздражители: химические (хеморецепторы), осмотические (осморепторы), механические, связанные с изменением давления и растяжения (барорецепторы), температурные (терморецепторы) и болевые.

Возбуждение при раздражении рецепторов висцеральной сенсорной системы поступает в центральную нервную систему через различные нервы. Третий нейрон этой системы расположен в зрительных буграх. Четвертый нейрон локализуется в зависимости от характера раздражителей в разных частях коры больших полушарий.

Сдвиги в состоянии внутренних органов, связанные с изменениями химизма, температуры и осмотического и механического давлений, вызывают перестройку характера сигнализации в центральную нервную систему. В ответ на это изменяется нервная и нейрогуморальная регуляция деятельности внутренних органов.

Висцеральная сенсорная система играет важную роль при мышечной работе, вызывающей существенные сдвиги в деятельности всех внутренних органов. Сигнализация, осуществляемая этой системой, обеспечивает регуляцию обмена веществ, работы сердца, кровяного давления и т.д.

Характерной особенностью висцеральной сенсорной системы является то, что ее сигнализация, как правило, не ощущается человеком.

Болевая сенсорная система. Рецепторы болевой сенсорной системы в виде свободных окончаний (рис. 4.16) чувствительных нервов находятся как на поверхности (коже), так и внутри тела.

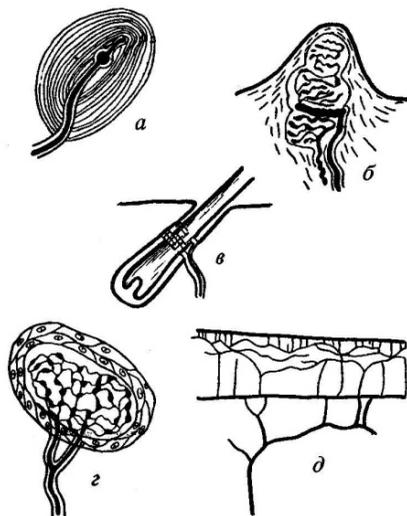


Рис. 4.16. Рецепторы кожи:

а – паччиниево тельце; *б* – мейснерово тельце; *в* – нервное сплетение вокруг волосяной луковицы; *г* – колба Краузе; *д* – свободное нервное окончание

Первый нейрон этой системы расположен в межпозвоночных спинальных ганглиях, второй – в спинном мозгу, третий – в зрительных буграх. Локализация болевой чувствительности в коре больших полушарий точно неизвестна.

Роль болевой чувствительности заключается в сигнализации о повреждающих воздействиях на организм и о необходимости их устранения. При систематических воздействиях на болевую сенсорную систему чувствительность ее снижается (например, у боксеров).

Температурная сенсорная система. Изменения температуры воспринимаются двумя главными видами рецепторов (см. рис. 4.16), из которых одни реагируют на повышение температуры (клетки Руффини и Гольджи – Маццони), другие – на ее снижение (концевые колбы Краузе). Для температурных рецепторов кожи нейтральная точка, при которой человек не ощущает ни тепла, ни холода, находится в пределах от +29 до +32°.

Рецепторы температурной чувствительности расположены в коже и слизистых оболочках носа, рта, гортани и во внутренних органах.

Тактильная сенсорная система. Рецепторы тактильной сенсорной системы, реагирующие на прикосновение и давление, расположены в коже в виде телец Паччини, Мейснера и др. (см. рис. 4.16). Наибольшее количество этих рецепторов находится на губах, кончике языка и пальцах, наименьшее – на коже туловища. Вследствие этого прикосновение двух ножек циркуля различается на следующих расстояниях: кончик языка – 1,1 мм, ладонная поверхность пальцев – 2,2 мм, кончик носа – 6,8 мм, середина ладони – 8,9 мм, средняя линия спины – 67 мм.

Первый нейрон тактильной сенсорной системы находится в межпозвоночных спинальных ганглиях, второй – в спинном мозгу, третий – в зрительных буграх, четвертый – в задней центральной извилине коры больших полушарий.

Обонятельная сенсорная система. Рецепторы обонятельной сенсорной системы расположены между эпителиальными клетками оболочки верхней носовой раковины (рис. 4.17). Они обладают высокой чувствительностью и реагируют на присутствие в воздухе ничтожного количества некоторых веществ. Например, меркаптан ощущается в концентрации 0,006 мл на 1 л воздуха, уксусный этил – 0,686 мл, этиловый эфир – 5,833 мл. Чувствительность обонятельного анализатора повышается при быстрых дыхательных движениях при дыхании через нос, способствующих проникновению воздуха к верхней носовой раковине. Набухание слизистой оболочки носа (например, при насморке) снижает чувствительность анализатора.

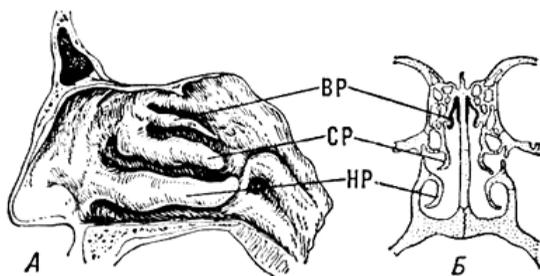


Рис. 4.17. Органы обоняния

А – носовые раковины человека (вид со стороны носовой перегородки); *Б* – то же, поперечный разрез (область обонятельного эпителия показана жирной линией); *VP* – верхняя раковина; *CP* – средняя раковина; *HP* – нижняя раковина

Вкусовая сенсорная система. На кончике, боковых поверхностях и корне языка, а также на задней стенке глотки и поверхности мягкого нёба находятся рецепторы вкусовой сенсорной системы. Одни из них реагируют на сладкое, другие – на горькое, третьи – на кислое, четвертые – на соленое (рис. 4.18).



Рис. 4.18. Вкусовые поля языка

Рецепторы вкусового анализатора связаны с чувствительными волокнами язычного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Кортикальный центр вкусовой сенсорной системы расположен в области извилины морского коня.

Вкусовые ощущения, получаемые от пищи, обусловлены одновременным раздражением рецепторов не только вкусовой, но и других сенсорных систем: тактильной, температурной и обонятельной.

ГЛАВА 5. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА

5.1. Строение нервно-мышечного аппарата

Скелетные мышцы человека содержат около 300 млн. мышечных волокон и имеют площадь порядка 3 м². Целая мышца представляет собой отдельный орган, а мышечное волокно – клетку. Мышцы иннервируются двигательными нервами, передающими из центров моторные команды, чувствительными нервами, несущими в центры информацию о напряжении и движении мышц, и симпатическими нервными волокнами, влияющими на обменные процессы в мышце. Мышцы и иннервирующие их мотонейроны (специальные нервные клетки) составляют *нервно-мышечный аппарат* человека.

Связь мотонейронов с мышцами осуществляется через *аксоны*. Это длинные отростки, которые отходят от тел мотонейронов и в составе периферических нервов достигают мышцы. Внутри нее каждый аксон многократно ветвится, образуя *концевые веточки*. Каждая веточка оканчивается на одном мышечном волокне, образуя *нервно-мышечный синапс*, или *концевую пластинку*. Следовательно, один мотонейрон иннервирует столько мышечных волокон, сколько концевых веточек имеет его аксон. Мотонейрон, его аксон и мышечные волокна, иннервируемые этим аксоном, составляют *двигательную единицу*. Она представляет собой основной функционально-структурный элемент нервно-мышечного аппарата. Таким образом, нервно-мышечный аппарат можно рассматривать как совокупность двигательных единиц.

По своему строению, как и по функциональным особенностям, двигательные единицы неодинаковы. Выделяют малые и большие двигательные единицы.

Малая двигательная единица включает относительно маленький мотонейрон с тонким аксоном, который имеет небольшое число концевых веточек и соответственно иннервирует небольшое число мышечных волокон. Малые двигательные единицы входят в состав всех мелких мышц лицевой мускулатуры, пальцев рук и ног, костей и частично в состав больших мышц туловища и конечностей. Они легко возбудимы и включаются в работу при незначительных мышечных усилиях.

Большая двигательная единица включает крупный мотонейрон с относительно толстым аксоном, который образует большое количество концевых веточек в мышце и соответственно иннервирует большое

число мышечных волокон. Большие двигательные единицы входят преимущественно в состав больших мышц туловища и конечностей. Они имеют низкую возбудимость, генерируют высокую частоту нервных импульсов и характеризуются высокой скоростью проведения возбуждения. Большие двигательные единицы включаются в работу лишь при высоких нагрузках на мышцу. Следовательно, каждая мышца составлена из самых разных по размеру двигательных единиц.

Скелетная мышца. Скелетная мышца состоит из группы мышечных пучков. Каждый из них состоит из тысяч *мышечных волокон*. У человека количество этих волокон в мышце устанавливается через 4–5 месяцев после рождения и затем практически не изменяется. При рождении толщина (диаметр) их составляет примерно 1/5 толщины волокон у взрослых людей. Диаметр мышечных волокон может значительно измениться под воздействием тренировок.

Мышечное волокно. Мышечное волокно представляет собой вытянутую клетку (ее диаметр 10–100 мкм, а длина 10–12 см). Мышечное волокно покрыто тонкой эластичной мембраной – *сарколеммой*. Ее структура подобна структуре мембран других клеток, в частности нервных. Мембрана играет важную роль в возникновении и проведении возбуждения.

Внутреннее содержимое мышечного волокна называется *саркоплазмой*. Она состоит из двух частей. Первая – *саркоплазматический матрикс* – представляет собой жидкость, в которую погружены сократительные элементы мышечного волокна – *миофибриллы*. В этой жидкости находятся растворимые белки, гранулы гликогена, капельки жира, малые молекулы и ионы. Вторая часть саркоплазмы – *саркоплазматический ретикулум*. Это система сложно связанных между собой элементов в виде вытянутых мешочков и продольных трубочек, расположенных между миофибриллами параллельно им. Мышечное волокно внутри пересекают поперечные трубочки, которые соединяются с поверхностной мембраной мышечного волокна, связывая его внутренние части с межклеточным пространством. Продольные трубочки примыкают к поперечным, образуя так называемые цистерны в зоне контактов. Саркоплазматический ретикулум играет важную роль в передаче возбуждения от поверхностной мембраны волокна вглубь к миофибриллам и в акте сокращения.

Миофибриллы. В мышечном волокне содержится до 1000 и более миофибрилл. Каждая из них имеет диаметр 1–3 мкм и содержит два вида сократительных белков: тонкие *нити актина* и вдвое более

толстые *нити миозина*. Они расположены таким образом, что вокруг миозиновых нитей находятся шесть актиновых нитей, а вокруг каждой актиновой – три миозиновых. Миофибриллы разделены *Z*-мембранами на отдельные участки – *саркомеры*, в средней части которых расположены преимущественно миозиновые нити, а актиновые прикреплены к *Z*-мембранам по бокам саркомера.

Нити актина составляют около 20 % сухого веса миофибрилл. 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, наподобие нити с бусинками, а также центры связывания ионов Ca^{2+} . В этих центрах содержится специальный белок (*тропоин*), 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 миозином и актином.

Нервно-мышечный синапс. С его помощью мотонейрон связан с мышечным волокном. Нервно-мышечный синапс имеет две основные части – *нервную (пресинаптическую)* и *мышечную (постсинаптическую)*. Пресинаптическая часть представлена концевой веточкой аксона, погруженной в углубление на поверхности мышечного волокна. Поверхностная мембрана концевой веточки носит название *пресинаптическая мембрана*. Нервное окончание содержит более миллиона пузырьков *ацетилхолина* – медиатора нервно-мышечного синапса. Мембрана, покрывающая мышечное волокно в области нервно-мышечного синапса, носит название *постсинаптическая мембрана* (или *концевая пластинка*). Она образует многочисленные складки, уходящие вглубь волокна, благодаря чему увеличивается ее поверхность. Постсинаптическая мембрана имеет так называемые холинорецепторные участки и содержит фермент ацетилхолинэстеразу. Пре- и постсинаптические мембраны разделены узкой синаптической щелью, открывающейся во внеклеточное пространство.

5.2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна

При произвольной внутренней команде сокращение мышцы человека начинается примерно через 0,05 с. 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 ацетил-холин, 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 ацетил-холина на постсинаптическую мембрану чрезвычайно кратковременно, после чего он разрушается ацетилхолинэстеразой на уксусную кислоту и холин. По мере расходования запасы ацетил-холина постоянно пополняются путем его синтеза в пресинаптической мембране. Однако, при очень частой и длительной импульсации мотонейрона расход ацетил-холина превышает его пополнение, а также снижается чувствительность постсинаптической мембраны к его действию, в результате чего нарушается проведение возбуждения через нервно-мышечный синапс. Эти процессы лежат в основе периферических механизмов утомления при длительной и тяжелой мышечной работе.

Выделившийся в синаптическую щель медиатор прикрепляется к рецепторам постсинаптической мембраны и вызывает в ней явления деполяризации. Небольшое пороговое 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. Повышенная проницаемость клеточных мембран, потенциал действия вызывает выход из цистерн и трубочек саркоплазматического ретикулума ионов Ca^{+} , которые проникают в миофибриллы, к центрам связывания этих ионов на молекулах актина.

Под влиянием Ca^{+} 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 так называемые 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 грибового движения одного мостика производит перемещение 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^+ . Такой процесс происходит в результате активации в этот момент молекул миозина. Миозин приобретает свойства фермента АТФ-азы, 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 ретикулула. На это также тратится энергия АТФ.

5.3. Работа мышцы и ее механическая эффективность

Механическая работа (A), совершаемая мышцей, измеряется произведением поднимаемого веса (P) на расстояние (h):

$$A = P \cdot h, \text{ кгм (килограммометры).}$$

Различают три режима работы мышцы: изотонический, изометрический и ауksотонический.

Изотонический режим (режим постоянноготонуса мышцы) наблюдается при отсутствии нагрузки на мышцу, когда мышца закреплена с одного конца и свободно сокращается. Напряжение при этом не изменяется. В таком режиме в организме человека работает только одна мышца – мышца языка.

Изометрический режим (режим постоянной длины мышцы) характеризуется напряжением мышцы в условиях, когда она закреплена с обоих концов или когда мышца не может поднять слишком большой груз. Этот режим наблюдается при сохранении заданной позы и при выполнении статической работы.

Ауксотонический режим (смешанный режим) характеризуется изменением длины и тонуса мышцы, при сокращении которой происходит перемещение груза. Такой режим проявляется при выполнении динамической работы мышцы даже при отсутствии внешнего груза, так как мышцы преодолевают силу тяжести, действующую на тело человека.

Величина работы, производимой мышцей, зависит от внешней нагрузки на нее. При регистрации работы изолированной мышцы видно, что чем больше величина груза, тем меньше высота, на которую его поднимает мышца. Наибольшую внешнюю работу мышца производит при средних для нее нагрузках. Это явление носит название *закон средних нагрузок*.

Внешняя механическая работа зависит также от скорости сокращения мышцы. Наибольшая внешняя работа выполняется ею при *средних скоростях укорочения*. При высоких скоростях укорочения мышцы значительная часть ее энергии расходуется на преодоление внутреннего трения (вязкости). При этом, чем выше скорость укорочения, тем больше внутреннее трение. При слишком медленном укорочении мышцы часть энергии идет не на укорочение, а на поддержание достигнутой степени укорочения мышцы.

Закон средних нагрузок и средних скоростей сокращения в значительной степени определяет *механическую эффективность* или *производительность (R)* мышц. При выполнении любой работы лишь часть потенциальной химической энергии превращается в механическую работу, большая же часть неизбежно переходит в тепло. Поэтому общий энергетический расход (E) есть сумма расхода энергии на механическую работу (W) и расхода энергии на образование тепла (H), т.е.:

$$E = W + H.$$

Механическая эффективность, или производительность (R), мышечной работы (иначе – коэффициент полезного действия) представляет собой отношение (%) внешне выполненной механической работы, представленной в калориях как механическая энергия (W), к общей внешней энергопродукции (E):

$$R = (W/E) \cdot 100 \%$$

Если исследование ведется на изолированной мышце, то механическая эффективность может быть рассчитана на основании данных измерения совершенной работы (W) и энергии, проявляющейся в форме тепла. Работа и тепло в этом случае единственные формы проявления энергии. Расчет механической эффективности производится по следующей формуле:

$$R = W/(H+W).$$

Если исследование ведется на мышце с нормальным кровоснабжением, то расходуемая ею энергия (E) рассчитывается по величине потребления кислорода. У изолированной мышцы механическая эффективность зависит от внешней нагрузки и скорости укорочения мышцы и может достигать 45–50 % (рис. 5.1, *A*). Наиболее высокая механическая эффективность изолированной мышцы обнаруживается при внешней нагрузке, составляющей около 50% от максимальной изометрической силы данной мышцы и при скорости укорочения около 30% от максимальной.

Для расчета общей производительности мышечной работы у человека количество израсходованной энергии (E) определяют по объему кислорода, потребленного во время выполнения работы и в период восстановления (см. ниже). В этом случае производительность рассчитывается по следующей формуле:

$$R_{\%} = 0,49 \cdot (W/V_0) \cdot 100.$$

В этой формуле 0,49 – коэффициент эквивалентности между механической работой и объемом потребленного кислорода, т.е. при 100 %-ной производительности для осуществления 1 кгм работы необходимо 0,49 мл O_2 . Например, для выполнения работы в 120 кгм потребовалась затрата 300 мл O_2 (V_2), отсюда производительность составила:

$$R_{\%} = 0,49 \cdot (120/300) \cdot 100 = 19,6 \text{ \%}.$$

В данном случае определяется общая производительность, так как часть кислорода, поглощаемого сверх уровня покоя, используется не только скелетными мышцами, но и другими органами и тканями, участвующими в мышечной деятельности организма. Поэтому реальная механическая эффективность мышц в этом случае будет выше. Наиболее высокие показатели производительности у человека (20–25%) обнаруживаются во время работы с участием большого числа мышечных групп (например, работы на велоэргометре). Производительность во время локальной мышечной работы, т. е. работы с участием небольшого числа мышц (например, сгибание –

разгибание в локтевом суставе), обычно ниже, чем при работе с участием большого числа мышц (регионарная или глобальная работа).

Производительность варьирует в зависимости от условий выполнения мышечной работы. Как видно на рис. 5.1, *Б*, с увеличением мощности работы на велоэргометре производительность падает, так что при мощности 40 Вт она составляет 25 %, а при мощности 200 Вт – менее 23 %. При локальной динамической работе производительность примерно одинакова при разных, но относительно небольших мощностях работы (ниже критического уровня – см. дальше). При мощностях выше этого уровня производительность снижается, что связано с включением «ненужных» мышечных групп.

В случаях работы с постоянной мощностью самая большая производительность наблюдается при средних значениях внешней нагрузки (груза), амплитуды и частоты движений. При увеличении или уменьшении этих характеристик производительность снижается. Дело в том, что при движениях с небольшой амплитудой или при малой внешней нагрузке поддержание постоянной мощности работы обеспечивается за счет более высокой частоты движений. При этом производительность падает, так как возрастает число мышечных сокращений, уменьшаются паузы между ними, и увеличивается скорость укорочения мышц. Так, при работе на велоэргометре производительность наибольшая при длительности одного цикла педалирования около 1 сек. (см. рис. 5.1, *В*). Наоборот, при большой внешней нагрузке скорость укорочения снижается, что также ведет к падению производительности. При ходьбе наименьшие энергетические затраты на работу по вертикальному перемещению веса тела, т.е. наибольшая производительность, обнаруживаются при ходьбе со скоростью 3,6–4,8 км/час. Энергетически оптимальная скорость ходьбы снижается с увеличением веса обуви, т.е. внешней нагрузки (см. рис. 5.1, *Г*).

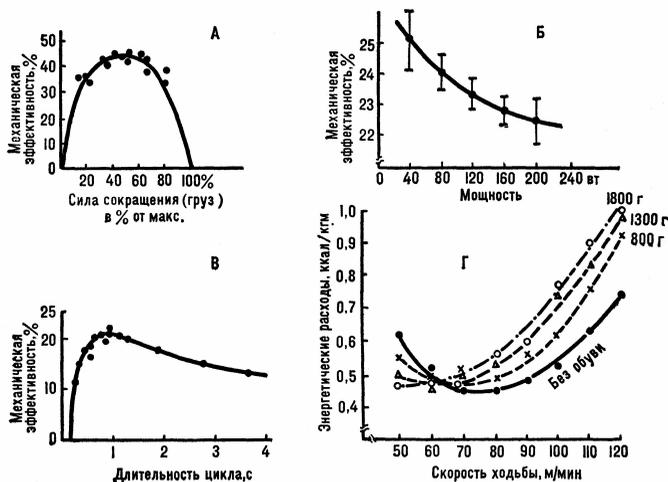


Рис. 5.1. Зависимость механической эффективности мышечной работы от силы сокращения при изометрическом режиме (*A*) и от мощности работы при динамическом режиме (*B, B, G*)

A – механическая эффективность (ось ординат) изолированной мышцы, подвергавшейся электрической тетанической стимуляции и удерживающей различные грузы (ось абсцисс); *B* – механическая эффективность при работе на велоэргометре с разной мощностью (Г. Галлетти); *B* – механическая эффективность при работе на велоэргометре с разной длительностью цикла, т.е. с разной частотой вращения педалей (Д. Дикинсон); *G* – энергетические траты при ходьбе с разной скоростью без обуви и в обуви разного веса. Наименьшие величины энерготрат отмечаются при скорости ходьбы 60–80 м/мин, т.е. 3,6–4,8 км/час (Т. Хеттингер и Э. Мюллер)

Производительность изменяется в зависимости от уровня тренированности спортсмена. С повышением тренированности отмечается уменьшение энергетических затрат (потребления кислорода) во время выполнения одной и той же внешней работы. Это повышение производительности определяется тремя главными факторами. Во-первых, улучшается деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем, обеспечивающих работающие мышцы кислородом и другими энергетическими веществами. Во-вторых, улучшается координация движений, происходит совершенствование межмышечных координации, исчезает активность «ненужных» мышечных групп. В-третьих, повышается сила тренированных мышц, которые могут теперь выполнять более интенсивную в абсолютном значении работу, так что работа той же мощности требует относительно меньших усилий активных мышечных групп.

Важно подчеркнуть, что повышение производительности проявляется лишь у тренируемых мышц. Так, общая мышечная тренировка мало изменяет производительность при локальной мышечной работе. Иначе говоря, повышение производительности мышц в результате тренировки чрезвычайно специфично. Используя один вид упражнения, можно рассчитывать на существенное повышение производительности при выполнении только этого вида упражнения.

5.4. Мышечная сила

Сила мышцы может быть определена по максимальному напряжению, которое она развивает в условиях изометрического сокращения. Как уже отмечалось, сила сокращения мышцы зависит от ее длины. Определяя силу мышцы, важно учитывать длину, при которой она сокращается. Изометрически сокращающаяся мышца развивает максимально возможное для нее напряжение при соблюдении следующих трех условий: первое – активация всех двигательных единиц (мышечных волокон) данной мышцы; второе – режим полного тетануса у всех двигательных единиц; третье – сокращение мышцы при длине покоя. В этом случае изометрическое напряжение мышцы соответствует ее *максимальной силе*.

Максимальная сила мышцы зависит от числа мышечных волокон, составляющих данную мышцу, и от толщины этих волокон. Число и толщина их определяют толщину мышцы в целом, или, иначе, площадь поперечного сечения мышцы (*анатомический поперечник*). Отношение максимальной силы мышцы к ее анатомическому поперечнику называется *относительной силой мышцы*. Она измеряется в $\text{кг}/\text{см}^2$. Анатомический поперечник определяется как площадь поперечного разреза мышцы, проведенного перпендикулярно ее длине. При этом для мышц с ходом волокон, совпадающим с длинной продольной осью мышцы (мышцы с параллельным ходом волокон), такой поперечный разрез проходит перпендикулярно ходу волокон. Для точного определения поперечника мышц с косым расположением волокон разрез должен проходить также перпендикулярно ходу волокон и потому расположен под углом к длиннику мышцы. Поперечный разрез мышцы, перпендикулярный ходу ее волокон, позволяет получить *физиологический поперечник* мышцы. Для мышц с параллельным ходом волокон физиологический поперечник совпадает с анатомическим. Отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику называется *абсолютной силой мышцы*. Она колеблется в пределах 4–8 $\text{кг}/\text{см}^2$.

Поскольку сила мышцы зависит от ее поперечника, увеличение последнего сопровождается ростом силы данной мышцы. Увеличение мышечного поперечника в результате мышечной тренировки называется *рабочей гипертрофией* мышцы (от лат. *hypertrophia* – усиленное питание). Мышечные волокна, являющиеся высокоспециализированными дифференцированными клетками, по-видимому, не способны к делению с образованием новых волокон. Во всяком случае, если деление мышечных клеток и имеет место, то только в особых случаях и в очень небольшом количестве. Рабочая гипертрофия мышцы происходит отчасти за счет продольного расщепления, а главным образом за счет утолщения (увеличения объема) мышечных волокон.

Можно выделить *два основных типа рабочей гипертрофии* мышечных волокон. *Первый тип (саркоплазматический)* – утолщение мышечных волокон за счет преимущественного увеличения объема саркоплазмы, т.е. несократительной части мышечных волокон. Этот тип гипертрофии приводит к повышению метаболических резервов мышцы: гликогена, безазотистых веществ, креатинфосфата, миоглобина и др. Значительное увеличение числа капилляров в результате тренировки также может в какой-то мере вызывать некоторое утолщение мышцы.

В мышцах тренирующихся животных содержание воды несколько больше, чем в мышцах нетренирующихся животных. После приема гормона питуитрина, который способствует задержке воды в организме, четырехглавая мышца бедра у тренированных крыс становится на 20–30 % тяжелее и поперечное сечение ее на 6–12 % больше, чем у нетренированных. Однако никаких функциональных преимуществ такие «гипертрофированные» мышцы не имеют. Действительно, мышцы у животных, получающих питуитрин, развивают меньшее напряжение на 1 г своего веса, чем у контрольных животных.

Первый тип рабочей гипертрофии мало влияет на рост силы мышц, но зато значительно повышает способность их к продолжительной работе, т.е. выносливость.

Второй тип рабочей гипертрофии (*миофибрилярный*) связан с увеличением объема миофибрилл, т.е. собственно сократительного аппарата мышечных волокон. При этом мышечный поперечник может увеличиваться не очень значительно, так как в основном возрастает плотность укладки миофибрилл в мышечном волокне. Второй тип рабочей гипертрофии ведет к значительному росту максимальной силы мышцы. Существенно увеличивается и абсолютная сила мышцы,

тогда как при первом типе рабочей гипертрофии она или совсем не изменяется, или даже несколько уменьшается.

Преимущественное развитие первого или второго типа рабочей гипертрофии определяется характером мышечной тренировки. Вероятно, длительные динамические упражнения с относительно небольшой нагрузкой вызывают рабочую гипертрофию главным образом первого типа (преимущественное увеличение объема саркоплазмы, а не миофибрилл). Изометрические упражнения с применением больших мышечных напряжений (более $\frac{2}{3}$ от максимальной произвольной силы тренируемых мышечных групп), наоборот, способствуют развитию рабочей гипертрофии второго типа (миофибриллярной гипертрофии).

В основе рабочей гипертрофии лежит интенсивный синтез мышечных белков. Усиленная мышечная активность каким-то образом воздействует на генетический аппарат мышечных клеток, ответственный за регуляцию синтеза белков. Соответственно концентрация ДНК и РНК в гипертрофированной мышце больше, чем в нормальной.

Очень важную роль в регуляции объема мышечной массы, в частности в развитии рабочей гипертрофии мышцы, играют *особые гормоны – андрогены*.

У мужчин эти гормоны вырабатываются половыми железами (семенниками) и в коре надпочечников, а у женщин – только в коре надпочечников. Соответственно у мужчин количество андрогенов в организме больше, чем у женщин. Роль андрогенов в увеличении мышечной массы проявляется в следующем.

Во-первых, возрастное развитие мышечной массы в организме идет параллельно с увеличением продукции андрогенных гормонов. Первое заметное утолщение мышечных волокон наблюдается в 6–7-летнем возрасте, когда усиливается образование андрогенов. С наступлением полового созревания (в возрасте 11–15 лет) начинается интенсивный прирост мышечной массы у юношей, который продолжается и после периода полового созревания. У девушек развитие мышечной массы в основном заканчивается с периодом полового созревания. Соответствующий характер имеет и рост мышечной силы в школьном возрасте.

Во-вторых, роль андрогенов проявляется в различиях мышечной силы у мужчин и женщин (рис. 5.2, Б). Большие показатели ее у мужчин, чем у женщин, отчасти объясняются половыми различиями в линейных размерах тела. Поскольку сила пропорциональна площади поперечного сечения мышц, мышечная сила должна зависеть от длины

тела. Однако, скорректировав показатели силы с размерами тела, Асмуссен нашел, что силовые показатели у взрослых женщин в среднем составляют только около 80 % от показателей мышечной силы у мужчин (см. рис. 5.2, *Б* – правый график). Вместе с тем если у женщин в результате некоторых заболеваний усиливается секреция андрогенов надпочечниками, то происходит интенсивное увеличение мышечной массы, появляется хорошо развитый мышечный рельеф, возрастает мышечная сила.

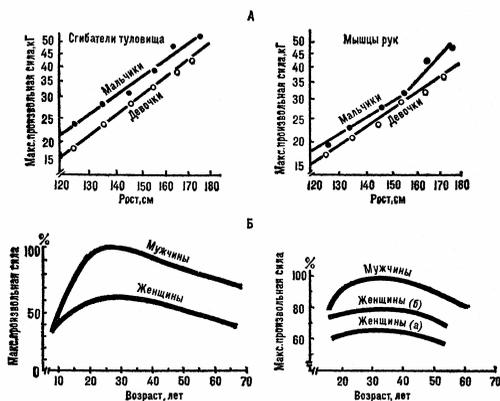


Рис. 5.2. Возрастно-половые изменения максимальной произвольной силы *А* – показатели роста (ось абсцисс) и силы (ось ординат) сгибателей туловища (слева) и мышц рук (справа), отложенные на логарифмической шкале (Э. Асмуссен и др.); *Б* – изменение мышечной силы у мужчин и женщин с возрастом. На правой диаграмме кривая *б* получена из кривой *а* с учетом различий в росте у мужчин и женщин. Средние показатели силы у мужчин в возрасте 22 лет приняты за 100 %

В экспериментах на животных было установлено, что введение препаратов андрогенных гормонов (анаболиков) вызывает значительную интенсификацию синтеза мышечных белков, в результате чего увеличивается масса тренируемых мышц и как результат – их сила.

Измерение мышечной силы у человека осуществляется при произвольном напряжении мышц. Поэтому когда говорят о мышечной силе у человека, речь идет о *максимальной произвольной мышечной силе*, т.е. о суммарной величине изометрического напряжения (точнее – о суммарном моменте) группы мышц при максимальном произвольном усилии испытуемого. Максимальная произвольная мышечная сила зависит от двух групп факторов, которые можно

обозначить как мышечные (периферические) факторы и координационные (нервные) факторы.

К *мышечным (периферическим) факторам* относятся: а) механические условия действия мышечной тяги – плечо рычага действия мышечной силы и угол приложения этой силы к костным рычагам; б) длина мышц, так как напряжение мышцы зависит от ее длины; в) поперечник активируемых мышц, так как при прочих равных условиях проявляемая мышечная сила тем больше, чем больше суммарный поперечник произвольно сокращающихся мышц.

К *координационным (нервным) факторам* относится совокупность центральнонервных координационных механизмов управления мышечным аппаратом. Их можно разделить на две группы – механизмы *внутримышечной* и *межмышечной координации*. Эти три механизма центральной регуляции напряжения мышцы определяют, какой вклад в общий силовой показатель вносит каждая из них.

Поскольку при измерении силы сокращается много мышц – синергисты и антагонисты нескольких суставов – показатель максимальной произвольной силы зависит также от координации активности всех этих мышц (межмышечная координация). В частности, совершенство межмышечной координации проявляется в правильном выборе активируемых мышц-синергистов, в адекватном ограничении активности мышц-антагонистов данного сустава и усилении активности мышц-антагонистов, обеспечивающих фиксацию смежных суставов и т.п.

Все сказанное позволяет сделать следующее заключение. Управление мышцами в случае, когда требуется проявить максимальную произвольную силу, является сложной задачей для центральной нервной системы. Отсюда понятно, почему в обычных условиях максимальная произвольная сила тех или иных групп мышц меньше, чем их максимальная сила. Разница между максимальной силой мышц и их силой, проявляемой при максимальном произвольном усилии, называется *силовым дефицитом*.

Величина силового дефицита зависит от трех факторов: психологического состояния испытуемого, количества одновременно активируемых мышечных групп и степени совершенства произвольного управления ими.

Первый фактор. Известно, что при некоторых эмоциональных состояниях человек может проявлять такую силу, которая намного превышает его максимальные силовые возможности в обычных условиях. К таким эмоциональным (стрессовым) состояниям относится, в частности, состояние спортсмена во время соревнования. При этом

положительный эффект (уменьшение силового дефицита) более выражен у нетренированных испытуемых и слабее или совсем отсутствует у хорошо тренированных спортсменов

Второй фактор. При одинаковых условиях измерения величина силового дефицита, по-видимому, тем больше, чем больше число одновременно сокращающихся мышечных групп. Например, когда измеряется максимальная произвольная сила только приводящих мышц большого пальца руки, силовой дефицит составляет у разных испытуемых 5–15 % от максимальной силы этих мышц. При определении же произвольной силы двух групп мышц, приводящих этот палец и сгибающих его концевую фалангу, силовой дефицит возрастает до 20 %.

Третий фактор. Значение этого фактора (степень совершенства произвольного управления мышцами) для проявляемой человеком максимальной произвольной силы доказывается различными экспериментами. Показано, например, что изометрическая тренировка, проводимая при определенном положении конечности, может вызвать значительное повышение максимальной произвольной силы, измеряемой в том же положении. Если измерения силы проводятся при других положениях конечности, то прирост мышечной силы оказывается незначительным или отсутствует совсем. Если бы увеличение силы зависело лишь от прироста поперечника тренируемых мышц, то оно должно бы обнаружиться при измерениях в любом положении конечности. Однако увеличение произвольной мышечной силы выявляется в основном при измерениях в определенной (тренируемой) позе. Это означает, что в данном случае прирост силы обусловлен более совершенным, чем до тренировки, центральным управлением мышцами, т.е. совершенствованием координационных (нервных) механизмов.

Роль третьего фактора выявляется также при изучении показателя относительной произвольной силы, которая определяется путем деления максимальной произвольной силы на величину мышечного поперечника.

5.5. Мышечная выносливость

Мышечную выносливость можно оценивать по предельному времени выполнения заданной статической или динамической работы. *При статической работе* она определяется по времени, в течение которого поддерживается постоянная сила давления или удерживается в постоянном положении некоторый груз. Выполненная при этом

«работа» может быть определена как произведение силы давления (F) или груза на время работы (t), т.е. как импульс силы: $F \cdot t$. Для того чтобы сравнивать статическую работу, выполненную различными людьми или производимую разными мышцами, необходимо либо вычислять (или прямо измерять) силу напряжения этих мышц (если известны величины длины плеч рычагов и углы приложения силы сокращающихся мышц), либо выражать проявляемую силу сокращения в долях (процентах) от максимальной произвольной силы этой же мышечной группы.

Предельное время статической работы (*статическая выносливость*) находится в обратной зависимости от F . На графике рис. 5.3, *A* кривая «сила давления = предельное время работы» в левой части идет почти параллельно прерывистой вертикальной линии, которая пересекает ось абсцисс в точке, соответствующей примерно 20% от максимальной силы. Эта линия называется асимптотой кривой «сила давления (груз) – предельное время работы». Она характеризует *критический уровень статической работы*. На рис. 5.3, *A* видно, что, когда требуемая сила давления (груз) составляет менее 20 % от максимальной силы, т. е. меньше критического уровня, статическая работа может выполняться в течение очень длительного времени («бесконечно долго»). Если сила давления (груз) превышает критический уровень, то предельное время статической работы непродолжительно. В диапазоне, силы давления (груза) 20–80 % от максимальной силы предельное время статической работы уменьшается с увеличением силы давления (груза) согласно следующей зависимости:

$$t_{\text{пред}} = \frac{K}{\left(F/F_{\text{макс}}\right)^n},$$

где K – константа, n – показатель степени, равный примерно 2,5.

Эта формула показывает, что даже небольшое снижение силы статического сокращения приводит к значительному удлинению времени, в течение которого возможно поддержание этого сокращения. Максимальное же произвольное сокращение мышц может поддерживаться лишь несколько секунд.

Если статическая работа периодически прерывается фазами отдыха, то общее ее количество, которое может быть выполнено, возрастает. В этих случаях кривая «сила давления (груз) – предельное время работы» (см. рис. 5.3, *A*) смещается вправо. Этот сдвиг усиливается с увеличением длительности фаз отдыха.

Для измерения *динамической работы* можно использовать *мощность* выполняемой работы, т.е. отношение работы (выраженной в килограммометрах или джоулях) к времени, затраченному на ее выполнение. Выделяют два вида мощности – пиковую и критическую.

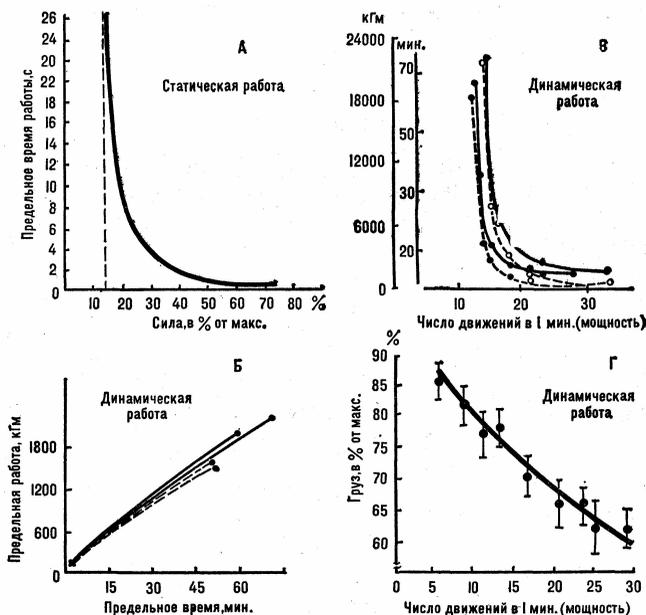


Рис. 5.3. Показатели статической (А) и динамической (Б, В, Г) выносливости:

А – связь между силой сокращения (в % от максимальной) и длительностью его удержания; Б – соотношение между предельным временем работы (ось абсцисс) и предельной работой (ось ординат). Основная работающая мышца – трехглавая мышца плеча. Работа состояла в подъеме груза 6 кг (сплошные линии) и 10 кг (прерывистые линии) на постоянную высоту с разной частотой движений (от 9 до 25 в 1 мин.); В – зависимость предельного времени (сплошные линии) и предельной динамической работы (прерывистые линии) от мощности работы, т.е. частоты движений (ось абсцисс). Работа состояла в подъеме груза 6 кг с разной частотой. Основная работающая мышца – трехглавая мышца плеча; Г – динамическая работа критической мощности с разными частотой (ось абсцисс) и грузом (ось ординат)

Пиковая мощность представляет собой максимальную мощность, которая может быть достигнута в какой-то момент выполнения динамической работы.

Критическая мощность динамической работы – это такая мощность, которая может поддерживаться в течение длительного

времени (на протяжении многих часов). Она аналогична критическому уровню для статической работы. Если мощность динамической работы превышает критическую, то продолжительность такой работы ограничена.

Выносливость при динамической работе (*динамическая выносливость*) может быть оценена по предельному времени ($t_{\text{пред.}}$) и предельной работе ($T_{\text{пред.}}$) заданной мощности. При выполнении динамической работы, мощность которой выше критической, время от начала до момента отказа от нее есть предельное время работы с данной мощностью ($t_{\text{пред.}}$), а общее количество работы, выполненной за этот отрезок времени, представляет собой предельную работу ($T_{\text{пред.}}$). Оба эти показателя снижаются с увеличением и повышаются с уменьшением мощности выполняемой динамической работы. Между предельной работой ($T_{\text{пред.}}$) и предельным временем работы ($t_{\text{пред.}}$) заданной мощности имеется линейная зависимость (см. рис. 5.3, Б):

$$T_{\text{пред.}} = a + b \cdot t_{\text{пред.}}$$

где a и b – константы, которые имеют размерность мощности работы (кгм/мин).

Несколько схематизируя, эту формулу интерпретируют следующим образом. Предельная работа определяется суммой энергетического резерва (a) и энергии восстановления ($b \cdot t$). Константа b отражает максимальную скорость восстановления энергетического потенциала сокращающимися мышцами. Если мощность выполняемой динамической работы ниже этой константы или равна ей, то такая работа может выполняться длительное время («бесконечно долго»). Если выполняемая работа имеет более высокую мощность, чем b , то предельное время такой работы ограничено. Таким образом, критическая мощность работы равна значению фактора b .

Как уже указывалось, предельное время динамической работы зависит от ее мощности. Мощность выполняемой работы может быть определена как отношение предельной работы к предельному времени ее выполнения:

$$P = \frac{T_{\text{пред.}}}{t_{\text{пред.}}}$$

После преобразований получается, что

$$t_{\text{пред.}} = \frac{a}{P - b}$$

Это уравнение показывает, что при $P = b$ предельное время динамической работы не определяется (критическая мощность). В

случаях, когда $P > b$, предельное время является обратной функцией от мощности выполняемой работы. На графике (см. рис. 5.3, В) кривая «мощность = предельное время» динамической работы имеет такой же характер (гипербола), как и кривая зависимости предельной длительности статической работы от силы статического сокращения мышц. Критическая мощность динамической работы составляет менее 1/10 от пиковой мощности.

Выносливость при статической и динамической работе зависит в большой мере от различных физиологических механизмов. Поэтому между этими двумя видами выносливости существует слабая связь. Соответственно систематическое применение упражнений, требующих статической выносливости, позволяет немного повышать ее, но мало изменяет динамическую выносливость. Длительные же динамические упражнения вызывают значительное повышение динамической выносливости без заметного изменения статической.

Между показателями мышечной силы и выносливости существует сложная связь. Между максимальной произвольной силой и статической выносливостью одной и той же мышечной группы имеется прямая зависимость: чем больше сила мышечной группы, тем длительнее удержание выбранного усилия (больше «абсолютная выносливость»). Иная связь между силой и выносливостью обнаруживается в опытах, в которых разные испытуемые удерживают одинаковые относительные усилия, например 60 % от их силового максимума (при этом, чем сильнее испытуемый, тем большее по абсолютной величине мышечное усилие он развивает). В этих случаях среднее предельное время работы («относительная выносливость») не отличается у людей с разной мышечной силой.

Изменения в структурных, биохимических и физиологических особенностях тренируемых мышц и в характере их нервной регуляции специфически связаны с используемыми в тренировках видами упражнений и режимом их применения. Поэтому тренировка, направленная преимущественно на развитие мышечной силы, совершенствует механизмы, способствующие улучшению этого качества, значительно меньше влияя на мышечную выносливость, и наоборот.

ГЛАВА 6. ФИЗИОЛОГИЯ КРОВЕТВОРЕНИЯ

6.1. Состав, объем и функции крови

Кровь и лимфа, а также межтканевая жидкость являются внутренней средой организма. *Кровь* несет тканям питательные вещества и кислород, удаляет продукты обмена и углекислый газ, вырабатывает антитела, переносит гормоны, которые регулируют деятельность различных систем организма. Несмотря на то, что кровь циркулирует по кровеносным сосудам и отделена от других тканей сосудистой стенкой, форменные элементы, а также вещества плазмы крови могут переходить в соединительную ткань, которая окружает кровеносные сосуды. Благодаря этому кровь обеспечивает постоянство состава внутренней среды организма.

Состав крови. Кровь состоит из *клеточных (форменных) элементов* (55–58 %) – эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов – и жидкой части – *плазмы* (42–45 %).

Количество эритроцитов в крови примерно в тысячу раз больше, чем лейкоцитов, и в десятки раз выше, чем тромбоцитов. Последние по своим размерам в несколько раз меньше, чем эритроциты. Поэтому эритроциты составляют более 90 % всего объема, приходящегося на долю форменных элементов крови. Выраженное в процентах отношение объема форменных элементов к общему объему крови называется *гематокритом*. У мужчин гематокрит составляет в среднем – 46 %, у женщин – 42 %. У детей гематокрит выше, чем у взрослых; в процессе старения гематокрит снижается. Увеличение гематокрита сопровождается возрастанием вязкости крови, в результате чего увеличивается нагрузка на сердце и кровообращение в некоторых органах может нарушаться.

После выделения форменных элементов в плазме содержатся растворенные в воде соли, белки, углеводы, биологически активные соединения, а также углекислый газ и кислород. В плазме находится около 90 % воды, 7–8 % белка, 1,1 % других органических веществ и 0,9 % неорганических компонентов. Она обеспечивает постоянство объема внутри сосудистой жидкости и кислотно-щелочное равновесие (КЩР), а также участвует в переносе активных веществ и продуктов метаболизма. Белки плазмы делятся на две основные группы: альбумины и глобулины. К первой группе относится около 60 % белков плазмы. Глобулины представлены фракциями: альфа₁-, альфа₂-, бета₂- и гамма-глобулинами. В глобулиновую фракцию входит также фибриноген. Белки плазмы участвуют в таких процессах, как образование тканевой жидкости, лимфы, мочи и всасывание воды. Питательная функция плазмы связана с наличием в ней липидов, содержание которых зависит от особенностей питания.

Сыворотка крови не содержит фибриноген, этим она отличается от плазмы и не свертывается. Сыворотку готовят из плазмы крови путем удаления из нее фибрина. Кровь помещают в цилиндрический сосуд, через определенное время она свертывается и превращается в сгусток, из которого извлекают светло-желтую жидкость – сыворотку крови.

Кровь представляет собой коллоидно-полимерный раствор, растворителем в котором является вода, а растворимыми веществами – соли, низкомолекулярные органические соединения, белки и их комплексы.

Объем крови. У человека масса крови составляет 6–8 % массы тела и в норме приблизительно равна 4,5–5,0 л. В состоянии покоя циркулирует всего 40–50 % всей крови, остальная часть находится в депо (печень, селезенка, кожа). В малом круге кровообращения содержится 20–25 % объема крови, в большом круге – 75–85 % крови. В артериальной системе циркулирует 15–20 % крови, в венозной – 70–75 %, в капиллярах – 5–7 %.

Функции крови. В зависимости от характера транспортируемых веществ различают семь основных функций крови: 1) дыхательную, 2) выделительную, 3) питательную, 4) гомеостатическую, 5) регуляторную, 6) защитную и 7) терморегуляторную.

Благодаря *дыхательной функции* кровь переносит кислород от легких к органам и тканям и углекислый газ от периферических тканей в легкие. *Выделительная функция* осуществляет транспорт продуктов обмена (мочевой кислоты, билирубина и др.) к органам выделения (почки, кишечник, кожа и др.) с целью последующего их удаления как веществ, вредных для организма. *Питательная функция* основана на перемещении питательных веществ (глюкозы, аминокислот и др.), образовавшихся в результате пищеварения, к органам и тканям. *Гомеостатическая функция* – это равномерное распределение крови между органами и тканями, поддержание постоянного осмотического давления и pH с помощью белков плазмы крови и др. *Регуляторная функция* – это перенос выработанных железами внутренней секреции гормонов в определенные органы-мишени для передачи информации внутри организма. *Защитная функция* заключается в обезвреживании клетками крови микроорганизмов и их токсинов, формировании антител, удалении продуктов распада тканей, остановке кровотечения в результате образования тромба. *Терморегуляторная функция* осуществляется путем переноса тепла наружу из глуболежащих органов к сосудам кожи, а также путем равномерного распределения тепла в организме в результате высокой теплоемкости и теплопроводности крови.

6.2. Физико-химические свойства крови

Физико-химические свойства крови определяются наличием в нейорганических и минеральных веществ, они относительно постоянны и характеризуются рядом стабильных констант.

Удельный вес и вязкость крови. Они зависят от количества эритроцитов, содержания гемоглобина и белкового состава плазмы. По сравнению с водой кровь имеет более высокий удельный вес (1,06–1,08) и большую (в 3–5 раз) вязкость.

Кровь обладает суспензионными свойствами, характеризующиеся распределением форменных элементов в плазме во взвешенном состоянии. Эти свойства зависят от количества эритроцитов и белков плазмы. В условиях неподвижного (статического) состояния крови устойчивость суспензии форменных элементов нарушается и отмечается их оседание, что особенно характерно для эритроцитов. Этот феномен, получивший название *РОЭ (реакция оседания эритроцитов)*, служит показателем состояния белкового состава плазмы, так и количественного соотношения эритроцитов и плазмы. РОЭ в норме находится у мужчин в пределах 4–6 мм/час, у женщин – 6–10 мм/час.

Для нормальной жизнедеятельности клеток организма и скорости направленности химических процессов в них весьма важно постоянство физико-химического состава крови (в частности, постоянство осмотического давления, кислотно-щелочного равновесия, уровня водно-солевого и белкового состава крови), которое достигается благодаря действию сложных регулирующих механизмов.

Осмотическое давление крови. *Осмотическое давление крови* – это сила движения растворителя через полупроницаемую мембрану из менее концентрированного раствора в более концентрированный. Осмотическое давление крови находится на относительно постоянном для обмена веществ уровне и равно 7,3 атм. (5600 мм рт. ст., или 745 кПа). Оно зависит от содержания ионов и солей, которые находятся в диссоциированном состоянии, а также от количества растворенных в организме жидкостей. Концентрация солей в крови составляет 0,9 %, от их содержания главным образом и зависит осмотическое давление крови.

Осмотическое давление определяется концентрацией различных веществ, растворенных в жидкостях организма, на необходимом физиологическом уровне.

Таким образом, при помощи осмотического давления вода распределяется равномерно между клетками и тканями. Растворы, у которых уровень осмотического давления выше, чем в содержимом клеток (*гипертонические растворы*), вызывают сморщивание клеток в результате перехода воды из клетки в раствор. Растворы с более низким уровнем осмотического давления, чем в содержимом клеток (*гипотонические растворы*), увеличивают объем клеток в результате перехода воды из раствора в клетку. Растворы, осмотическое давление которых равно осмотическому давлению содержимого клеток и которые не вызывают изменения клеток, называют *изотоническими*.

Регуляция осмотического давления осуществляется нейрогуморальным путем. Кроме того, в стенках кровеносных сосудов, тканях, гипоталамусе находятся специальные осморцепторы, которые реагируют на изменения осмотического давления. Раздражение их приводит к изменению деятельности выделительных органов (почки, потовые железы).

Кислотно-щелочное состояние. В крови поддерживается постоянство рН реакции. Реакция среды определяется концентрацией водородных ионов, выражающихся водородным показателем рН, который имеет большое значение, поскольку абсолютное большинство биохимических реакций может протекать в норме только при определенных показателях рН. Кровь человека имеет слабощелочную реакцию: значение рН венозной крови 7,36; артериальной – 7,4. Жизнь возможна в довольно узких пределах сдвига рН – от 7,0 до 7,8. Несмотря на непрерывное поступление в кровь кислых и щелочных продуктов обмена, рН крови сохраняется на относительно постоянном уровне. Это постоянство поддерживается физико-химическими, биохимическими и физиологическими механизмами.

Известно несколько буферных систем крови (карбонатная, белков плазмы, фосфатная и гемоглобина), которые связывают гидроксильные (ОН⁻) и водородные (Н⁺) ионы и, следовательно, удерживают реакцию крови на постоянном уровне. При этом из организма выделяется избыток образованных кислых и щелочных продуктов обмена почками с мочой, а легкими выделяется углекислый газ.

6.3. Форменные элементы крови

К форменным элементам крови относятся эритроциты, лейкоциты и тромбоциты.

Эритроциты – красные кровяные тельца двояковогнутой формы. У них нет ядра. Средний диаметр эритроцитов 7–8 мкм, он приблизительно равен внутреннему диаметру кровеносного капилляра. Форма эритроцита повышает возможность газообмена, способствует диффузии газов с поверхности на весь объем клетки. Эритроциты отличаются большой эластичностью. Они легко проходят по капиллярам, имеющим вдвое меньший диаметр, чем сама клетка. Общая поверхность площади всех эритроцитов взрослого человека составляет около 3800 м^2 , т.е. в 1500 раз превышает поверхность тела.

В крови мужчин содержится около $5 \cdot 10^{12}/\text{л}$ эритроцитов, в крови женщин – $4,5 \cdot 10^{12}/\text{л}$. При усиленной физической нагрузке количество эритроцитов в крови может увеличиться до $6 \cdot 10^{12}/\text{л}$. Это связано с поступлением в круг кровообращения депонированной крови.

Главная особенность эритроцитов – наличие в них *гемоглобина*, который связывает кислород (превратившись в оксигемоглобин) и отдает его периферическим тканям. Гемоглобин, отдавший кислород, называется восстановленным или редуцированным, он имеет цвет венозной крови. Отдав кислород, кровь постепенно вбирает в себя конечный продукт обмена веществ – CO_2 (углекислый газ). Реакция присоединения гемоглобина к CO_2 проходит сложнее, чем связывание с кислородом. Это объясняется ролью CO_2 в образовании в организме кислотно-щелочного равновесия. Гемоглобин, связывающий углекислый газ, называется *карбогемоглобином*. Под влиянием находящегося в эритроцитах фермента карбоангидразы угольная кислота расщепляется на CO_2 и H_2O . Углекислый газ выделяется легкими и изменения реакции крови не происходит. Особенно легко гемоглобин присоединяется к угарному газу (CO) вследствие его высокого химического сродства (в 300 раз выше, чем к O_2) к гемоглобину. Блокированный угарным газом гемоглобин уже не может служить переносчиком кислорода и называется *карбоксигемоглобином*. В результате этого в организме возникает кислородное голодание, сопровождающееся рвотой, головной болью, потерей сознания.

Гемоглобин состоит из белка глобина и протетической группы гема, которые присоединяются к четырем полипептидным цепям глобина и придают крови красный цвет. В норме в крови содержится около 140 г/л гемоглобина: у мужчин – 135–155 г/л, у женщин – 120–140 г/л.

Уменьшение количества гемоглобина эритроцитов в крови называется *анемией*. Она наблюдается при кровотечении, интоксикации, дефиците витамина B_{12} , фолиевой кислоты и др.

Продолжительность жизни эритроцитов около 3–4 месяцев. Процесс разрушения эритроцитов, при котором гемоглобин выходит из них в плазму, называется *гемолизом*.

При нахождении крови в вертикально расположенной пробирке наблюдается оседание эритроцитов вниз. Это происходит потому, что удельная плотность эритроцитов выше плотности плазмы (1,096 и 1,027).

Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) выражается в миллиметрах высоты столба плазмы над эритроцитами за единицу времени (обычно за 1 ч). Эта реакция характеризует некоторые физико-химические свойства крови. СОЭ у мужчин в норме составляет 5–7 мм/ч, у женщин – 8–12 мм/ч. Механизм оседания эритроцитов зависит от многих факторов, например от количества эритроцитов, их морфологических особенностей, величины заряда, способности к агрегации, белкового состава плазмы и др. Повышенная СОЭ характерна для беременных – до 30 мм/ч, больных с инфекционными и воспалительными процессами, а также со злокачественными образованиями – до 50 мм/ч и более.

Лейкоциты – белые кровяные тельца. По размерам они больше эритроцитов, имеют ядро. Продолжительность жизни лейкоцитов – несколько дней. Количество лейкоцитов в крови человека в норме составляет $4-9 \cdot 10^9/\text{л}$ и колеблется в течение суток. Меньше всего их утром натошак.

Увеличение количества лейкоцитов в крови называется *лейкоцитозом*, а уменьшение – *лейкопенией*. Различают физиологический и реактивный лейкоцитоз. Первый чаще наблюдается после приема пищи, во время беременности, при мышечных нагрузках, боли, эмоциональных стрессах и др. Второй вид характерен для воспалительных процессов и инфекционных заболеваний. Лейкопения отмечается при некоторых инфекционных заболеваниях, воздействии ионизирующего излучения, приеме лекарственных препаратов и др.

Лейкоциты всех видов обладают подвижностью амеб и при наличии соответствующих химических раздражителей проходят через эндотелий капилляров (*диapedез*) и устремляются к раздражителю: микробам, инородным телам или комплексам антиген – антитело.

По наличию в цитоплазме зернистости лейкоциты делятся на зернистые (гранулоциты) и незернистые (агранулоциты).

Клетки, гранулы которых окрашиваются кислыми красками (эозин и др.), называют *эозинофилами*; основными красками (метиленовый синий и др.) – *базофилами*; нейтральными красками – *нейтрофилами*.

4,0–9,0	1–4	0–0,5	0–1	0–5	55–68	25–30	6–8
---------	-----	-------	-----	-----	-------	-------	-----

Количество отдельных видов лейкоцитов при ряде заболеваний увеличивается. Например, при коклюше, брюшном тифе повышается уровень лимфоцитов, при малярии – моноцитов, а при пневмонии и других инфекционных заболеваниях – нейтрофилов. Количество эозинофилов увеличивается при аллергических заболеваниях (бронхиальная астма, скарлатина и др.). Характерные изменения лейкоцитарной формулы дают возможность поставить точный диагноз.

Тромбоциты (кровяные пластинки) – бесцветные сферические безъядерные тельца диаметром 2–5 мкм. Они образуются в крупных клетках костного мозга – мегакариоцитах. Продолжительность жизни тромбоцитов от 5 до 11 дней. Они играют важную роль в свертывании крови. Значительная их часть сохраняется в селезенке, печени, легких и по мере необходимости поступает в кровь. При мышечной работе, принятии пищи, беременности количество тромбоцитов в крови увеличивается. В норме содержание тромбоцитов составляет около $250 \cdot 10^9/\text{л}$.

6.4. Защитные реакции крови

Повышение сопротивляемости инфекции. Основная функция лейкоцитов связана с процессами иммуногенеза – способностью синтезировать антитела или иммунные тела, которые обезвреживают микробы и продукты их жизнедеятельности. Этим обеспечивается сопротивляемость организма определенным заболеваниям. Иммунные тела особенно активно образуются при некоторых инфекционных болезнях (корь, оспа и др.), сохраняясь на многие годы в активном состоянии, инактивируя токсины различного происхождения и предупреждая этим повторные инфекционные заболевания. В результате создается невосприимчивость организма к вредодействующим факторам среды (иммунитет). Лейкоциты, обладая способностью к амёбовидным движениям, адсорбируют циркулирующие в крови антитела и, проникая через стенки сосудов, доставляют их в ткани к очагам воспаления. Нейтрофилы, содержащие большое количество ферментов, обладают способностью к захватыванию и перевариванию болезнетворных микробов. Это явление, открытое И.И. Мечниковым, было названо *фагоцитозом* (от греч. *phagos* – пожирающий). Перевариванию подвергаются клетки организма, дегенерирующие в очагах воспаления.

Лейкоциты участвуют также в восстановительных процессах после воспаления тканей.

Защита организма от кровотечений. *Свертывание крови* является защитной реакцией, которая предупреждает потерю крови и попадание в организм болезнетворных микробов. Это составляет многостадийный процесс. В нем принимает участие двенадцать факторов, которые находятся в плазме крови, а также вещества, высвобождающиеся из поврежденных тканей и тромбоцитов. В свертывании крови выделяют три стадии. В первой стадии кровь, вытекающая из раны, смешивается с веществами поврежденных тканей, разрешенных тромбоцитов и соприкасается с воздухом. Затем освобожденный предшественник тромбопластина под влиянием факторов плазмы ионов кальция (Ca^{2+}) превращается в активный тромбопластин. Во второй стадии при участии тромбопластина, факторов плазмы, ионов кальция неактивный белок плазмы протромбин превращается в тромбин. В третьей стадии тромбин (протеолитический фермент) расщепляет молекулу белка плазмы фибриногена на мелкие части и создает сеть нитей фибрина (нерастворимый белок), который выпадает в осадок. В сетях из фибрина задерживаются форменные элементы крови и образуют сгусток, который препятствует потере крови.

Переливание крови. Оно имеет исключительное значение при больших кровопотерях и некоторых заболеваниях. При этом необходим строгий учет совместимости крови лиц, дающих кровь (*доноров*), с кровью *реципиентов* – лиц, которым переливают кровь. Несовместимость возникает тогда, когда в эритроцитах переливаемой крови содержится *агглютиноген* – вещество, способное вызывать склеивание эритроцитов, а в плазме крови реципиента – соответствующий *агглютинин*, являющийся веществом, запускающим процесс склеивания эритроцитов (*агглютинацию*).

6.5. Группы крови. Резус-фактор

Группы крови. *Группы крови* – иммуногенетические и индивидуальные признаки крови, которые объединяют людей по сходству определенных антигенов – *агглютиногенов* – в эритроцитах и находящимся в плазме крови антител – *агглютининов*.

По наличию или отсутствию в мембранах донорских эритроцитов специфических мукополисахаридов – агглютиногенов А и В и в плазме крови реципиента агглютининов α и β определяется группа крови (табл. 6.2).

Таблица 6.2

Зависимость группы крови от наличия в ней агглютиногенов эритроцитов и агглютининов плазмы

Группы крови	Агглютиногены в эритроцитах	Агглютинины в сыворотке
0 (I)	–	α, β
A (II)	A	β
B (III)	B	α
AB (IV)	A, B	–

В связи с этим различают четыре группы крови: 0 (I), A (II), B (III) и AB (IV). При совмещении сходных агглютиногенов эритроцитов с агглютинидами плазмы происходит реакция агглютинации (склеивания) эритроцитов, которая лежит в основе групповой несовместимости крови. Этим положением необходимо руководствоваться при переливании крови.

Учение о группах крови значительно усложнилось в связи с открытием новых агглютиногенов. Например, группа A имеет ряд подгрупп, кроме того, найдены и новые агглютиногены – M, N, S, P и др. Эти факторы иной раз являются причиной осложнений при повторных переливаниях крови.

Люди с первой группой крови считаются универсальными донорами. Однако выяснилось, что эта универсальность не абсолютна. Это связано с тем, что у людей с первой группой крови в значительной степени выявлены иммунные анти-A- и анти-B-агглютинины. Переливание такой крови может привести к тяжелым осложнениям и, возможно, к летальному исходу. Эти данные послужили основанием к переливанию только одногруппной крови (рис. 6.1).

Группы крови	0 (I) a + b	A (II) B	B (III) a	AB (IV) 0
0 (I) a + b →	⊕	⊕	⊕	⊕
A (II) B →	⊗	⊕	⊗	⊕
B (III) a →	⊗	⊗	⊕	⊕
AB (IV) 0 →	⊗	⊗	⊗	⊕

Рис. 6.1. Совместимость групп крови: ⊕ – совместима; ⊗ – несовместима

Переливание несовместимой крови ведет к развитию гемотранфузионного шока (тромбозу, а затем гемолизу эритроцитов, поражению почек и др.).

Резус-фактор. Кроме основных агглютиногенов А и В, в эритроцитах могут быть и другие, в частности так называемый *резус-фактор (Rh-фактор)*, который впервые был найден в крови обезьяны макака-резус. По наличию или отсутствию резус-фактора выделяют резус-положительные (около 85 % людей) и резус-отрицательные (около 15% людей) организмы. В лечебной практике резус-фактор имеет большое значение. Так, у резус-отрицательных людей переливание крови или повторные беременности вызывают образование резус-антител. При переливании резус-положительной крови людям с резус-антителами происходят тяжелые гемолитические реакции, сопровождающиеся разрушением перелитых эритроцитов.

В основе развития резус-конфликтной беременности лежит попадание в организм через плаценту резус-отрицательной женщины резус-положительных эритроцитов плода и образование специфических антител (рис. 6.2).

В таких случаях первый ребенок, унаследовавший резус-положительную принадлежность, рождается нормальным. А при второй беременности антитела матери, проникшие в кровь плода, вызывают разрушение эритроцитов, накопление билирубина в крови новорожденного и появление гемолитической желтухи с поражением внутренних органов ребенка.

6.6. Регуляция системы крови

Регуляция системы крови включает в себя поддержание постоянства объема циркулирующей крови, ее морфологического состава и физико-химических свойств. В организме существует два основных механизма регуляции системы крови – *нервный* и *гуморальный*.

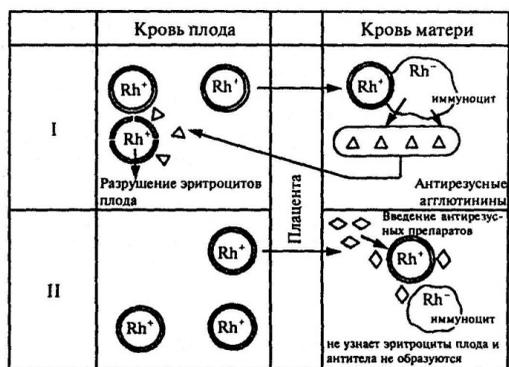


Рис. 6.2. Развитие резус-конфликта и его предотвращение:
 I – резус-конфликт; II – предотвращение резус-конфликта

Нервная регуляция системы крови. Высшим подкорковым центром, осуществляющим нервную регуляцию системы крови, является *гипоталамус*. Кора головного мозга оказывает влияние на систему крови также через гипоталамус. Эфферентные влияния гипоталамуса включают механизмы кроветворения, перераспределения крови, ее депонирования и разрушения. Рецепторы костного мозга, печени, селезенки, лимфатических узлов и кровеносных сосудов воспринимают происходящие здесь изменения, афферентные импульсы от этих рецепторов служат сигналом соответствующих изменений в подкорковых центрах регуляции. Гипоталамус через симпатический отдел вегетативной нервной системы стимулирует кроветворение, усиливая эритропоэз. Парасимпатические нервные влияния тормозят эритропоэз и осуществляют перераспределение лейкоцитов: уменьшение их количества в периферических сосудах и увеличение в сосудах внутренних органов.

Нервная система оказывает как прямое, так и косвенное регулирующее влияние на систему крови. Прямой путь регуляции заключается в двусторонних связях нервной системы с органами кроветворения, кровераспределения и кроверазрушения. Афферентные и эфферентные импульсы идут в обоих направлениях, регулируя все процессы системы крови. Косвенная связь между нервной системой и системой крови осуществляется с помощью гуморальных посредников, которые, влияя на рецепторы кроветворных органов, стимулируют или ослабляют гемопоэз.

Гуморальная регуляция системы крови. Среди механизмов гуморальной регуляции крови особая роль принадлежит биологически активным гликопротеидам – *гемопоэтинам*, синтезируемым главным образом в почках, а также в печени и селезенке. Продукция эритроцитов регулируется *эритропоэтинами*, лейкоцитов – *лейкопоэтинами* и тромбоцитов – *тромбопоэтинами*. Эти вещества усиливают кроветворение в костном мозге, селезенке, печени, ретикулоэндотелиальной системе. Концентрация гемопоэтинов увеличивается при снижении в крови форменных элементов, но в малых количествах они постоянно содержатся в плазме крови здоровых людей, являясь физиологическими стимуляторами кроветворения.

Стимулирующее влияние на гемопоэз оказывают гормоны гипофиза, коркового слоя надпочечников, мужские половые гормоны и женские половые гормоны. Женские половые гормоны снижают гемопоэз, поэтому содержание эритроцитов, гемоглобина и тромбоцитов в крови женщин меньше, чем у мужчин. У мальчиков и девочек до полового созревания различий в картине крови нет, как и у людей пожилого возраста.

ГЛАВА 7. ФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Кровообращением называется непрерывное движение крови в организме. К системе органов кровообращения относятся сердце – источник энергии, обеспечивающей движение крови, и сосуды, выполняющие транспортную и перераспределительную функции.

В XVII в. В. Гарвей доказал, что кровь в организме движется по замкнутым кругам. Движение ее осуществляется за счет разности давлений, создаваемой сердцем. Существуют два круга кровообращения: большой и малый (рис. 7.1). Большой круг начинается от левого желудочка сердца. Он включает аорту, артерии разного калибра, артериолы, капилляры, вены и вены. Заканчивается большой круг полыми венами, впадающими в правое предсердие. Через стенки капилляров происходит обмен веществ между кровью и тканями; артериальная кровь отдает кислород и, насыщаясь углекислотой, превращается в венозную. Малый круг кровообращения, начинающийся от правого желудочка сердца, включает легочные артерии, артериолы, капилляры, вены и вены. Он заканчивается легочными венами, впадающими в левое

предсердие. В капиллярах венозная кровь, обогащаясь кислородом и освобождаясь от углекислоты, превращается в артериальную.

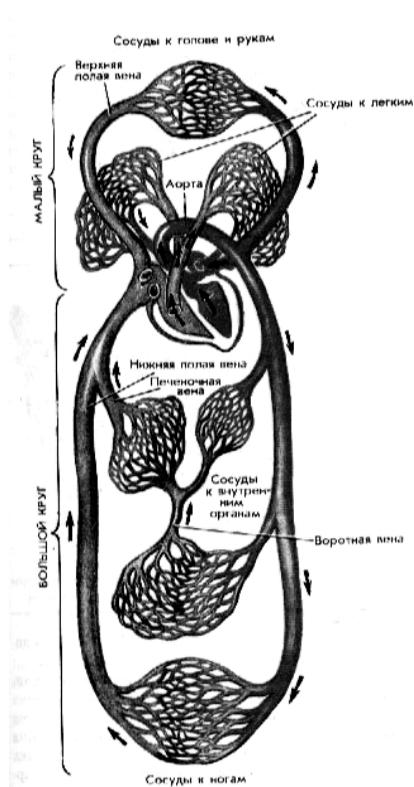


Рис. 7.1. Малый и большой круги кровообращения

7.1. Сердце и его физиологические функции

Общая характеристика. Сердце представляет собой полый мышечный орган, разделенный продольной перегородкой на изолированные друг от друга правую и левую половины. Каждая из них состоит из предсердия и желудочка, разделенных фиброзными перегородками. Односторонний ток крови из предсердий в желудочки и оттуда в аорту и легочную артерию обеспечивается клапанами, находящимися у входного и выходного отверстий желудочков. Открытие

и закрытие клапанов зависят от величины давлений по обе их стороны (рис. 7.2).

Мышечные волокна сердца содержат миофибриллы, имеющие поперечную исчерченность. Диаметр мышечных волокон составляет 12–24 мк, длина может достигать 50 мк.

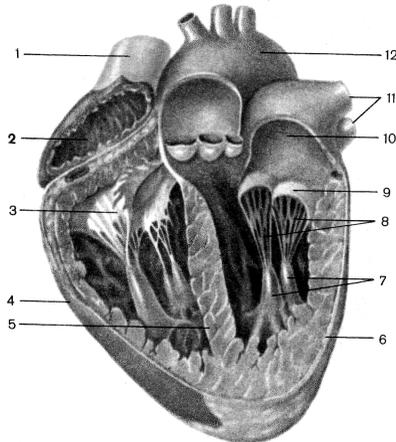


Рис. 7.2. Сердце (продольный разрез)

1 – верхняя полая вена; 2 – правое предсердие; 3 – правый предсердно-желудочковый клапан; 4 – правый желудочек; 5 – межжелудочковая перегородка; 6 – левый желудочек; 7 – сосочковые мышцы; 8 – сухожильные хорды; 9 – левый предсердно-желудочковый клапан; 10 – левое предсердие; 11 – легочные вены; 12 – дуга аорты

Толщина стенок разных отделов сердца неодинакова. Это обусловлено различиями в мощности производимой работы. Наибольшая работа выполняется мышцами левого желудочка, толщина стенки которого достигает 10–15 мм. Стенки правого желудочка несколько тоньше (5–8 мм), еще тоньше стенки предсердий (2–3 мм). Размеры сердца обусловлены объемом его полостей и толщиной стенок. Эти величины зависят от размеров тела, возраста, пола и двигательной активности человека. У здоровых взрослых мужчин среднего роста и веса длина сердца равен в среднем 14 см, поперечник 12 см, объем полостей желудочков 250–350 мл. У женщин эти величины несколько меньше.

Общий объем сердца в среднем составляет у мужчин 700–900 мл, у женщин 500–600 мл. Тяжелый физический труд и занятия спортом способствуют развитию гипертрофии миокарда и ведут к увеличению объема полостей сердца.

Сердце снабжается кровью через венечные артерии, начинающиеся у места выхода аорты. Кровь поступает в венечные артерии во время расслабления сердца. При сокращении желудочков вход в венечные артерии прикрывается полулунными клапанами, а сами артерии сжимаются сократившейся мышцей сердца. Поэтому кровоснабжение сердца при его сокращении уменьшается.

В венечные артерии поступает около 200–250 мл крови в 1 мин. При физической работе кровоснабжение сердца увеличивается. Объем притекающей к нему крови зависит от мощности выполняемой работы. При очень напряженной работе кровоснабжение сердца может возрасти до 1000 мл.

Физиологические свойства сердечной мышцы. Сердечная мышца обладает способностью к автоматии, возбудимостью, проводимостью и сократимостью.

Автоматия сердца. Способность сердца ритмически сокращаться без внешних раздражений, под влиянием импульсов, возникающих в нем самом, называется автоматией сердца. Возбуждение в нем возникает в месте впадения полых вен в правое предсердие. Здесь находится скопление атипической мышечной ткани называемое синоатриальным узлом или узлом Кис-Фляка.

Возникающее в синоатриальном узле – главном водителе ритма сердца – возбуждение распространяется до атриовентрикулярного узла, расположенного в правом предсердии в межпредсердной перегородке. От этого узла отходит пучок Гиса, он делится на две ножки, разветвления которых, называемые волокнами Пуркинье, проводят возбуждение к мускулатуре желудочков.

Синоатриальный узел обладает наиболее выраженной автоматией. В нормальных условиях импульсы из этого отдела сердца обеспечивают деятельность всех остальных. Автоматия других участков миокарда, в частности атриовентрикулярного узла, выражена слабее. Она подавляется импульсами от главного водителя ритма сердца.

Автоматия водителей ритма сердца обусловлена периодическим изменением мембранных потенциалов в их клетках. Во время диастолы происходит постепенная деполяризация мембраны. В тот момент, когда ее потенциал оказывается значительно сниженным, возникает возбуждение, распространяющееся по всем волокнам миокарда. Периодически наступающая деполяризация клеточных мембран обусловлена изменением их проницаемости. По одним данным, во время диастолы уменьшается выход ионов калия из клеток, по другим, наоборот, увеличивается поступление туда ионов натрия. В

результате концентрация ионов натрия и калия по обе стороны мембраны начинает изменяться, что ведет к ее деполяризации. Значение ионов натрия для возникновения процессов возбуждения в клетках – водителях ритма подтверждается более высоким содержанием здесь натрия по сравнению с другими участками миокарда.

Возбудимость сердца. Она проявляется в возникновении возбуждения при действии разных раздражителей. Сила раздражителя при этом должна быть не менее пороговой. При некоторых условиях пороговые раздражители вызывают сокращения максимальной силы. Эта особенность возникновения возбуждения в сердце получила название закона «все или ничего». Однако закон этот проявляется не всегда. Степень сокращения сердечной мышцы зависит не только от силы раздражителя, но и от величины ее предварительного растяжения, а также от температуры и состава питающей ее крови.

Возбудимость сердечной мышцы непостоянна. Она изменяется по ходу возбуждения. В начальном его периоде сердечная мышца невосприимчива (рефрактерна) к повторным раздражениям. Этот период называется фазой абсолютной рефрактерности. У человека она длится 0,2–0,3 с, т.е. совпадает со временем сокращения сердца. По окончании фазы абсолютной рефрактерности возбудимость сердечной мышцы постепенно восстанавливается и на очень короткое время становится выше исходной.

При действии частых раздражителей сердечная мышца не отвечает на те из них, которые поступают в фазе абсолютной рефрактерности. Если же дополнительный внеочередной импульс действует на сердце в тот момент, когда его возбудимость уже восстановилась, то возникает дополнительное сокращение сердца, называемое экстрасистолой. Следующий очередной импульс при этом попадает к сердцу в фазе его рефрактерности. Сердце на него не реагирует, и поэтому после экстрасистолы наблюдается удлиненная (компенсаторная) пауза.

Проводимость сердца. Она обеспечивает распространение возбуждения от клеток водителей ритма по всему миокарду. Распространение возбуждения по сердцу осуществляется электрическим путем. Потенциал действия, возникший в одной мышечной клетке, является раздражителем для других. Способность к проведению возбуждения зависит от структурных особенностей мышечных волокон сердца и от многих других факторов. Например, она увеличивается при повышении температуры и снижается при недостатке кислорода. Разные отделы сердца имеют разную проводимость. Это зависит от содержания в них гликогена и от

длительности рефрактерных фаз. Периферические разветвления проводящей системы сердца расположены непосредственно под эндокардом. Поэтому возбуждение охватывает, прежде всего, внутренние слои сердца и затем распространяется наружу. Вследствие этого скорость распространения возбуждения по сердцу зависит не только от особенностей проводящей системы, но и от толщины мышечных стенок.

Сократимость сердечной мышцы. Она обуславливает увеличение напряжения или укорочения ее мышечных волокон при возбуждении. Сокращение сердечной мышцы, вызванное одним стимулом, длится дольше, чем одиночное сокращение скелетной мышцы. Это зависит от относительно меньшей лабильности сердечной мышцы. В физиологических условиях каждая волна возбуждения в сердце сопровождается его сокращением. В искусственных условиях эта закономерность может нарушаться. Например, при отсутствии кальция в растворе, питающем сердце, возбуждение не сопровождается его сокращением.

Поставщиком энергии для сокращения сердечной мышцы служат макроэргические фосфорсодержащие вещества. Восстановление их происходит за счет энергии, освобождающейся при дыхательном и гликолитическом фосфорилировании. При этом преобладающими являются аэробные реакции.

7.2. Фазы сердечного цикла

Деятельность сердца характеризуется непрерывной сменой сокращений и расслаблений. Сокращение сердца называется систолой, расслабление – диастолой. Сердечный цикл состоит из трех фаз:

- 1) систола предсердий (в этой фазе желудочки расслаблены и наполняются кровью);
- 2) систола желудочков (кровь под большим давлением выбрасывается правым желудочком в легочную артерию, левым – в аорту);
- 3) общая диастола сердца (мускулатура предсердий и желудочков расслаблена).

Длительность сердечного цикла зависит от частоты сердцебиений. При сердечном ритме 75 ударов в 1 мин. она составляет 0,8 с. Систола предсердий при этом равна 0,10 с, систола желудочков – 0,33 с, диастола желудочков – 0,47 с. Общая диастола сердца, продолжаясь 0,37 с, занимает несколько меньше половины времени сердечного цикла.

Начальный период систолы желудочков, когда еще не все мышечные волокна его охвачены возбуждением, называется фазой асинхронного сокращения. В покое она продолжается 0,05–0,06 с. Давление в желудочках в это время постепенно нарастает, что ведет к закрытию атриовентрикулярных клапанов. Следующая фаза систолы желудочков, при которой их полости полностью изолированы от предсердий и артериальных сосудов, называется фазой изометрического сокращения. Она длится около 0,03–0,05 с. В этой фазе давление внутри желудочков резко нарастает, что ведет к раскрытию полулунных клапанов. За изометрической фазой следует период систолы сердца, называемый фазой изгнания крови из желудочков. Она длится около 0,25 с. Диастола желудочков начинается протодиастолическим периодом. В это время их мускулатура постепенно расслабляется, но полулунные клапаны остаются еще открытыми. Дальнейшее расслабление мускулатуры желудочков и уменьшение в них давления ведут к закрытию полулунных клапанов. Период расслабления желудочков при закрытых клапанах и изоляции их полостей от предсердий называется фазой изометрического расслабления. Она длится 0,08 с. Затем атриовентрикулярные клапаны раскрываются, и желудочки наполняются кровью из предсердий. Фаза наполнения желудочков длится 0,35 с, в конце ее происходит сокращение предсердий, продолжающееся 0,1 с.

При физической работе наряду с учащением сердцебиений изменяется фазовая структура сердечного цикла.

7.3. Систолический и минутный объемы крови

Систолическим, или *ударным*, объемом называется количество крови, выбрасываемое сердцем за одно сокращение. Эта величина зависит от количества крови, притекающей к сердцу, и от силы сердечных сокращений.

В состоянии покоя у взрослых здоровых людей систолический объем крови равен в среднем 60–80 мл. При систоле желудочков выбрасывается не вся кровь, содержащаяся в них, а лишь около половины. Остающаяся в желудочках кровь называется *резервным объемом*. Благодаря наличию резервного объема крови систолический объем может резко увеличиваться уже при первых сокращениях сердца после начала работы. Кроме резервного объема в желудочках сердца имеется еще *остаточный объем крови*, который не выбрасывается даже при самом сильном сокращении.

При мышечной деятельности систолический объем крови возрастает до 100–150 мл. В отдельных случаях он может повышаться до 180–200 мл. Увеличение систолического выброса является одним из важнейших факторов, обеспечивающих усиление кровоснабжения работающих органов. Систолический объем крови достигает наибольших величин при относительно легкой работе, потребность в кислороде при которой не превышает 40 % аэробных возможностей организма. При повышении мощности работы систолический объем крови либо стабилизируется на достигнутом уровне, либо начинает снижаться. Механизм этого явления не вполне ясен. Возможно, оно связано с учащением сердечбиений и укорочением наполнения кровью полостей сердца.

Количество крови, выбрасываемое сердцем в течение 1 мин., называется *минутным объемом крови*. Этот показатель зависит от частоты сердечбиений и систолического объема крови. В состоянии покоя у взрослых людей минутный объем крови составляет в среднем 5–6 л.

На минутный объем крови влияет величина поверхности тела. Поэтому для сравнительной его оценки определяют так называемый сердечный индекс. Он вычисляется путем деления минутного объема крови на площадь поверхности тела и равен у взрослых людей в среднем 2,5–3,5 л/мин/м².

При мышечной деятельности минутный объем крови увеличивается, что необходимо для обеспечения кровоснабжения работающих органов.

При легкой работе минутный объем крови нарастает до 10–15 л. У тренированных людей при очень напряженной мышечной деятельности он может достигать 30–35 и более литров.

При легкой работе минутный объем крови возрастает за счет увеличения систолического объема и учащения сердечного ритма. При повышении мощности работы дальнейшее увеличение минутного объема крови обусловлено главным образом учащением сердечбиений.

Минутный объем крови является важнейшим показателем производительности работы сердца.

Величина минутного объема крови зависит от кислородной потребности, которая, в свою очередь, обусловлена мощностью выполняемой работы. Поэтому между величиной минутного объема и мощностью работы должна быть прямая зависимость. Однако эта зависимость наблюдается не всегда. Усиление кровоснабжения работающих органов происходит не только за счет абсолютного увеличения минутного объема крови, но и за счет его

перераспределения. При этом, чем рациональнее распределение циркулирующей крови, тем при прочих равных условиях меньше нарастает минутный объем крови.

7.4. Основные сведения о гемодинамике

Движение крови по кровеносным сосудам обусловлено разностью давления в артериях и венах. Оно подчинено законам гидродинамики. Движущаяся кровь на всех участках своего пути испытывает сопротивление, которое зависит от ее вязкости, а также от длины и диаметра кровеносного сосуда.

Сопротивление кровотоку в разных отделах сосудистой системы неодинаково. Эта величина, прежде всего, зависит от диаметра сосуда. При уменьшении диаметра в 2 раза сопротивление току крови возрастает в 16 раз. Наибольшее сопротивление кровотоку создается в артериолах и капиллярах, диаметр которых очень мал. Давление крови, обеспечиваемое деятельностью сердца, постепенно снижается по ходу кровеносной системы. При этом в артерии оно уменьшается на 10 %, в артериолах и капиллярах – на 85%. Таким образом, наибольшая часть энергии, освобождаемой сердцем при сокращении, затрачивается на продвижение крови по артериям и капиллярам.

Количество крови (Q), проходящее в единицу времени через всю кровеносную систему, тем больше, чем больше разность давлений в ее артериальном (P_a) и венозном (P_b) концах и чем меньше сопротивление току крови (R):

$$Q = \frac{P_a - P_b}{R}.$$

Это отношение отражает основной гидродинамический закон и определяет как величину общего кровотока в организме, так и величину кровоснабжения отдельных органов. При изучении величины кровотока различают его объемную и линейную скорости.

Объемной скоростью кровотока называют количество крови, протекающее через всю кровеносную систему в единицу времени. Эта величина аналогична минутному объему крови. Она измеряется в мл/мин и мл/сек. Различают общую объемную скорость кровотока и местную, относящуюся к отдельному органу. Как общая, так и местная скорости кровотока непостоянны. При физической работе нарастают и общая объемная скорость и местная в активных органах. В неактивных же органах объемная скорость кровотока при физической работе уменьшается (табл. 7.1).

Таблица 7.1

Объемная скорость кровотока (общая и в разных органах) у человека в покое и при физической работе (по Вейду и Бишопу)

Показатели	Объемная скорость кровотока (мл/мин)			
	состояние покоя	физическая работа		
		легкая	средняя	тяжелая
Общая объемная скорость кровотока	5800	9500	17500	25000
Скелетные мышцы	1200	4500	12500	22000
Мозг	750	750	750	750
Сердце	250	350	750	1000
Органы брюшной полости (без почек)	1400	1100	600	300
Почки	1100	900	600	250
Кожа	700	1500	1900	600
Другие органы	600	400	400	100

Данные, приведенные в табл. 7.1, показывают, что при физической работе наряду с увеличением общей объемной скорости кровотока резко повышается кровоснабжение скелетных мышц и сердца. Кровоток в мозгу при этом остается неизменным, кровоснабжение же внутренних органов резко уменьшается.

Линейной скоростью кровотока называют скорость движения частиц крови вдоль сосуда. Эта величина, измеренная в см/с, прямо пропорциональна объемной скорости кровотока и обратно пропорциональна площади сечения кровеносного русла. Линейная скорость неодинакова для всех частиц передвигающейся крови: она больше в центре сосуда и меньше около его стенок.

Линейная скорость кровотока неодинакова в разных отделах сосудистой системы (рис. 7.3). Высокая в аорте и артериях, она резко снижается в капиллярах, общая площадь сечения которых в 500–600 раз больше площади сечения аорты. В венах линейная скорость кровотока вновь повышается, что объясняется их меньшим общим кровотоком по сравнению с капиллярами.

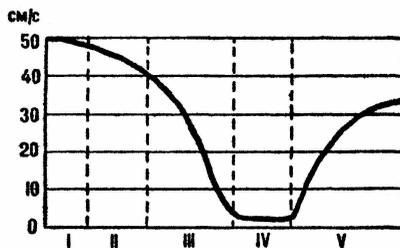


Рис. 7.3. Линейная скорость кровотока в разных отделах сосудистой системы
I – аорта; *II* – артерии; *III* – артериолы; *IV* – капилляры; *V* – вены

О средней линейной скорости кровотока можно судить по времени полного кругооборота крови. При состоянии мышечного покоя он осуществляется в течение 21–23 с. При физической работе это время уменьшается. Ускорение кровотока зависит от мощности работы. При легкой физической работе полный кругооборот крови происходит в течение 15 с, при тяжелой – в течение 8–9 с. Линейная скорость кровотока по артериям может возрасть при работе более чем в 5 раз.

7.5. Кровяное давление

При каждом сокращении сердца в артерии выбрасывается под большим давлением некоторое количество крови. Ее свободному передвижению препятствует сопротивление периферических сосудов. В итоге в кровеносных сосудах создается давление, называемое *крывяным давлением*. Оно неодинаково в различных отделах сосудистой системы. Являясь наибольшим в аорте и крупных артериях, кровяное давление снижается в мелких артериях, артериолах, капиллярах, венах и становится ниже атмосферного в полых венах.

Величина артериального давления зависит от количества крови, поступающей в единицу времени из сердца в аорту, от интенсивности оттока крови из центральных сосудов на периферию, от емкости сосудистого русла, от упругого сопротивления артериальных стенок и от вязкости крови. Поступление крови в артерии, т. е. систолический объем крови, зависит от силы сокращения сердца. Отток крови из артерий зависит от сопротивления в периферических сосудах. Поэтому давление в артериях будет тем выше, чем сильнее сокращения сердца и чем больше периферическое сопротивление.

Давление в артериях неодинаково на протяжении сердечного цикла. Оно больше в момент систолы и меньше при диастоле. Наибольшее давление в артериях называется *систолическим* или *максимальным*, наименьшее – *диастолическим* или *минимальным*. Давление в артериях во время диастолы желудочков не падает до 0. Оно поддерживается благодаря упругости артериальных стенок, растянутых во время систолы. При систоле желудочков артерии наполняются кровью. Та кровь, которая не успевает пройти далее в периферические сосуды, растягивает стенки крупных артерий. Во время диастолы кровь в артериях не испытывает давления со стороны сердца. В это время на нее оказывают давление лишь артериальные

стенки, растянутые при систоле сердца и возвращающиеся благодаря своей упругости в исходное состояние.

Колебания кровяного давления при систоле и диастоле сердца происходят лишь в аорте и артериях. В артериолах же, капиллярах и венах давление крови постоянно на всем протяжении сердечного цикла. Давление в артериолах отражает уровень так называемого среднего давления в артериях. Среднее артериальное давление есть величина, результирующая все переменные значения давления на протяжении сердечного цикла. Оно представляет собой ту среднюю величину давления, которое могло бы обеспечить течение крови в артериях без колебаний давления при систоле и диастоле. Это означает, что среднее давление выражает энергию непрерывного движения крови. Величина среднего давления ближе к диастолическому давлению. Это объясняется более продолжительным снижением давления при диастоле по сравнению с его повышением при систоле.

Методы определения артериального давления. Артериальное давление можно измерять прямым или косвенным методом.

При прямом методе в артерию вводится полая игла, соединенная с манометром. Это наиболее точный метод определения артериального давления. Однако он требует хирургического вмешательства и поэтому мало пригоден для массовых исследований.

Более распространенным является косвенный (манжеточный) метод определения величин кровяного давления, предложенный Рива-Роччи в 1896 г. Он основан на измерении той величины давления, которая необходима для полного сжатия артерии и прекращения в ней тока крови. Для этого на конечность испытуемого накладывают манжету, соединенную с резиновой грушей (служащей для нагнетания воздуха) и ртутным или механическим манометром. При нагнетании воздуха в манжету происходит сдавливание конечности и проходящей в ней артерии. В тот момент, когда давление в манжете становится выше систолического, пульсация на периферическом конце артерии прекращается. Появление первого пульсового толчка при уменьшении давления в манжете соответствует величине систолического давления в артерии. Этим способом можно определить лишь величину систолического давления.

Для определения систолического и диастолического давлений применяется звуковой, или аускультативный, метод (от лат. *auscultatio* – выслушивание), предложенный Н.С. Коротковым в 1905 г. При этом методе используются те же манжета и манометр, что и при способе Рива-Роччи. Но о величине кровяного давления в артерии судят не по

появлению пульса, а по возникновению и исчезновению звуков, которые выслушиваются на артерии ниже места наложения манжеты. Эти звуки возникают лишь тогда, когда кровь течет по сжатой артерии. При определении величин кровяного давления аускультативным способом воздух нагнетается в манжету до полного сжатия плечевой артерии и прекращения звуков. После этого давление в манжете медленно снижается. Когда оно понижается настолько, что давление крови при систоле оказывается выше, чем давление в манжете, то на артерии начинают выслушиваться звуки, обусловленные током крови под манжетой при систоле. Показание манометра, соответствующее появлению этих звуков, характеризует систолическое давление. При дальнейшем снижении давления в манжете звуки сначала усиливаются, а затем исчезают. В этот момент давление в манжете становится равным давлению в артерии при расслаблении сердца. Показание манометра при этом соответствует величине диастолического давления.

Показатели кровяного давления. У взрослых здоровых людей систолическое давление в плечевой артерии чаще всего находится в пределах от 110 до 125 мм рт. ст. По данным Всемирной организации здравоохранения, у лиц 20–60 лет систолическое давление до 140 мм рт. ст. является нормотоническим, выше 140 мм рт. ст. – гипертоническим, ниже 100 мм рт. ст. – гипотоническим. Среднее давление у здоровых людей находится в пределах 80–90 мм рт. ст. Диастолическое давление обычно на 10 мм рт. ст. превышает половину систолического давления, т.е. составляет 60–80 мм рт. ст. Разница между систолическим и диастолическим давлениями называется *пульсовым давлением* или *пульсовой амплитудой*. Ее величина равна в среднем 40 мм рт. ст. При повышении или понижении систолического давления соответственно изменяются и среднее, и диастолическое.

У людей пожилого возраста кровяное давление в связи с увеличением жесткости артериальных стенок выше, чем у людей молодого возраста. У детей кровяное давление ниже, чем у взрослых.

Кровяное давление в разных артериях неодинаково. Оно может быть различным даже в артериях одного калибра, например в правой и левой плечевых артериях. Еще чаще разность давлений отмечается в артериях верхних и нижних конечностей. Впервые этот факт был отмечен И.М. Сеченовым (1851). У большинства людей кровяное давление выше в артериях нижних конечностей. Различие в величинах давления в артериях одинакового калибра обусловлено неодинаковым функциональным состоянием их стенок.

Кровяное давление изменяется под воздействием различных факторов. Например, оно повышается при эмоциональном возбуждении (страх, гнев и др.). Это происходит в результате усиления деятельности сердца и сужения сосудистого русла.

Физическая работа также ведет к изменению кровяного давления. Аускультативное определение артериального давления (по Короткову), обычно проводимое уже после окончания работы (в периоде восстановления), показывает, что систолическое давление в это время может быть повышенным до 150–200 мм рт. ст. Степень его увеличения зависит от мощности работы и индивидуальных особенностей человека. Среднее давление и диастолическое под влиянием работы изменяются меньше, чем систолическое. После длительной напряженной мышечной деятельности диастолическое давление, а в некоторых случаях и систолическое оказываются ниже исходных величин, что обусловлено значительным расширением сосудистого русла в работавших мышцах.

Под влиянием работы кровяное давление в разных сосудистых областях тела изменяется неодинаково. В артериях неработающих конечностей оно возрастает значительно, чем в работающих. Это объясняется суммированием центральной волны повышенного давления с волной, отраженной от периферии. Последняя возникает в результате сужения артериол в неактивных мышцах при работе других.

7.6. Регуляция деятельности сердца

Кровообращение в организме осуществляется по системе параллельно включенных местных кругов. Объем кровотока в разных областях тела неодинаков. Он больше в активных органах и меньше в неактивных. В зависимости от состояния организма общий объем кровотока также постоянно изменяется. Между работой сердца, просветом и емкостью сосудистого русла и количеством циркулирующей крови имеются определенные соотношения. Они регулируются нервными и гуморальными механизмами.

Работа сердца усиливается при увеличении венозного притока. Мышца сердца при этом сильнее растягивается во время диастолы, что способствует ее более мощному сокращению. Однако эта закономерность проявляется лишь в определенных условиях. Главную же роль в регуляции деятельности сердца играют нервная система и ряд гуморальных факторов.

Иннервация сердца. Сердце иннервируется эфферентными ветвями блуждающего и симпатического нервов. Эти нервы не являются пусковыми, они лишь регулируют возбудимость и проводимость сердечной мышцы, силу и частоту сердцебиений. Эфферентные волокна, находящиеся в ветвях блуждающего нерва, проводят импульсы от рецепторов сердца в нервные центры. Эфферентные волокна блуждающих нервов проводят импульсы, тормозящие деятельность сердца. Тормозящий эффект при раздражении блуждающего нерва проявляется также в понижении возбудимости и проводимости миокарда. При слабом раздражении блуждающих нервов ритм сердечных сокращений урежается, при более сильном происходит остановка сердца. При длительном раздражении блуждающего нерва прекратившиеся вначале сокращения сердца возобновляются, несмотря на продолжающееся раздражение. Это явление, называемое «ускользанием» сердца из-под влияния блуждающего нерва, имеет большое биологическое значение. Благодаря ему, обеспечивается возможность сохранения жизни при длительном раздражении блуждающих нервов, которое могло бы вызвать полную остановку сердца и гибель организма.

Симпатические нервы усиливают деятельность сердца. Раздражение этих нервов ведет к учащению и усилению сердцебиений. Отдельные волокна симпатического нерва, как и волокна блуждающего, по-разному влияют на работу сердца. Одни из них учащают ритм сердечных сокращений, другие усиливают их. Усиливающие нервные волокна являются трофическими, т.е. действующими на сердце путем усиления обмена веществ в миокарде. Раздражение симпатических нервов улучшает проведение возбуждения в сердце и повышает его возбудимость.

Центры сердечных нервов. Центры блуждающих нервов расположены в продолговатом мозгу. Вторые нейроны блуждающего нерва находятся непосредственно в нервных узлах сердца. Отростки этих нейронов иннервируют синоатриальный узел мышцы предсердий и атриовентрикулярный узел. Миокард желудочков сердца не иннервируется блуждающим нервом.

Нейроны симпатических нервов расположены в верхних сегментах грудного отдела спинного мозга, отсюда возбуждение передается в шейные и верхние грудные симпатические узлы и далее к сердцу. Импульсы с нервных окончаний на сердце передаются посредством медиаторов. Для блуждающих нервов медиатором служит ацетилхолин, для симпатических – норадреналин.

Центры блуждающего нерва постоянно находятся в состоянии некоторого возбуждения (тонуса), степень которого изменяется под влиянием центростремительных импульсов от разных рецепторов тела. При стойком повышении тонуса этих нервов сердцебиения становятся реже, возникает синусовая брадикардия. Тонус центров симпатических нервов выражен слабее. Возбуждение в этих центрах усиливается при эмоциях и мышечной деятельности, что ведет к учащению и усилению сердечных сокращений.

Рефлекторная регуляция деятельности сердца. В рефлекторной регуляции деятельности сердца участвуют центры продолговатого и спинного мозга, гипоталамуса, мозжечка и коры больших полушарий, а также рецепторы некоторых сенсорных систем (зрительной, слуховой, двигательной, вестибулярной). Большое значение в регуляции сердца и кровеносных сосудов имеют импульсы от сосудистых рецепторов, расположенных в рефлексогенных зонах. Такие же рецепторы имеются в самом сердце. Часть этих рецепторов воспринимает изменения давления в сосудах (барорецепторы). Хеморецепторы возбуждаются в результате сдвигов химического состава плазмы крови при увеличении в ней концентрации углекислого газа или снижении концентрации кислорода.

На деятельность сердечно-сосудистой системы влияют импульсы от рецепторов легких, кишечника, раздражение тепловых и болевых рецепторов, эмоциональных и условнорефлекторных воздействий. В частности, при повышении температуры тела на 1 °С частота сердцебиений возрастает на 10 ударов в минуту.

Гуморальная регуляция деятельности сердца. На деятельность сердца влияют некоторые гормоны и электролиты.

Гормоны надпочечника адреналин и норадреналин вызывают учащение и усиление сердечных сокращений. Их действие подобно действию симпатического нерва.

Гормон щитовидной железы тироксин усиливает восприимчивость сердца к импульсам, поступающим по блуждающим и симпатическим нервам. При избытке тироксина в крови в состоянии покоя, когда преобладает влияние блуждающих нервов, деятельность сердца может быть резко приторможенной. При возбуждении же симпатического нерва сокращения сердца чрезмерно сокращаются.

Электролиты имеют большое значение для нормальной деятельности сердца. Изменение концентрации в крови ионов калия и кальция влияет на автоматию сердца и его сократительные свойства. При избытке ионов калия урежается ритм и уменьшается сила сокращений сердца, снижаются его возбудимость и проводимость.

Ионы кальция учащают ритм и усиливают сердечные сокращения, повышают возбудимость и проводимость миокарда. При избытке кальция сердце останавливается в систоле. При недостатке кальция происходит ослабление сердечных сокращений.

7.7. Регуляция функционального состояния сосудов

Функциональное состояние сосудистой системы, как и сердца, регулируется нервными и гуморальными влияниями.

Нервные влияния на сосуды. Нервы, регулирующие тонус сосудов, называются сосудодвигательными и состоят из двух частей – сосудосуживающих и сосудорасширяющих. Симпатические нервные волокна, входящие в состав передних корешков спинного мозга, оказывают суживающее действие на сосуды кожи, органов брюшной полости, почек, легких и мозговых оболочек, но расширяют сосуды сердца. Сосудорасширяющие влияния оказываются парасимпатическими волокнами, которые выходят из спинного мозга в составе задних корешков.

Определенные взаимоотношения сосудосуживающих и сосудорасширяющих нервов поддерживаются сосудодвигательным центром, расположенным в продолговатом мозге. Сосудодвигательный центр состоит из прессорного (сосудосуживающего) и депрессорного (сосудорасширяющего) отделов. Главная роль в регуляции тонуса сосудов принадлежит прессорному отделу. Кроме того, существуют высшие сосудодвигательные центры, расположенные в коре головного мозга и гипоталамусе, и низшие – в спинном мозге. Нервная регуляция тонуса сосудов осуществляется и рефлекторным путем. На основе безусловных рефлексов вырабатываются сосудистые условные реакции на слова, вид объекта, эмоции и др.

Основными естественными рецептивными полями, где возникают рефлексы на сосуды, являются кожа и слизистые оболочки (экстерорецептивные зоны) и сердечно-сосудистая система (интерорецептивные зоны). Главнейшими интерорецептивными зонами являются синокаротидная и аортальная; в дальнейшем подобные зоны были открыты в устье полых вен, в сосудах легких и желудочно-кишечного тракта.

Гуморальные влияния на сосуды. Гуморальная регуляция тонуса сосудов осуществляется как сосудосуживающими, так и сосудорасширяющими веществами. К первой группе относятся гормоны мозгового слоя надпочечников – адреналин и норадреналин,

а также задней доли гипофиза – вазопрессин. К числу гуморальных сосудосуживающих факторов относятся серотонин, образующийся в слизистой оболочке кишечника, в некоторых участках головного мозга и при распаде тромбоцитов. Аналогичный эффект оказывает образующееся в почках вещество ренин, который активирует находящийся в плазме глобулин – гипертинзиноген, превращая его в активный гипертензин (ангиотонин).

В настоящее время во многих тканях тела обнаружено значительное количество сосудорасширяющих веществ. Таким эффектом обладает медулин, вырабатываемый мозговым слоем почек, и простогландины, обнаруженные в секрете предстательной железы. В подчелюстной и поджелудочной железах, в легких и коже установлено наличие весьма активного полипептида – брадикинина, который вызывает расслабление гладкой мускулатуры артериол и понижает кровяное давление. К сосудорасширяющим веществам также относятся ацетилхолин, образующийся в окончаниях парасимпатических нервов, и гистамин, находящийся в стенках желудка, кишечника, а также в коже и скелетных мышцах (при их работе).

Все сосудорасширяющие вещества, как правило, действуют местно, вызывая дилатацию капилляров и артериол. Сосудосуживающие вещества преимущественно оказывают общее действие на крупные кровеносные сосуды.

ГЛАВА 8. ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

Дыханием называется комплекс физиологических процессов, обеспечивающих потребление кислорода и выделение углекислого газа тканями живого организма. В основе дыхательной функции лежат тканевые окислительно-восстановительные биохимические процессы, обеспечивающие обмен энергии в организме человека, животных и растений.

Обмен газов, или потребление кислорода и выделение углекислого газа, между организмом и окружающей газовой средой осуществляется путем сложного взаимодействия систем дыхания, кровообращения и крови. Утилизация кислорода и выделение углекислого газа тканями зависят от окислительно-восстановительного потенциала клеток, а также от физических свойств тканевых структур, определяющих скорость диффузии кислорода и углекислого газа через клеточные мембраны.

Газообмен является многозвеньевым процессом. Поступающий в легкие кислород переходит в кровь, доставляется к тканям, переходит через стенки капилляров в межтканевую жидкость и утилизируется клетками. Углекислый газ из тканей поступает в кровь, доставляется к легким и переходит в альвеолярный воздух, состав которого поддерживается на относительно определенном уровне за счет вентиляции легких. Такой взаимосвязанный обмен газов в организме может быть схематически представлен в следующей последовательности:

- 1) внешнее (легочное) дыхание, или обмен газов между внешней средой и альвеолами легких (рис. 8.1);
- 2) обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью капилляров легких;
- 3) перенос кровью кислорода и углекислого газа;
- 4) обмен газов между кровью капилляров и тканями организма;
- 5) внутриклеточное, или тканевое, дыхание (подробно рассматривается в курсе биохимии).

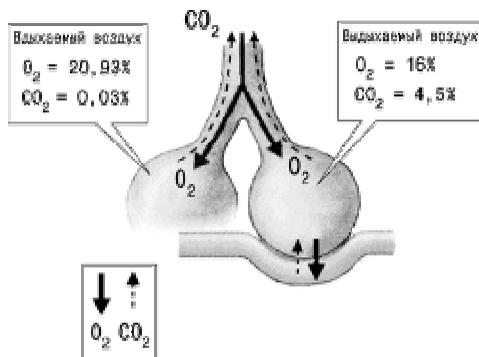


Рис. 8.1. Легочный пузырек. Газообмен в легких

8.1. Внешнее дыхание

Общие положения. Атмосферный воздух попадает через нос и рот в трахею, переходит в правый и левый бронхи, которые древовидно разветвляются. Из мелких бронхов воздух через бронхиолы заполняет легочные пузырьки – альвеолы, стенки которых состоят из эпителиальных клеток и опорной соединительной ткани. Сквозь альвеолярную мембрану происходит обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью, протекающей по капиллярам, оплетающим легочные пузырьки.

Обновление воздуха в альвеолах происходит благодаря изменениям объема грудной клетки в результате сокращения межреберных дыхательных мышц и диафрагмы. Дыхательные движения оказывают механическое влияние на органы средостения: сердце с крупными кровеносными сосудами, грудной проток лимфатической системы и пищевод. Важное значение для осуществления вдоха и выдоха имеет герметически замкнутая *плевральная полость*, точнее, плевральная щель. Она образована висцеральным (покрывающим легкое) и париетальным (выстилающим изнутри грудную клетку) листками плевры и заполнена небольшим количеством жидкости.

Механизмы вдоха и выдоха. Дыхательные движения – вдох и выдох – периодически изменяют объем грудной клетки.

При вдохе объем грудной клетки благодаря сокращению наружных межреберных мышц диафрагмы увеличивается. Сокращение наружных межреберных мышц вызывает приподнимание ребер с грудной костью и, следовательно, увеличение грудной полости в передне-заднем и боковых направлениях. Сокращение мышечных волокон диафрагмы вызывает уплощение ее купола. Перегородка между грудной и брюшной полостями опускается, что также приводит к увеличению размера грудной клетки в вертикальном направлении. При этом происходит некоторое сдавливание органов брюшной полости.

После окончания сокращения наружных межреберных и диафрагмальной мышц начинается выдох. В условиях спокойного дыхания опускание ребер при выдохе происходит пассивно, за счет эластической тяги растянутого при вдохе связочного аппарата. При более глубоком дыхании опускание ребер происходит активно, в результате сокращения внутренних межреберных мышц. Органы брюшной полости, смещенные вследствие сокращения диафрагмальной мышцы после ее расслабления, вдавливают купол диафрагмы в грудную полость, уменьшая ее размеры в вертикальном направлении. Таким образом, выдох характеризуется уменьшением всех размеров грудной полости.

В конце выдоха ребра вместе с грудной костью опущены (рис. 8.2), купол диафрагмы глубоко вдается в грудную полость. Дыхательные мышцы расслаблены.

Причины перемещения воздуха при дыхательных движениях. При вдохе легкие следуют за движением грудной клетки, хотя и не срощены с ее стенкой. Это происходит потому, что щелевидное плевральное пространство, отделяющее стенку легкого от стенки грудной клетки, не увеличивается, так как не имеет сообщения с

воздухом. В результате с увеличением размеров грудной полости легкие расширяются, и давление в них становится ниже атмосферного. Между полостью легких и наружным воздухом возникает разность давлений, которая определяет закономерный переход воздуха из атмосферы внутрь легких, в которых давление ниже атмосферного. Таким образом, причиной поступления воздуха в легкие является понижение в них давления вследствие увеличения объема грудной полости.

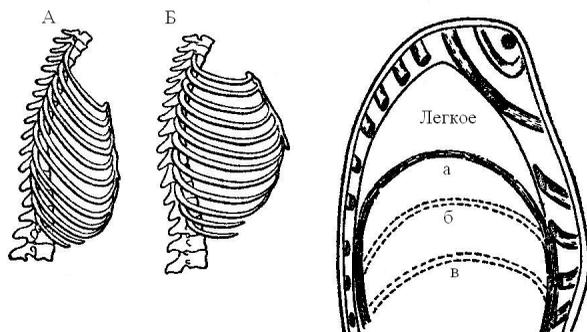


Рис. 8.2. Изменение положения грудной клетки при выдохе (А), вдохе (Б) и положения диафрагмы при выдохе (а), обычном вдохе (б) и глубоком вдохе (в)

Во время выдоха объем грудной полости уменьшается, и воздух в легких сжимается, чему способствует укорочение эластической ткани легких, растянутой во время вдоха. В силу того, что давление в полости легких становится выше атмосферного, воздух выходит в атмосферу. Следовательно, причиной выхода воздуха из легких является повышение давления в них, которое происходит в результате уменьшения размеров грудной полости. Разность давлений (в покое примерно 2 мм рт. ст.) имеет место только во время дыхательных движений. Как только изменение объема грудной полости прекращается, давление в ней становится равным атмосферному, и вдыхание или выдыхание воздуха прекращается.

Эластическая тяга легких. В процессе вдоха и выдоха большое значение имеет растяжимость легочной ткани. В результате возрастного роста и развития легких и грудной клетки возникает постоянная тяга легких, стремящихся спастись в силу высокой эластичности своих тканей. Поэтому в плевральной щели, в которой висцеральный листок плевры (покрывающий легкое) и париетальный листок плевры (выстилающий стенки грудной полости) плотно

прижаты друг к другу, всегда поддерживается отрицательное давление.

Как известно, зависимость объемов и давлений для идеально упругого тела является прямолинейной. Для легочной ткани эта зависимость иная. Если давление в легких увеличить, начиная от уровня выдоха при атмосферном давлении (путем вдувания воздуха через трубочку, вставленную в трахею), вначале объем увеличивается в небольшой степени, а затем быстро возрастает. При приближении к предельному объему увеличение его вновь становится незначительным. Следовательно, между объемом и давлением в легких нет прямолинейной связи, эластические же свойства легких изменяются в зависимости от их предшествующего состояния.

Роль поверхностного натяжения. В настоящее время доказана существенная роль поверхностного натяжения пленки (внутриальвеолярной жидкости), выстилающей альвеолы.

Расчеты показали, что величина поверхностного натяжения в альвеолах должна быть столь высокой, что для их расправления, при дыхании необходимо давление, в несколько раз превышающее действительное. Если исключить роль поверхностного натяжения, заполнив легкие физиологическим раствором, то можно убедиться, что их растяжимость значительно повышается, взаимосвязь давления и объема приближается к прямолинейной и почти полностью устраняется различие в изменении давления и объема при исходных уровнях спавшегося и растянутого воздухом легкого. Вместе с тем роль поверхностного натяжения в альвеолах оказалась значительно меньшей по сравнению с расчетными данными. Это связано со специальным активно действующим на поверхностное натяжение веществом. Оно образуется в митохондриях клеток альвеолярного эпителия и условно названо *сурфактантом* (от англ. *surface* – поверхность, *act* – действие). Это вещество значительно снижает величину поверхностного натяжения.

Кроме *эластического сопротивления* дыханию тканей легких следует учитывать и *неэластическое сопротивление*, зависящее от трения при дыхательном перемещении тканей легких. Такое перемещение тканей вызывается разностью давлений в легких и атмосфере, создаваемой работой мышц, взаимодействующих с эластическими силами и силой тяжести тканей грудной клетки. Заполнение легких воздухом происходит весьма неравномерно и зависит от положений грудной клетки и работы дыхательных мышц.

Общая емкость легких. Суммарная величина воздуха, которую могут вместить легкие при максимальном вдохе, называется *общей емкостью легких*.

В общей емкости легких можно выделить четыре составляющих ее компонента: дыхательный объем, резервный объем вдоха, резервный объем выдоха, остаточный объем.

Дыхательным объемом называется количество воздуха, проходящего через легкие при одном вдохе (выдохе). В покое он равен примерно 350–800 мл, при мышечной работе может достигать 1–2 л и больше. *Резервный объем вдоха* составляет воздух, который дополнительно можно вдохнуть после обычного вдоха. Резервным объемом выдоха называется объем воздуха, который еще можно выдохнуть после обычного выдоха. *Остаточным* называется *объем* воздуха, который остается в легких после максимального выдоха.

Сумма дыхательного воздуха, резервного объема вдоха и резервного объема выдоха составляет жизненную емкость легких (ЖЕЛ). Прямым путем при помощи спирометра регистрируют ЖЕЛ и три составляющие ее объема. Полученные индивидуальные величины ЖЕЛ сопоставляют с так называемыми должными величинами, т.е. со средними для людей определенного пола, роста, веса и возраста. Должные величины можно определить по номограмме или по специальным таблицам. Отклонения ЖЕЛ в пределах $\pm 20\%$ от должной не являются существенными.

Величина ЖЕЛ зависит от роста, веса, положения тела и многих других факторов и колеблется в широких пределах – от 1500, до 7500 мл. Она несколько больше в положении стоя по сравнению с положениями сидя и лежа.

При спортивных позах величина ЖЕЛ может значительно изменяться. Например, при положении стойка на лопатках согнувшись ЖЕЛ существенно уменьшается, и главным образом из-за резкого уменьшения резервных объемов выдоха и вдоха.

В состав дыхательного воздуха входит объем так называемого мертвого, или вредного, пространства, образуемого воздухоносными путями, заполненными не участвующим в газообмене воздухом. Слово «вредное» является условным, поскольку заполняющий это пространство воздух играет положительную роль в поддержании оптимальной влажности и температуры альвеолярного воздуха. Различают понятия анатомическое «*мертвое пространство*» (объемом примерно 140 мл) и функциональное вредное пространство, которое при мышечной работе может увеличиваться в 2 раза и более

из-за несоответствия вентиляции и кровотока в значительных участках легочной ткани.

8.2. Вентиляция легких

Для газообмена между организмом и атмосферным воздухом большое значение имеет вентиляция легких, способствующая обновлению состава альвеолярного воздуха. Количественным показателем легочной вентиляции является *минутный объем дыхания* (МОД). Он равен произведению дыхательного объема на число дыханий в 1 мин.

Вентиляцию легких определяют путем забора выдыхаемого воздуха в резиновые емкости (мешки Дугласа) с последующим пропусканием воздуха через газовые счетчики. В настоящее время используются и миниатюрные счетчики (турбинки), вмонтированные в дыхательную маску. Для сопоставления величин объемов вентилируемого воздуха их приводят к строго определенным условиям температуры, атмосферного давления и насыщенности парами воды (поправка *BTPS*). При расчете объемов кислорода и углекислого газов легочная вентиляция приводится к температуре 0°, 760 мм рт. ст. и сухому газу (поправка *STPD*). Это позволяет точно рассчитать объемы газов в единых условиях.

Из воздуха альвеол кислород переходит в кровь, и в него поступает углекислый газ. Поэтому альвеолярный воздух содержит меньше кислорода и больше углекислого газа по сравнению с воздухом, вдыхаемым из атмосферы. Ниже приводятся данные состава вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха при спокойном дыхании (в %).

Воздух	Кислород	Углекислый газ	Азот
Вдыхаемый	20,94	0,03	79,03
Выдыхаемый	16,30	4,00	79,70
Альвеолярный	14,40	5,60	80,00

Выдыхаемый воздух состоит из смеси альвеолярного и воздуха вредного пространства, по составу не отличающегося от атмосферного. Поэтому выдыхаемый воздух содержит больше кислорода и меньше углекислого газа по сравнению с альвеолярным. Назначение легочной вентиляции состоит в поддержании относительно постоянного уровня парциального давления (Парциальное давление газа – часть общего давления газовой смеси,

приходящаяся на долю того или иного газа в газовой смеси.) кислорода и углекислого газа в альвеолярном воздухе. При барометрическом давлении 760 мм рт. ст. парциальное давление кислорода в нем равно 159 мм рт. ст. В альвеолярном воздухе парциальное давление водяного пара равно 47 мм рт. ст., и, следовательно, на другие газы приходится $760 - 47 = 713$ мм рт. ст. При содержании в альвеолярном воздухе 14,3 % кислорода его парциальное давление будет равно 102 мм рт. ст., а 5,6 % углекислого газа – 40 мм рт. ст., на долю 80 % азота – 571 мм рт. ст.

Следует различать понятия *минутный объем вентиляции и минутный объем альвеолярной вентиляции*. Для характеристики последней необходимо из величин МОД вычесть суммарную величину вентиляции мертвого пространства, т.е. того объема воздуха, который не достиг альвеол. К воздуху мертвого пространства относятся и воздух тех альвеол, в которых газообмен происходит не полностью («параллельное» мертвое пространство). Даже в состоянии покоя имеет место неравномерность вентиляции различных участков легкого. Для оценки эффективности альвеолярной вентиляции важное значение имеет соответствие вентиляции кровотоку в кровеносных капиллярах каждой альвеолы и в их группах. При некоторых состояниях организма парциальное давление газов в альвеолярном воздухе и в артериальной крови неодинаково.

Работа дыхательных мышц. Вентиляция легких осуществляется благодаря работе мышц, участвующих в дыхательных движениях. Эта работа связана с преодолением эластического сопротивления и сопротивления дыхательному потоку воздуха (неэластическое сопротивление).

Для регистрации величины работы при дыхании применяется специальный прибор (пневмотахограф). Внутривлебральное давление регистрируют путем записи внутрипищеводного давления, которое равно внутривлебральному. Таким образом, работу дыхательных мышц можно вычислить по следующей формуле:

$$W = \int p dv,$$

где W – работа, p – общее давление, dv – изменение объема системы. Отсюда ясно, что увеличение МОД связано с увеличением работы дыхательных мышц и увеличением стоимости легочной вентиляции. При малых величинах МОД, превышающих величины покоя всего в 2 раза (в пределах 20 л), на работу дыхательных мышц расходуется всего 5–20 мл/мин кислорода, а при МОД в 100 л (десятикратное превышение уровня покоя) кислородная стоимость дыхания достигает 200 мл/мин, т. е. увеличивается в 20 раз. При предельных сдвигах

МОД до 150–200 л потребление кислорода достигает стократного увеличения по сравнению с уровнем покоя. В таких условиях не весь поступающий в организм дополнительный кислород может использоваться для полезной работы.

Возможности и ограничения вентиляции легких. Степень обновления альвеолярного воздуха благодаря легочной вентиляции может изменяться в широких пределах. Например, при мышечной работе легочная вентиляция может увеличиваться по сравнению с уровнем покоя до 25–30 раз. Однако имеется ряд существенных ограничений, затрудняющих использование вентиляции легких для эффективной альвеолярной вентиляции. К ним относится биомеханический фактор, определяющий различное сочетание объемов и емкостей общей емкости легких. Так, жизненная емкость легких (ЖЕЛ) у штангистов при выполнении толчка составляет примерно 65 % по сравнению с ЖЕЛ в положении стоя; максимальная вентиляция легких у борцов в положении моста равна 80 % от максимальной вентиляции легких в положении стоя. Пределы вентиляции легких лимитирует и большая механическая работа мышц, и высокая кислородная стоимость дыхания. В случаях высокого уровня МОД или большой длительности работы возможно значительное снижение коэффициента полезного действия при двигательной деятельности.

Эффективность вентиляции легких может резко снижаться при несоответствии ее кровотоку в легких, неравномерности вентиляции и увеличении функционального вредного пространства.

8.3. Обмен газов в легких и их перенос кровью

Переход O_2 из альвеолярного воздуха в кровь и CO_2 из крови в альвеолы происходит только путем диффузии. Никакого механизма активного транспорта газов здесь не существует. Движущей силой диффузии являются разности (градиенты) парциальных давлений (напряжений) O_2 и CO_2 по обе стороны альвеолярно-капиллярной мембраны или аэрогематического барьера. Напряжение газов в различных средах представлено в табл. 8.1.

Таблица 8.1

Напряжение O_2 и CO_2 (мм рт. ст.) при спокойном дыхании воздухом

Среда	Кислород	Углекислый газ
-------	----------	----------------

Альвеолярный воздух	102	40
Венозная кровь	40	46
Артериальная кровь	100	40
Ткани	10–20	50–60

Кислород и углекислый газ диффундируют только в растворенном состоянии, что обеспечивается наличием в воздухоносных путях водяных паров, слизи и сурфактантов. В ходе диффузии через аэрогематический барьер молекулы растворенного газа преодолевают большое сопротивление, обусловленное слоем сурфактанта, альвеолярным эпителием, мембранами альвеол и капилляров, эндотелием сосудов, а также плазмой крови и мембраной эритроцитов.

Диффузионная способность легких для кислорода очень велика. Это обусловлено огромным числом (сотни миллионов) альвеол и большой их газообменной поверхностью (около 100 м^2), а также малой толщиной (около 1 мкм) альвеолярно-капиллярной мембраны. Диффузионная способность легких у человека примерно равна 25 мл O_2 в 1 мин в расчете на 1 мм рт. ст. градиента парциальных давлений кислорода. Учитывая, что градиент p_{O_2} между притекающей к легким венозной кровью и альвеолярным воздухом составляет около 60 мм рт. ст., этого оказывается достаточно, чтобы за время прохождения крови через легочный капилляр (около 0,8 с) напряжение кислорода в ней успело уравниваться с альвеолярным p_{O_2} .

Диффузия CO_2 из венозной крови в альвеолы даже при сравнительно небольшом градиенте p_{CO_2} (около 6 мм рт. ст.) происходит достаточно легко, так как растворимость CO_2 в жидких средах в 20–25 раз больше, чем у кислорода. Поэтому после прохождения крови через легочные капилляры p_{CO_2} в ней оказывается равным альвеолярному и составляет около 40 мм рт. ст.

Дыхательная функция крови прежде всего обеспечивается доставкой к тканям необходимого им количества O_2 . Кислород в крови находится в двух агрегатных состояниях: растворенный в плазме (0,3 об. %) и связанный с гемоглобином (около 20 об. %) – оксигемоглобин.

Отдавший кислород гемоглобин считают восстановленным или дезоксигемоглобином. Поскольку молекула гемоглобина содержит 4 частицы гема (железосодержащего вещества), она может связать четыре молекулы O_2 . Количество O_2 , связанного гемоглобином в 100 мл крови, носит название кислородной емкости крови и составляет около 20 мл O_2 . Кислородная емкость всей крови человека, содержащей примерно 750 г гемоглобина, приблизительно равна 1 л.

Каждому значению p_{O_2} в крови соответствует определенное процентное насыщение гемоглобина кислородом. Кривую зависимости

процентного насыщения гемоглобина кислородом от величины парциального напряжения называют кривой диссоциации оксигемоглобина (рис. 8.3). Анализ хода этой кривой сверху вниз показывает, что с уменьшением pO_2 в крови происходит диссоциация оксигемоглобина, т. е. процентное содержание оксигемоглобина уменьшается, а восстановленного растёт.

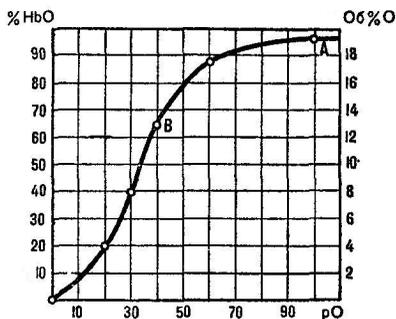


Рис. 8.3. Кривая диссоциации оксигемоглобина в крови человека в покое:
А – содержание HbO_2 в артериальной крови, *В* – то же в венозной крови

В различных условиях деятельности может возникать острое снижение насыщенности крови кислородом – гипоксемия. Причины гипоксемии весьма разнообразны. Она может развиваться вследствие снижения pO_2 в альвеолярном воздухе (произвольная задержка дыхания, вдыхание воздуха с пониженным pO_2), при физических нагрузках, а также при неравномерной вентиляции различных отделов легких.

Образующийся в тканях CO_2 диффундирует в тканевые капилляры, откуда переносится венозной кровью в легкие, где переходит в альвеолы и удаляется с выдыхаемым воздухом. Углекислый газ в крови (как и O_2) находится в двух состояниях: растворенный в плазме (около 5 % всего количества) и химически связанный с другими веществами

(95 %). CO_2 в виде химических соединений имеет три формы: угольная кислота (H_2CO_3), соли угольной кислоты ($NaHCO_3$) и в связи с гемоглобином ($HbHCO_3$).

В крови тканевых капилляров одновременно с поступлением CO_2 внутрь эритроцитов и образованием в них угольной кислоты происходит отдача O_2 оксигемоглобином. Восстановленный Hb легко связывает водородные ионы, образующиеся при диссоциации угольной кислоты. Таким образом, восстановленный Hb венозной

крови способствует связыванию CO_2 , а оксигемоглобин, образующийся в легочных капиллярах, облегчает его отдачу.

В состоянии покоя с дыханием из организма человека удаляется 230–250 мл CO_2 в 1 минуту. При удалении из крови CO_2 из нее уходит примерно эквивалентное число ионов водорода. Таким порядком дыхание участвует в регуляции кислотно-щелочного состояния во внутренней среде организма.

Обмен газов между кровью и тканями осуществляется также путем диффузии. Между кровью в капиллярах и межтканевой жидкостью существует градиент напряжения O_2 , который составляет 30–80 мм рт. ст., а напряжение CO_2 в интерстициальной жидкости на 20–40 мм рт. ст. выше, чем в крови. Кроме того, на обмен O_2 и CO_2 в тканях влияют площадь обменной поверхности, количество эритроцитов в крови, скорость кровотока, коэффициенты диффузии газов в тех средах, через которые осуществляется их перенос.

Артериальная кровь отдает тканям не весь O_2 . Разность между об. % O_2 в притекающей к тканям артериальной крови (около 20 об. %) и оттекающей от них венозной кровью (примерно 13 об. %) называется артерио-венозной разностью по кислороду (7 об. %). Эта величина служит важной характеристикой дыхательной функции крови, показывая, какое количество O_2 доставляют тканям каждые 100 мл крови. Для того, чтобы установить, какая часть приносимого кровью O_2 переходит в ткани, вычисляют коэффициент утилизации (использования) кислорода. Его определяют путем деления величины артерио-венозной разности на содержание O_2 в артериальной крови и умножения на 100. В покое для всего организма коэффициент утилизации O_2 равен примерно 30–40 %. Однако в миокарде, сером веществе мозга, печени и корковом слое почек он составляет 40–60 %. При тяжелых физических нагрузках коэффициент утилизации кислорода работающими скелетными мышцами и миокардом достигает 80–90 %.

В снабжении мышц O_2 при тяжелой работе имеет определенное значение внутримышечный пигмент миоглобин, который связывает дополнительно 1,0–1,5 л O_2 . Связь O_2 с миоглобином более прочная, чем с гемоглобином. Оксимиоглобин отдает O_2 только при выраженной гипоксемии.

8.4. Регуляция дыхания

Регуляция внешнего дыхания представляет собой физиологический процесс управления легочной вентиляцией для обеспечения

оптимального газового состава внутренней среды организма в постоянно меняющихся условиях его жизнедеятельности. Основную роль в регуляции дыхания играют рефлекторные реакции, возникающие в результате возбуждения специфических рецепторов, заложенных в легочной ткани, сосудистых рефлексогенных зонах и скелетных мышцах. Центральный аппарат регуляции дыхания представляют нервные образования спинного, продолговатого мозга и вышележащих сегментов ЦНС.

Гуморальная регуляция дыхания, созданная Д. Холденом и Д. Пристли около 50 лет тому назад, в последние годы не находит экспериментального подтверждения, большинством специалистов считается ошибочной и упоминается сейчас только в историческом плане. Это обусловлено открытием специфических рецепторов (механо- и хеморецептров), а также других рефлекторных влияний на дыхательный центр. Поэтому все изменения внешнего дыхания в настоящее время объясняются только рефлекторными механизмами.

Дыхательный ритм и управление деятельностью дыхательных мышц генерируется работой дыхательного центра, представляющего собой совокупность взаимосвязанных нейронов ретикулярной формации продолговатого мозга и вышележащих отделов ЦНС, обеспечивающих тонкое приспособление дыхания к различным условиям внешней среды (рис. 8.4). Современные представления о работе дыхательного центра сводятся к тому, что часть дыхательных нейронов, объединенных в так называемую латеральную зону, является эфферентной частью дыхательного центра и обеспечивает преимущественно фазу вдоха (инспираторные нейроны). Другая группа нейронов, составляющая медиальную зону, является афферентной частью дыхательного центра и обеспечивает фазу выдоха (экспираторные нейроны). Предназначение этой зоны заключается в контроле за периодичностью дыхательной ритмики, организуемой латеральной зоной.

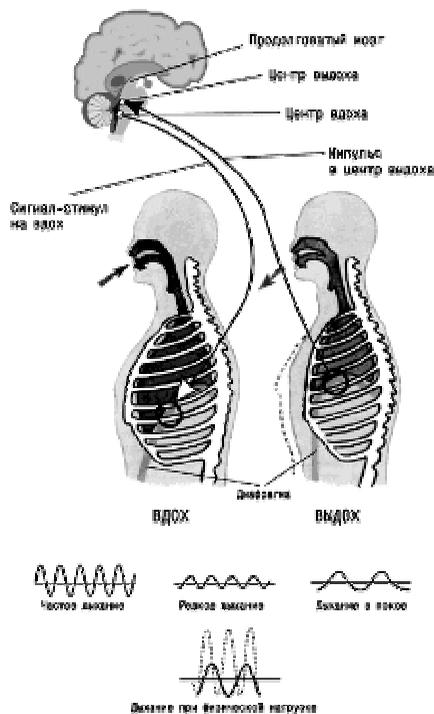


Рис. 8.4. Регуляция дыхания

В регуляции дыхания на основе механизма обратных связей принимают участие несколько групп механорецепторов легких.

Рецепторы растяжения легких находятся в гладких мышцах трахеи и бронхов. Адекватным раздражителем этих рецепторов является растяжение стенок воздухоносных путей.

Ирритантные рецепторы расположены в эпителиальном слое верхних дыхательных путей и раздражаются при изменении объема легких, а также при пневмотораксе, коллапсе и действии на слизистую трахеи и бронхов механических или химических раздражителей. При раздражении этих рецепторов у человека возникают кашлевой рефлекс, першение и жжение, учащение дыхания и бронхоспазм.

Джи-рецепторы расположены в стенках альвеол в местах их контакта с капиллярами, поэтому их еще называют юстакапиллярные рецепторы легких. Эти рецепторы формируют частое поверхностное дыхание при патологии легких (воспаление, отек, повреждения

легочной ткани), а также раздражаются при действии некоторых биологически активных веществ (никотин, гистамин и др.).

Проприорецепторы дыхательных мышц (межреберные мышцы, мышцы живота) обеспечивают усиление вентиляции легких при повышении сопротивления дыханию.

Поддержание постоянства газового состава внутренней среды организма регулируется с помощью центральных и периферических хеморецепторов.

Центральные хеморецепторы расположены в структурах продолговатого мозга, и они чувствительны к изменению рН межклеточной жидкости мозга. Эти рецепторы стимулируются ионами водорода, концентрация которых зависит от $p\text{CO}_2$ в крови. При снижении рН интерстициальной жидкости мозга (концентрация водородных ионов растет) дыхание становится более глубоким и частым. Напротив, при увеличении рН угнетается активность дыхательного центра и снижается вентиляция легких.

Периферические (артериальные) хеморецепторы расположены в дуге аорты и месте деления общей сонной артерии (каротидный синус). Эти рецепторы вызывают рефлекторное увеличение легочной вентиляции в ответ на снижение $p\text{O}_2$ в крови (гипоксемия).

Афферентные влияния работающих мышц осуществляются благодаря раздражению проприорецепторов, что приводит к усилению дыхания рефлекторным путем. Повышение активности дыхательного центра в этом случае является результатом распространения возбуждения по различным отделам ЦНС.

Существенное воздействие на регуляцию дыхания оказывают и условнорефлекторные влияния. В частности, эмоциональные нагрузки, предстартовые состояния, гипнотические внушения, влияния индифферентных раздражителей, сочетавшихся ранее с избытком CO_2 , самообучение управлению дыханием подтверждают сказанное. Легочная вентиляция зависит также от особенностей гемодинамики (уровень АД, величина МОК), температуры внешней среды и других факторов.

8.5. Дыхание при физической работе

Мышечная работа всегда связана с увеличением газообмена, поскольку энергия черпается в процессе окисления органических веществ. Изменения дыхания четко выражены даже при физических нагрузках, выполняемых малыми мышечными группами. При легкой работе обмен газов может повыситься в 2–3 раза, а при тяжелой – в

20–30 раз по сравнению с уровнем покоя. Исключительно большой удельный вес потребления кислорода при работе зависит не только от его потребления мышцами, непосредственно участвующими в выполнении движений, но и от потребления кислорода мышцами, обеспечивающими высокую легочную вентиляцию, а также мышцей сердца и другими тканями тела.

Согласование дыхания с движениями осуществляется благодаря сложной системе приспособительных изменений в организме, прежде всего биохимическим изменениям в мышечном аппарате и изменениям биомеханических условий при различных движениях.

Активность окислительных процессов тем больше, чем больше мощность выполняемой работы. Это прослеживается в строгих лабораторных условиях, в которых увеличение мощности сопровождается почти линейным повышением потребления кислорода. Однако в естественных условиях часто не наблюдается строгой пропорциональности между мощностью работы и величиной потребления кислорода. Это может быть связано с различным режимом выполненной работы, когда одна и та же мощность достигается либо путем учащения темпа при малом отягощении, либо путем увеличения перемещаемого груза при редком темпе работы. Исследования показали, что больший удельный вес темпа при одной мощности работы вызывает достоверное усиление дыхания по сравнению с работой такой же мощности при большем удельном весе отягощения. В ряде случаев оказывается, что при одной и той же мощности работы потребление кислорода возрастает при нарушении координации движений или недостаточном использовании инерционных сил (например, при беге на коньках). Это объясняется вовлечением в двигательную деятельность мышц, не имеющих непосредственного отношения к данной работе, а также дополнительным усилением деятельности дыхательной мускулатуры и мышцы сердца, что приводит к повышению потребления кислорода и к понижению коэффициента полезного действия при выполнении работы. Возможны соотношения и обратного порядка, когда повышение мощности работы достигается без увеличения потребления кислорода или даже при понижении кислородной стоимости движений – за счет более экономной координации движений, лучшего использования инерционных сил, более экономной работы дыхательных и сердечных мышц. Такое изменение экономичности работы происходит в процессе повышения тренированности спортсменов.

Дыхание при мышечной работе тесно связано с биомеханическими особенностями позы и механикой самих движений.

При различных позах тела по-разному сочетаются объемы и емкости общей емкости легких (рис. 8.5), что может снижать равномерность вентиляции легких и уменьшать общую площадь вентилируемой части альвеол. Например, как видно на рис. 8.5, при позе «гимнастический мост» функциональная остаточная емкость легких, определяющая общую их поверхность, участвующая в диффузии газов, отчетливо уменьшилась по сравнению с исходным положением стоя. При этом же положении тела резко снизилась максимальная вентиляция легких – до 98,4 со 121,3 л в положении стоя, подобные изменения наблюдались и при исследовании поз велосипедиста и конькобежца.

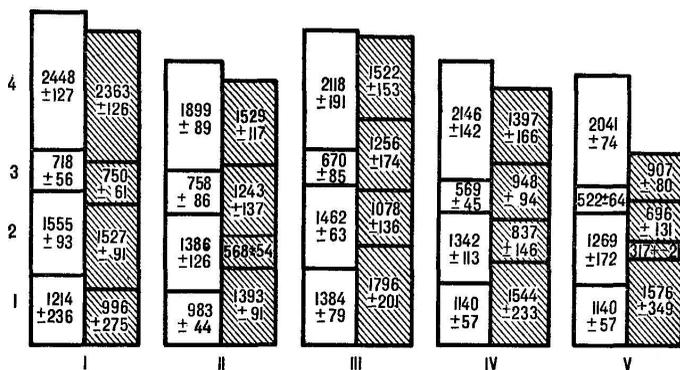


Рис. 8.5. Средние данные о структуре общей емкости легких при различных спортивных позах.

Обозначения поз: I – поза велосипедиста; II – борцовский мост; III – поза конькобежца (низкая посадка); IV – стойка на голове и предплечьях; V – стойка на локтях согнувшись. Объемы: 1 – остаточный воздух; 2 – резервный объем выдоха; 3 – дыхательный воздух; 4 – резервный объем вдоха. Светлые столбики – исходная величина при положении стоя, заштрихованные столбики – величины при спортивных позах

Спирографические исследования (запись легочных объемов при дыхательных движениях) показали, что при ряде движений, особенно при напряженной мышечной работе, может наблюдаться существенное лимитирование мышечной работы вследствие биомеханического ограничения внешнего дыхания. Имеет значение и большой удельный вес потребления кислорода, приходящегося на долю мышц, участвующих в усиленном «рабочем» дыхании. Таким образом,

особенности внешнего дыхания зависят от целого ряда характеристик движений (особенностей циклических, ациклических, силовых и других видов движений, от их мощности, темпа сопротивления и пр.).

Адаптация дыхания к движениям происходит путем различной интеграции объемов и емкостей общей емкости легких, легочной вентиляции, изменения степени равномерности вентиляции и диффузионной способности альвеолярной мембраны. Важное значение для эффективности дыхания при этом имеет координация функций дыхания и кровообращения (М.Е. Маршак). Обучение движениям приводит к специализированной интеграции дыхательной функции. Чем прочнее связь дыхания и движений, тем легче при прочих равных условиях выполняются движения. При этом сами дыхательные движения становятся как бы компонентами выученных движений.

Вентиляции легких. При выполнении небольших по величине циклических лабораторных нагрузок отмечается линейная зависимость минутного объема дыхания и потребления кислорода. Соответственно увеличивается и выведение углекислого газа, а дыхательный коэффициент (отношение объема CO_2 к объему O_2) не превышает единицы. У взрослых лиц МОД составляет в покое около 5–8 л/мин, а при работе нередко достигает 80–100 и даже 150 и более литров в 1 мин. Легочная вентиляция может возрастать за счет углубления дыхания, что повышает эффективность альвеолярной вентиляции. Но это достигается путем большой *работы дыхательных мышц*, что снижает экономичность доставки кислорода к работающей скелетной мускулатуре. Поэтому углубление дыхания играет благоприятную биологическую роль только до такой степени, при которой не снижается коэффициент полезного действия выполняемой работы и сохраняется синхронность движений тела с дыхательными движениями.

Во время работы нередко отмечается повышение эффективности использования кислорода из вентилируемого воздуха до 4–5 % по сравнению с 3–4 % в покое. В зависимости от условий работы может возникать повышенная вентиляционная активность, при которой возрастает об % O_2 и уменьшается об % CO_2 в альвеолярном воздухе, что характеризует относительную гипервентиляцию. Однако это не приводит к повышенной диффузии O_2 в кровь. «Вымывание» же CO_2 из венозной крови может понизить эффективность выполняемой работы в связи с понижением возбудимости дыхательного центра и снижением диссоциации оксигемоглобина. При относительном снижении уровня вентиляции (относительной гиповентиляции) об. % O_2 в альвеолярном воздухе снижается. Только значительное снижение

об. % O_2 в альвеолярном воздухе, например при произвольной задержке дыхания в процессе работы, может затруднить диффузию O_2 в кровь.

При прекращении вентиляции – непрерывной произвольной задержке дыхания – вначале происходит пополнение крови кислородом из воздуха легких, что определяет большую длительность задержки дыхания на вдохе по сравнению с задержкой дыхания на выдохе. Затем может в известной мере использоваться кислород крови до падения напряжения O_2 в крови ниже 70 % HbO_2 и внутримышечный кислород, содержащийся в митохондриях мышц в соединении с миоглобином в виде оксимиоглобина.

Длительность задержки дыхания в покое на вдохе у человека составляет в среднем 1–2 мин. У спортсменов, особенно у использующих преимущественно упражнения на выносливость, достигает 2,5–3,5 мин. При работе длительность задержки дыхания всегда понижается в зависимости от интенсивности работы и не превышает при трудной работе 15–20 с. Относительная гиповентиляция, и ее крайняя степень – произвольная задержка дыхания, составляет весьма частый компонент дыхания, повышающий точность выполняемых движений там, где необходима фиксация грудной клетки. Из общего резерва кислорода (в пределах 2 л) около половины может быть использовано для работы, сопровождающейся задержкой дыхания.

ГЛАВА 9. ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

9.1. Общая характеристика пищеварительных процессов

Пищеварением называется процесс физической и химической обработки пищи, в результате чего она превращается в такие вещества, которые могут всасываться в кровь и усваиваться. Таким образом, пищеварение является *начальным этапом обмена веществ* в организме.

Физическая обработка пищи заключается в ее размельчении, перемешивании и растворении. Химическая ее обработка происходит под влиянием гидролитических ферментов, содержащихся в пищеварительных соках. В результате этих процессов сложные вещества, входящие в состав пищи, расщепляются на более простые, которые всасываются в кровь и усваиваются организмом. Белки всасываются в виде аминокислот и низкомолекулярных компонентов,

жиры – в виде глицерина и солей жирных кислот, углеводы – в виде моносахаридов. Лишь вода, минеральные соли и небольшое количество низкомолекулярных органических соединений могут всасываться в кровь без предварительной обработки.

Деятельность органов пищеварения регулируется *нервными и гуморальными механизмами*.

В изучении физиологии пищеварения большая роль принадлежит И.П. Павлову и его ученикам. Они разработали методы исследования пищеварительных процессов у животных. Это позволило подробно характеризовать функции пищеварительных органов и раскрыть сложные механизмы их деятельности. Однако методы, разработанные на животных, не могли быть широко использованы при изучении особенностей пищеварительных процессов у человека. Длительное время изучение двигательных и секреторных функций органов пищеварения у него ограничивалось главным образом зондированием желудка и двенадцатиперстной кишки и применением рентгенологических методов. В настоящее время разработан ряд новых приемов, позволяющих изучать процессы пищеварения у человека. Например, двигательная деятельность желудка исследуется путем регистрации биопотенциалов гладких мышц, находящихся в его стенках. Широко используются и радиотелеметрические методы. Сущность их заключается в проглатывании маленького радиопередатчика (радиопиллюля), который свободно проходит по пищеварительному тракту и дает информацию о кислотности содержимого желудка и кишечника, о давлении и температуре в этих органах.

Схема пищеварительного тракта представлена на рис.9.1.

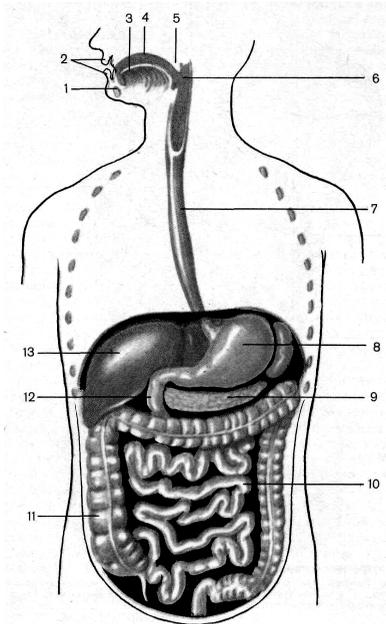


Рис.9.1. Схема пищеварительного тракта

1 – нижняя челюсть; 2 – губы рта; 3 – язык; 4 – собственно полость рта; 5 – мягкое небо; 6 – глотка; 7 – пищевод; 8 – желудок; 9 – поджелудочная железа; 10 – брыжеечная часть тонкой кишки; 11 – толстая кишка; 12 – двенадцатиперстная кишка; 13 – печень

9.2. Пищеварение в полости рта

В ротовой полости у человека пища задерживается в течение 15–18 с. Здесь начинается ее *физическая* (смачивание слюной и измельчение путем жевания) и *химическая* (воздействие ферментов) обработка. Находясь в ротовой полости, пища раздражает вкусовые, тактильные и температурные рецепторы слизистой оболочки.

У человека имеются три пары крупных слюнных желез (околоушные, подъязычные и подчелюстные) и много мелких, рассеянных в слизистой оболочке рта.

Слюна – первый пищеварительный сок, действующий на пищу при ее поступлении в организм. В слюне человека содержатся ферменты, вызывающие гидролитическое расщепление сложных углеводов до дисахаридов и частично до глюкозы. Фермент *амилаза* (птиалин) превращает крахмал в дисахариды, фермент *мальтаза* расщепляет дисахариды до моносахаридов.

Ферменты слюны наиболее активны в нейтральной среде. Попадая с пищей в желудок (где среда резко кислая), они теряют свою активность. Лишь внутри пищевого комка, где некоторое время сохраняется нейтральная реакция, они продолжают расщеплять углеводы.

Кроме ферментов в состав слюны входят белковые вещества муцин и глобулин, аминокислоты, креатин, мочева кислота, мочевины и неорганические соли. Муцины слюны делают пищевой комок скользким, что облегчает глотание пищи и продвижение ее по пищеводу.

При поступлении в рот пищи или отвергаемых веществ раздражаются рецепторы слизистой оболочки рта. Слюноотделение при этом происходит *по механизму безусловных рефлексов*.

Выделение слюны при виде и запахе пищи, а также при действии индифферентных раздражителей (зрительных, звуковых, обонятельных и др.), ранее сочетавшихся с приемом пищи, происходит *по механизму условных рефлексов*.

Таким образом, деятельность слюнных желез регулируется сложным рефлекторным путем.

Состав слюны зависит от характера веществ, поступающих в ротовую полость. При попадании в рот отвергаемых веществ (камни, песок, кислоты) выделяется много жидкой (отмывной) слюны. При поступлении в рот пищи вырабатывается более густая слюна, богатая ферментами и муцином. При этом на сухую пищу выделяется больше слюны, чем на увлажненную. Ежедневно у человека выделяется около 1,7 л слюны.

Глотание происходит рефлекторно. Пережеванная и смоченная слюной пища перемещается на корень языка и далее движениями его кзади и кверху проталкивается в глотку.

При сокращениях мышц глотки пищевой комок перемещается в пищевод. Дальнейшее передвижение пищи по пищеводу обеспечивается перистальтической волной сокращения мышц, находящихся в его стенке. Путь от ротовой полости до желудка твердая пища проходит за 8–9 с, жидкая – за 1–2 с.

9.3. Пищеварение в желудке

Пища подвергается в желудке *физической и химической обработке*. Перемешивание, перетирание и разминание пищи происходит благодаря деятельности гладких мышц желудочной стенки.

Химическая обработка пищи осуществляется желудочным соком, выделяемым железами его слизистой оболочки. Железы желудка

состоят из *главных, добавочных и обкладочных клеток*. Главные клетки образуют ферменты, добавочные – слизь, обкладочные – соляную кислоту.

Состав желудочного сока. Желудочный сок содержит ферменты *протеазы* и *липазу*. К протеазам относятся пепсины, желатиназа и химозин. Пепсины выделяются железами желудка в виде неактивных пепсиногенов. Активирует их соляная кислота. При недостатке соляной кислоты переваривание пищи (особенно белковой) нарушается. Пепсины расщепляют белки до промежуточной стадии (полипептиды). Окончательное расщепление белков (до аминокислот) происходит в кишечнике. Желатиназа способствует перевариванию белков соединительной ткани. Химозин створаживает молоко, что имеет значение для его переваривания. Липаза расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. В желудке она действует только на эмульгированные жиры (молоко).

Желудочный сок имеет *кислую реакцию* (рН равен 1,5–2,5), что обусловлено наличием в нем *соляной кислоты* (0,4–0,5 %). Для нейтрализации 100 мл желудочного сока здорового человека требуется 40–60 мл децинормального раствора щелочи. Этот показатель называется *кислотностью желудочного сока*.

Соляная кислота желудочного сока играет важную роль в пищеварении. Она активирует пепсиногены, вызывает денатурацию и набухание белков (что облегчает их переваривание), способствует створаживанию молока, активирует гормон гастрин, образующийся в слизистой оболочке привратника и стимулирующий желудочную секрецию. Поступая в двенадцатиперстную кишку, соляная кислота действует на ее слизистую оболочку, в которой образуются гормоны, регулирующие деятельность желудка, поджелудочной железы и печени. Кроме того, соляная кислота задерживает развитие гнилостных процессов в желудке и усиливает его двигательную деятельность. Соляная кислота участвует также в сложном процессе перемещения пищевых масс из желудка в кишечник.

Слизь желудочного сока предохраняет внутреннюю оболочку желудка от вредных механических и химических воздействий. Кроме того, она содержит вещества, усиливающие секрецию желудочных желез, и, адсорбируя витамины, предохраняет их от разрушающего действия желудочного сока.

Выделение желудочного сока. В секреторной деятельности желудка наблюдается *три фазы*. Первая называется нервной (сложнорефлекторной), вторая – желудочной, третья – кишечной.

В *первой фазе* желудочный сок выделяется при действии условных (вид, запах пищи, индифферентные раздражители, совпадавшие ранее с приемом пищи) и безусловных (механическое и химическое раздражение пищевой слизистой оболочки рта и глотки) раздражителей. Возбуждение, возникающее в рецепторах, передается в пищевые центры, оттуда импульсы по центробежным волокнам блуждающего нерва поступают к железам желудка.

Условнорефлекторное выделение желудочного сока может начинаться задолго до приема пищи. Этот сок называется аппетитным. Его выделение обеспечивает готовность желудка к приему пищи.

Аппетит, т.е. ощущение потребности введения пищи в организм, способствует желудочной секреции. Возникновение аппетита связано с действием условных и безусловных раздражителей. Поэтому обстановка, в которой происходит прием пищи, и ее вкусовые качества имеют значение для процессов пищеварения. Однако, несмотря на большую роль условнорефлекторных раздражителей в возникновении аппетита, главным возбудителем пищевого центра является изменение состава крови.

Вторая фаза секреторной деятельности желудка начинается после поступления пищи в желудок, т.е. несколько позднее сложнорефлекторной. Продолжается она до тех пор, пока все пищевые массы не будут эвакуированы из желудка в кишечник (6–8 ч и более). Вторая фаза обусловлена действием механических и химических (гуморальных) раздражителей. Механические раздражители действуют на механорецепторы слизистой оболочки желудка и рефлекторно вызывают секрецию. Химические воздействия осуществляются через кровь, которая омывает железы желудка. При переваривании пищи в желудке образуются вещества (продукты расщепления белка, экстрактивные вещества, содержащиеся в отварах мяса и овощей), которые всасываются в кровь и стимулируют деятельность желудка.

Большую роль в усилении желудочной секреции играет гормон *гастрин*, выделяемый слизистой оболочкой привратника. При удалении этой части желудка секреция его резко уменьшается. Введение же гастрин стимулирует деятельность желудка, поджелудочной железы и выделение желчи. Кроме гастрин на желудочную секрецию влияет гистамин, образующийся в слизистой оболочке желудка и поступающий в кровь. Он действует главным образом на обкладочные клетки желудочных желез и стимулирует образование соляной кислоты.

Третья фаза выделения желудочного сока обусловлена химическими воздействиями на железы желудка через кровь.

Различные вещества, образующиеся при переваривании пищи в кишечнике (продукты расщепления белков, экстрактивные вещества), всасываются в кровь и усиливают желудочную секрецию. Кроме того, деятельность желудочных желез стимулируется гормоном энтерогастрономом, выделяемым слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки.

Влияние состава пищи на желудочную секрецию. Деятельность желудка зависит от состава и количества поступающей в организм пищи. Например, *экстрактивные вещества*, содержащиеся в мясе, являются сильным раздражителем желудочных желез. При переваривании мяса желудочная секреция нарастает до максимума уже в первые часы пищеварения. Продукты переваривания мяса, всасываясь в кровь, стимулируют деятельность желез желудка в течение многих часов. При углеводной пище максимальное отделение желудочного сока большой переваривающей силы происходит в сложнорефлекторной фазе. Затем секреция уменьшается и продолжается на сниженном уровне 8–9 часов.

Помимо пищевых веществ, стимулирующих деятельность желудочных желез, есть и такие, которые оказывают на нее тормозящее воздействие (жир, концентрированные растворы NaCl и др.). Для лучшего переваривания жир должен содержаться в пище в смеси с веществами, вызывающими обильную желудочную секрецию (овощи, овощные отвары, мясной бульон и т.п.).

Движения желудка. В стенке желудка находятся гладкие мышечные волокна, обеспечивающие его двигательную деятельность. Последняя способствует перемешиванию пищевых масс и продвижению их из желудка в кишечник. Движения желудка стимулируются нервными импульсами, поступающими по блуждающим нервам.

Двигательная активность желудка усиливается при механическом и химическом раздражении его слизистой оболочки.

Регуляция движений желудка может осуществляться и гуморальным путем, через кровь. Усиливают движения желудка гастрин, гистамин и холин, тормозят – адреналин и норадреналин.

Перемещение пищевых масс из желудка в двенадцатиперстную кишку. Переваривание пищи в желудке обычно продолжается в течение 6–8 часов. Длительность этого процесса зависит от состава пищи, ее объема и консистенции, а также от количества выделившегося желудочного сока. Особенно долго задерживается в желудке жирная пища (до 8–10 ч и более).

Эвакуация пищевых масс из желудка происходит *периодически, отдельными порциями*. Это способствует их лучшему перевариванию в кишечнике, ферментативная активность соков которого снижается в присутствии соляной кислоты. Периодическое перемещение пищевых масс из желудка в двенадцатиперстную кишку обеспечивается периодическими сокращениями мускулатуры всего желудка, и в особенности сильными сокращениями мышечного жома (сфинктера) привратника. Мышцы привратника рефлекторно сокращаются при действии соляной кислоты на рецепторы слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки. Привратник остается закрытым до тех пор, пока не нейтрализуются кислые пищевые массы.

Рефлекторные сокращения и расслабления мышц привратника могут быть вызваны не только соляной кислотой, но и другими веществами, находящимися в желудке и кишечнике. Например, жир, поступая в двенадцатиперстную кишку, способствует сокращению этих мышц. Кроме этих местных рефлекторных воздействий на эвакуацию пищевых масс влияют центрально-нервные и гуморальные факторы. Прекращение импульсов, поступающих к желудку по блуждающим нервам, задерживает переход пищевых масс в кишечник. Такой же эффект наблюдается при введении в кровь некоторых веществ, образующихся в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки.

9.4. Пищеварение в кишечнике

Пищеварение в двенадцатиперстной кишке. Пищевые массы подвергаются в двенадцатиперстной кишке воздействию сока кишечных желез, сока поджелудочной железы и желчи. Длина двенадцатиперстной кишки невелика, пищевые массы в ней не задерживаются, и изливающиеся здесь соки расщепляют питательные вещества в нижележащих отделах кишечника. В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки находятся бруннеровы и либеркюновы железы, сок которых содержит ферменты, расщепляющие белки, жиры и углеводы. В кишечном соке находится также фермент энтерокиназа – активатор трипсина поджелудочного сока.

Поджелудочная железа и ее роль в пищеварительном процессе. Поджелудочная железа состоит из двух родов клеток. Одни из них сгруппированы в виде островков и вырабатывают гормон инсулин. Другие выделяют пищеварительный поджелудочный сок, который выводится из железы через проток в полость двенадцатиперстной кишки. Поджелудочный сок имеет щелочную реакцию, pH его равен

7,8–8,4. Он содержит *ферменты, расщепляющие белки*, а также *высокомолекулярные полипептиды, углеводы и жиры*. Белковый фермент трипсин выделяется железой в недействительном состоянии. Он активизируется энтерокиназой кишечного сока. Действие фермента липазы, расщепляющей жиры, усиливается желчью.

Секреция поджелудочного сока происходит под влиянием нервных и гуморальных факторов. Она возникает при действии условных и безусловных раздражителей. Условнорефлекторное выделение поджелудочного сока начинается при виде и запахе пищи, а у человека даже при разговоре о ней. При акте еды происходит механическое раздражение рецепторов ротовой полости и глотки. Сигналы отсюда, поступая в продолговатый мозг, вызывают выделение поджелудочного сока по механизму безусловных рефлексов. Секреторными нервами поджелудочной железы служат волокна блуждающего нерва.

Химическими возбудителями поджелудочной железы являются гормоны, вырабатываемые слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки. Главный из них – *секретин*. Он выделяется в неактивной форме, активируется соляной кислотой и, поступая в кровь, стимулирует секрецию поджелудочной железы.

Секреция поджелудочного сока начинается через 2–3 мин. после приема пищи и продолжается 6–14 часов. Количество выделяемого сока и его ферментный состав зависят от количества и состава поступающей пищи. При употреблении хлеба наибольшая секреция поджелудочной железы наблюдается на первом часу пищеварения, при употреблении мяса – на втором, молока – на третьем. Жирная пища вызывает относительно небольшое сокоотделение.

Пищеварение в тонких кишках. Переработанные в желудке и двенадцатиперстной кишке пищевые массы, называемые химусом, перемещаются в тонкие кишки, где продолжается их переваривание.

Поверхность тонких кишок покрыта ворсинками, между которыми открываются протоки трубчатых либеркюновых желез.

Эти железы выделяют *кишечный сок* – бесцветную жидкость щелочной реакции, мутную от примеси слизи, слущенных эпителиальных клеток и кристаллов холестерина. В слизистой оболочке непрерывно происходит смена поверхностного слоя эпителия: образование новых эпителиальных клеток сочетается с отторжением отмирающих. Последние образуют слизистые комочки, поступающие в просвет кишки и играющие значительную роль в предохранении ее внутренней оболочки от механических повреждений.

Сок тонких кишок содержит ферменты, расщепляющие углеводы, жиры и продукты переваривания белка – полипептиды. Последние расщепляются здесь до аминокислот. В кишечном соке содержатся также ферменты энтерокиназа, активирующая трипсиноген поджелудочного сока, и нуклеаза, действующая на нуклеиновые кислоты.

Выделение кишечного сока происходит под влиянием *механических* и *химических раздражений* стенок кишечника. Из химических раздражителей большую роль играют продукты переваривания белка, пряности, молочный сахар и др. Секреция кишечных желез при механическом и химическом раздражениях слизистой оболочки осуществляется рефлекторно. Центры этих периферических рефлексов расположены в нервных сплетениях непосредственно в кишечной стенке.

Влияние центральной нервной системы на секрецию кишечных желез не установлено.

В тонких кишках расщепление питательных веществ наиболее интенсивно происходит непосредственно около их стенок. Эти процессы называются пристеночным пищеварением. Их высокая интенсивность обусловлена адсорбцией ферментов пористой поверхностью кишечной стенки и усилением их активности. Таким образом, питательные вещества наиболее эффективно расщепляются в том месте, где происходит их всасывание.

Пищеварение в толстых кишках. Переваривание пищи заканчивается в основном в тонком кишечнике. Железы слизистой оболочки толстых кишок под влиянием механических и химических раздражителей выделяют пищеварительный сок. Однако ферменты его малоактивны. В толстых кишках может перевариваться растительная клетчатка под воздействием находящихся здесь бактерий, вызывающих сбраживание углеводов и гниение белков. Содержимое растительных клеток при этом освобождается, подвергается ферментативному расщеплению и всасыванию.

Под влиянием бактерий в толстых кишках происходит расщепление невсосавшихся продуктов переваривания белка. При этом образуются вещества, ядовитые для организма. Они всасываются в кровь и по воротной вене транспортируются в печень, где происходит их обезвреживание.

Формирующийся в нижних отделах толстых кишок кал состоит из остатков непереваренной пищи, слизи, желчных пигментов и бактерий. Последние составляют около 30 % его сухого веса. Опорожнение прямой кишки (дефекация) происходит рефлекторно.

Центр этого рефлекса находится в спинном мозгу, деятельность которого регулируется вышележащими отделами центральной нервной системы.

Движения кишок. Большое значение для переваривания пищи имеют движения кишок, способствующие ее перемешиванию и продвижению вдоль кишечника. Различают *маятникообразные* и *перистальтические* движения кишок.

Маятникообразные движения происходят при попеременном ритмическом сокращении ее кольцевых и продольных мышц. При этом на коротком участке кишка то сокращается, то расслабляется, и ее содержимое передвигается то в одном, то в другом направлении. В результате неодновременности сокращений разных участков кишки происходит ритмическая сегментация ее содержимого – оно то разделяется, то вновь соединяется вместе. Маятникообразные движения кишки обеспечивают перемешивание кишечного содержимого с пищеварительными соками.

Перистальтические движения заключаются в том, что сокращение кольцевых мышц и вызываемое этим сужение кишки на одном участке сочетается с расслаблением мышц и расширением соседнего нижележащего участка. В результате содержимое кишки из суженного участка перемещается в нижний расширенный. В следующий момент мышцы того участка кишки, где они были расслаблены, сокращаются, а в соседнем нижележащем отрезке расслабляются. Перистальтические движения обеспечивают передвижение кишечного содержимого вдоль кишечника по направлению к прямой кишке.

Гладкие мышцы стенки кишечника обладают *автоматией*. При механическом и химическом раздражении движения кишок усиливаются. Если пища не содержит грубых, плохо перевариваемых веществ, то движения кишок уменьшаются. К химическим раздражителям слизистой оболочки кишки относятся желудочный сок, слабые растворы кислот и щелочей, некоторые продукты переваривания пищи.

Регуляция движения кишок происходит гуморальным и нервным путями. Химическое воздействие на движение кишок оказывают ацетилхолин и норадреналин. Ацетилхолин образуется при раздражении блуждающего нерва, он усиливает движение кишок. Норадреналин, выделяющийся при раздражении симпатического нерва, оказывает тормозящее действие. Импульсы из центральной нервной системы поступают к кишечнику по блуждающим и симпатическим нервам. Первый из них усиливает движение кишок, второй – тормозит.

Движения толстых кишок очень медленные. Поэтому около половины времени, затрачиваемого на пищеварительный процесс (около 1–2 суток), идет на передвижение остатков пищи по толстым кишкам. Автоматия толстых кишок выражена слабее, чем тонких. Движения их возникают главным образом под влиянием местных механических раздражений.

9.5. Всасывание продуктов переваривания пищи

Всасывание питательных веществ в кровь и лимфу происходит главным образом в *тонких кишках*. В желудке в небольших количествах всасываются лишь вода, минеральные соли и моносахариды. В толстых кишках обычно всасывается только вода.

Интенсивное всасывание в тонких кишках обеспечивается их большой поверхностью, во много раз превышающей поверхность тела. Поверхность кишечника увеличивается наличием ворсинок, являющихся выростами слизистой оболочки кишки. Внутри каждой ворсинки находятся гладкие мышечные волокна и хорошо развитая кровеносная и лимфатическая сеть.

Всасывание представляет собой сложный процесс, включающий диффузию, фильтрацию и осмос. Кроме того, эпителий кишки обладает способностью избирательно всасывать одни вещества и ограничивать всасывание других. Большое значение для всасывания имеют движения ворсинок, которые стимулируются химическими веществами, находящимися в кишечнике: белки, экстрактивные вещества, желчные кислоты, гормон вилликинин, вырабатываемый слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки, и др.

Белки всасываются в виде аминокислот и в небольшом количестве в виде полипептидов. Аминокислоты после всасывания поступают по воротной вене в печень, где происходит их дезаминирование и переаминирование.

Углеводы всасываются в кровь главным образом в виде глюкозы. При прохождении через стенку кишки она фосфорилируется, что ускоряет всасывание. Этот процесс стимулируется гормоном поджелудочной железы инсулином.

Жиры всасываются в виде жирных кислот и глицерина. Жирные кислоты нерастворимы в воде. Всасывание их, а также холестерина и других липоидов происходит лишь при наличии желчи. Только эмульгированные жиры могут частично всасываться без предварительного расщепления до глицерина и жирных кислот. Большая часть жира всасывается в лимфу. Затем через грудной проток

он поступает в кровь. В кишечнике человека за сутки всасывается не более 150–160 г жира.

Вода преимущественно всасывается в тонких и толстых кишках. Ее всасывание происходит главным образом путем осмоса. Если осмотическое давление в кишечнике становится выше, чем в крови, то интенсивность всасывания снижается.

Растворенные в воде соли натрия, калия и кальция всасываются преимущественно в тонком кишечнике.

9.6. Печень и ее функции

Клетки печени непрерывно выделяют желчь, которая является одним из важнейших пищеварительных соков. В перерывах между приемами пищи желчь накапливается в желчном пузыре. Здесь происходит обратное всасывание ее жидкой части. Поэтому желчь пузыря гуще по консистенции и темнее по окраске, чем желчь, выделяемая непосредственно из печени.

В состав желчи входят *желчные кислоты, желчные пигменты* и другие органические и неорганические вещества. Желчные кислоты имеют большое значение в процессе переваривания жира. Желчный пигмент билирубин образуется из гемоглобина, который освобождается при разрушении в печени эритроцитов. Темный цвет желчи обусловлен наличием в ней этого пигмента.

Желчь активирует ферменты поджелудочного и кишечного соков, в особенности липазу. Значение желчи для переваривания жира очень велико. Она эмульгирует жиры и повышает растворимость жирных кислот, что облегчает их всасывание. Усиливая щелочную реакцию в кишечнике, желчь препятствует разрушению трипсина пепсином. Кроме того, она стимулирует движения кишок и, обладая бактерицидными свойствами, задерживает гнилостные процессы в кишечнике. В сутки у человека образуется около 500–700 мл желчи.

Усиление желчеобразования при пищеварении и выделение желчи из пузыря в кишку происходят под влиянием *нервных и гуморальных воздействий*. Вид и запах пищи, акт еды, раздражение пищевыми массами рецепторов желудка и двенадцатиперстной кишки; усиливают желчеобразование и вызывают выход желчи в кишку по механизму условных и безусловных рефлексов. Секреторным нервом печени служит блуждающий нерв. Симпатический нерв вызывает угнетение желчеобразования и прекращение эвакуации желчи из пузыря.

Химическими раздражителями печени являются пищеварительные гормоны (секретин и др.), продукты переваривания белка и

экстрактивные вещества, всасывающиеся в кровь. Сильным желчегонным свойством обладает сама желчь. Всасываясь в кровь, она стимулирует деятельность печеночных клеток.

Выделение желчи в двенадцатиперстную кишку обусловлено согласованной деятельностью мышц стенок желчного пузыря и его сфинктера. Сокращение мышц пузыря и расслабление сфинктера обеспечивают выход желчи в кишку. Расслабление мышц пузыря и сокращение сфинктера, наоборот, способствуют накоплению желчи в пузыре. Усиление сократительной деятельности пузыря происходит также под влиянием холецистокинина, образующегося в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки под влиянием продуктов переваривания белков и жиров.

Желчевыделение после приема пищи продолжается несколько часов. Количество желчи и продолжительность ее выделения зависят от объема и состава принятой пищи. Особенно много желчи выделяется при употреблении яичных желтков, молока, мяса и жиров. Первые порции желчи, выделяемые при пищеварении, отличаются темным цветом. Это указывает на выход ее из желчного пузыря. В дальнейшем желчь начинает поступать в кишку непосредственно из печени. Окраска этих порций желчи менее темная.

Печень, образуя желчь, выполняет не только секреторную, но и *экскреторную* (выделительную) функцию. К экскретам печени относятся желчные пигменты, кальций, железо и некоторые другие вещества. Попадая с желчью в кишечник, они выбрасываются из организма.

Функции печени многообразны и жизненно необходимы. Кроме образования желчи и участия в пищеварительных процессах, печень играет большую роль в обмене веществ. Продукты переваривания пищи переносятся кровью в печень, и здесь происходит их дальнейшая переработка.

Ядовитые вещества, поступившие в кровь из кишечника, в печени обезвреживаются. Задерживаются здесь и чужеродные для организма белки. Эта важная функция печени называется *барьерной*. Печень является как бы барьером, задерживающим поступление в организм вредных для него веществ.

Кроме барьерной функции, печень принимает большое участие в обмене органических и неорганических веществ. В ней происходит синтез некоторых белков (фибриногена, альбумина и др.). Здесь же из аммиака синтезируется мочевины. В печени депонируется гликоген. Он образуется здесь не только из углеводов, но также из жиров и аминокислот после дезаминирования последних. Расщепление

гликогена в печени до глюкозы и поступление ее в кровь обеспечивают постоянную концентрацию сахара в крови.

Жиры и липоиды в небольших количествах тоже могут депонироваться в печени. Здесь же происходит синтез нейтральных жиров из углеводов и безазотистых компонентов аминокислот. В печени синтезируются и липоиды, например эфиры холестерина. Большую роль играет печень в обмене витаминов, особенно группы А.

9.7. Влияние мышечной работы на деятельность пищеварительных органов

Мышечная деятельность, повышая обмен веществ и энергии, увеличивает потребность организма в питательных веществах и тем самым стимулирует желудочную и кишечную секреции, что благоприятно влияет на пищеварительные процессы.

Однако положительное влияние физической работы на пищеварение наблюдается не всегда. Например, физическая работа, выполняемая сразу после приема пищи, не усиливает, а задерживает пищеварительные процессы. Сильнее всего при мышечной деятельности тормозится рефлекторное выделение пищеварительных соков.

Угнетение пищеварительных функций при напряженной мышечной деятельности обусловлено торможением пищевых центров в результате отрицательной индукции с возбужденных двигательных центров. Тормозящее влияние мышечной деятельности на пищеварение усиливается в результате перераспределения крови. Кровоснабжение пищеварительных желез при этом уменьшается, что и ведет к уменьшению секреции.

В связи с угнетением пищеварительных процессов во время мышечной деятельности не рекомендуется сразу после еды приступать к физической работе. При занятиях спортом следует иметь в виду, что не только мышечная работа тормозит пищеварительные процессы, но и переваривание пищи отрицательно влияет на двигательную деятельность. Возбуждение пищевых центров и отток крови от мышц к органам брюшной полости снижают эффективность физической работы. Кроме того, наполненный желудок приподнимает купол диафрагмы, что неблагоприятно сказывается на деятельности органов дыхания и кровообращения. В связи с этим физические упражнения рекомендуется выполнять не ранее чем через 2–2,5 часа после приема пищи.

В том случае, когда человек вынужден сразу же после приема пищи выполнять значительные физические нагрузки, иногда можно для

адаптации пищеварительных органов к деятельности в таких условиях принимать пищу и непосредственно перед работой. Это следует делать лишь на тренировочных занятиях, но не на соревнованиях, требующих оптимальных условий для работы скелетных мышц, сердца и органов дыхания.

ГЛАВА 10. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

10.1. Сущность обмена веществ и энергии

Отличительным признаком живых организмов являются энергетические траты и постоянный обмен веществ с окружающей их внешней средой. Его сущность состоит в том, что из внешней среды в организм поступают разнообразные, богатые потенциальной химической энергией вещества; в организме они расщепляются на более простые; освобождающаяся при этом энергия обеспечивает протекание физиологических процессов и выполнение внешней работы. Кроме того, поступающие в организм вещества используются для восстановления изнашиваемых и построения новых клеток и тканей и для образования гормонов и ферментов. Некоторые органические вещества при избыточном поступлении могут депонироваться, т.е. откладываться в организме в виде запасов. Образующиеся в процессе обмена продукты распада удаляются из организма во внешнюю среду органами выделения.

Питательными веществами, снабжающими организм энергией и строительным (пластическим) материалом, являются *белки, жиры* и *углеводы*. Кроме того, для нормального протекания обмена веществ в организме необходимо поступление *витаминов, воды* и *минеральных солей*.

Обмен веществ в организме является сложной системой связанных друг с другом реакций расщепления (диссимиляции) и синтеза (ассимиляции) органических веществ. При реакциях диссимиляции происходит освобождение потенциальной химической энергии, которая обеспечивает деятельность всех органов и выполнение внешней работы. Реакции синтеза требуют для своего осуществления притока энергии извне. Затрачиваемая при этом энергия превращается в потенциальную химическую энергию сложных молекул.

Все химические реакции в организме, в том числе переваривание пищи, окислительно-восстановительные и другие процессы осуществляются при участии биологических катализаторов (ферментов).

Обмен веществ и энергии в организме регулируется нервным и гуморальным путями. Регуляция, осуществляемая нервной системой, которой принадлежит особенно большая роль в этом процессе, происходит путем непосредственной посылки эфферентных нервных импульсов к тканям и через железы внутренней секреции, гормоны которых влияют на уровень обмена веществ и энергии. В изменении обмена веществ, обеспечивающем приспособление организма к различным условиям жизни, важное значение имеют условные рефлексы. Индифферентные раздражения после повторного сочетания с факторами, влияющими на обмен веществ и энергии, могут условнорефлекторным путем изменять его в нужном направлении.

10.2. Обмен белков и его регуляция

Белки построены из *аминокислот*. Они являются основным *пластическим материалом*, из которого построены клетки и ткани организма. Например, в составе скелетных мышц находится около 20% белка. Наличием белка обусловлена сократительная функция мышечной ткани. Из белков состоят многие ферменты и гормоны. Белок крови гемоглобин участвует в транспорте кислорода. Белок фибриноген необходим для свертывания крови. Некоторые сложные белки – нуклеопротеиды имеют значение для передачи наследственных свойств.

Белки могут использоваться организмом и как *источники энергии*. При расщеплении белка из безазотистой части его молекулы образуются углеводы, дальнейшее превращение которых обеспечивает освобождение энергии. Окисление 1 г белка освобождает 5,3 ккал. Но азотистые продукты расщепления белка (мочевина, аммиак и др.) не подвергаются в организме дальнейшему окислению. Поэтому при окислении 1 г белка в организме освобождается столько же энергии, сколько и при окислении 1 г углеводов, т.е. 4,1 ккал.

Поступая в организм с пищей, белки расщепляются в кишечнике до аминокислот и в таком виде всасываются в кровь и транспортируются в печень. Часть поступивших в печень аминокислот подвергается дезаминированию и переаминированию. Эти процессы обеспечивают синтез некоторых аминокислот и белков. Из печени аминокислоты поступают в ткани и используются для синтеза белков. Избыточные

белковые вещества, поступающие с пищей, превращаются в организме в углеводы и жиры.

Конечными продуктами расщепления белков в тканях являются *аммиак, мочевина, мочевая кислота, креатинин* и некоторые другие. Они выводятся из организма почками и частично потовыми железами.

О белковом обмене можно судить по азоту, так как он почти целиком поступает в организм с белковой пищей. Поэтому для характеристики белкового обмена в организме пользуются определением *азотистого баланса*, т.е. разницы между количеством азота, поступившего в организм, и количеством азота, выведенного из организма. У лиц, выполняющих среднюю по тяжести физическую работу, при потреблении 100–110 г белка в сутки наблюдается *азотистое равновесие*, т.е. выведение азота из организма равно его усвоению. Состояние, при котором усвоение азота превышает его выведение, называется *положительным азотистым балансом*. Оно характерно для растущего организма (за счет белков пищи происходит рост и увеличение массы тела). Положительный азотистый баланс может быть и у взрослых после голодания и заболеваний, вызвавших усиленный распад тканевых белков без достаточного их восстановления, а также у спортсменов, особенно в подготовительном периоде тренировки, одной из задач которого является развитие скелетной мускулатуры. При полном и частичном (белковом) голодании и при некоторых заболеваниях усваивается меньше азота, чем выделяется. Такое состояние называется *отрицательным азотистым балансом*.

Нормальная жизнедеятельность организма возможна лишь при азотистом равновесии, или положительном азотистом балансе.

При поступлении в организм избыточного пищевого белка у взрослого человека азотистое равновесие не нарушается. Чем больше при этом содержится азота в пище, тем больше его выводится с мочой. В виде запасов белков в организме не откладывается. При голодании белки одних органов могут использоваться для поддержания жизнедеятельности других, более важных. При этом тратятся в первую очередь белки печени и скелетных мышц, и вес этих органов снижается. Вес же мозга и сердца и содержание в них белков остаются почти без изменения.

Обмен белков в организме регулируется *нервными центрами*, расположенными в подбугровой области *промежуточного мозга*. При экспериментальном повреждении у животных некоторых ядер этого отдела мозга усиливается белковый обмен, его баланс становится отрицательным, вследствие чего наступает резкое истощение. Нервная

система влияет на белковый обмен через гормоны щитовидной железы, передней доли гипофиза (соматотропный гормон) и других желез внутренней секреции.

10.3. Обмен углеводов и его регуляция

Углеводы поступают в организм с растительной и в меньшем количестве с животной пищей. Кроме того, они синтезируются в нем из продуктов расщепления аминокислот и жиров.

Углеводы – важная составная часть живого организма, хотя количество их в организме значительно меньше, чем белков и жиров, – всего около 2% сухого вещества тела.

Углеводы служат в организме основным источником энергии. При окислении 1 г углеводов освобождается 4,1 ккал энергии. Для окисления углеводов требуется значительно меньше кислорода, чем для окисления жиров. Это особенно повышает роль углеводов при мышечной деятельности. Значение их как источника энергии подтверждается тем, что при уменьшении концентрации глюкозы в крови резко снижается физическая работоспособность. Большое значение углеводы имеют для нормальной деятельности нервной системы.

Пища содержит главным образом сложные углеводы, которые расщепляются в кишечнике и всасываются в кровь, преимущественно в виде *глюкозы*. В небольших количествах глюкоза содержится во всех тканях. Концентрация ее в крови колеблется от 0,08 до 0,12%. Поступая в печень и мышцы, глюкоза используется там для окислительных процессов, а также превращается в *гликоген* и откладывается в виде запасов.

При голодании запасы гликогена в печени и концентрация глюкозы в крови уменьшаются. То же самое происходит при длительной и напряженной физической работе без дополнительного приема углеводов. Уменьшение концентрации глюкозы в крови ниже 0,07 % называется *гипогликемией*, а увеличение выше 0,12 % – *гипергликемией*.

При гипогликемии появляется мышечная слабость, чувство голода, падает температура тела. Нарушение деятельности нервной системы проявляется при этом в возникновении судорог, помрачении и потере сознания.

Гипергликемия может возникать после приема пищи, богатой легкоусваиваемыми углеводами, при эмоциональном возбуждении, а также при заболеваниях поджелудочной железы. Избыток глюкозы

выводится из крови почками (гликозурия). У здорового человека это можно наблюдать после приема натощак 150–200 г сахара.

В печени содержится около 10 % гликогена, в скелетных мышцах не более 2 %. Общие запасы его в организме составляют в среднем 350 г. При уменьшении концентрации глюкозы в крови происходит интенсивное расщепление гликогена печени и выход глюкозы в кровь. Благодаря этому поддерживается постоянный уровень глюкозы в крови и удовлетворяется потребность в ней других органов.

В организме происходит постоянный обмен глюкозой между печенью, кровью, мышцами, мозгом и другими органами. Главный потребитель глюкозы – скелетные мышцы. Расщепление в них углеводов осуществляется по типу анаэробных и аэробных реакций. Одним из продуктов расщепления углеводов является молочная кислота.

Запасы углеводов особенно интенсивно используются при физической работе. Однако полностью они никогда не исчерпываются. При уменьшении запасов гликогена в печени его дальнейшее расщепление прекращается, что ведет к снижению концентрации глюкозы в крови до 0,05–0,06 %, а в некоторых случаях до 0,04–0,038 %. В последнем случае мышечная деятельность продолжаться не может. Таким образом, уменьшение содержания глюкозы в крови – один из факторов, снижающих работоспособность организма при длительной и напряженной мышечной деятельности. При такой работе необходимо пополнять углеводные запасы в организме, что достигается увеличением углеводов в пищевом рационе, дополнительным введением их перед началом работы и непосредственно при ее выполнении. Насыщение организма углеводами способствует сохранению постоянной концентрации глюкозы в крови, что необходимо для поддержания высокой работоспособности человека.

Углеводный обмен в организме *регулируется нервной системой*. Большое значение в регуляции углеводного обмена имеют условнорефлекторные раздражители. Одним из доказательств этого служит увеличение концентрации глюкозы в крови при возникновении эмоций (например, у спортсменов перед ответственными стартами).

Влияние центральной нервной системы на углеводный обмен осуществляется главным образом посредством *симпатической иннервации*. Раздражение симпатических нервов усиливает образование адреналина в надпочечниках. Он вызывает расщепление гликогена в печени и скелетных мышцах и повышение в связи с этим концентрации глюкозы в крови. Гормон поджелудочной железы

глюкагон также стимулирует эти процессы. Гормон поджелудочной железы инсулин является антагонистом адреналина и глюкагона. Он непосредственно влияет на углеводный обмен печеночных клеток, активирует синтез гликогена и тем самым способствует его депонированию. В регуляции углеводного обмена участвуют гормоны надпочечников, щитовидной железы и гипофиза.

10.4. Обмен липидов и его регуляция

К липидам относятся *нейтральные жиры, фосфатиды и стерины*. Нейтральные жиры расщепляются в кишечнике до глицерина и жирных кислот. Эти вещества, проходя через стенку кишки, вновь превращаются в жир, который всасывается в лимфу и в небольшом количестве в кровь. Кровь транспортирует жиры в ткани, где они используются для пластического синтеза и в качестве энергетического материала. Липиды входят в состав клеточных структур. Они необходимы для новообразования клеток.

Жиры могут откладываться в организме в виде запасов, которые в первую очередь используются при голодании организма. Общее количество жира у человека составляет в среднем 10–12 % веса тела, при ожирении оно может достигать 40–50 %.

Жировые депо в организме непрерывно обновляются. В условиях нормальной жизнедеятельности выход жира из депо сочетается с его депонированием. При полном энергетическом равновесии интенсивность этих процессов в организме одинакова. Если процессы депонирования превышают использование жира, он накапливается в организме; если они недостаточны, жировые запасы уменьшаются.

Жиры, поступающие в ткани из кишечника и из жировых депо, путем сложных превращений окисляются и используются как *источник энергии*. При окислении 1 г жира освобождается 9,3 ккал энергии. В связи с тем, что в молекуле жира содержится относительно мало кислорода, последнего требуется для окисления жира больше, чем для окисления углеводов. Как энергетический материал жир используется главным образом в состоянии покоя и при выполнении длительной малоинтенсивной физической работы. В начале более напряженной мышечной деятельности используются преимущественно углеводы. Но через некоторое время, в связи с уменьшением запасов гликогена, и при работе начинают окисляться жиры и продукты их расщепления. Процесс замещения углеводов жирами может быть настолько интенсивным, что 80% всей

необходимой в этих условиях энергии освобождается в результате расщепления жира.

Жировая ткань, покрывающая различные органы, предохраняет их от механических воздействий. Скопление жира в брюшной полости обеспечивает фиксацию внутренних органов. Подкожная жировая клетчатка, являясь плохим проводником тепла, защищает тело от излишних теплопотерь. Жир входит в состав секрета сальных желез, который предохраняет кожу от высыхания и излишнего смачивания при соприкосновении с водой.

Обмен липидов тесно связан с обменом белков и углеводов. Поступающие в организм в избытке углеводы и белки превращаются в жир. Наоборот, при голодании жиры, расщепляясь, служат источником углеводов.

Обмен липидов в организме регулируется *центральной нервной системой*. При повреждении некоторых ядер подбугровой области промежуточного мозга жировой обмен нарушается. При этом происходит либо ожирение организма, либо его истощение.

Нервная система может оказывать непосредственное воздействие на жировой обмен. Так же она регулирует жировой обмен и путем воздействия на железы внутренней секреции. Недостаточная функция передней доли гипофиза, щитовидной железы и половых желез ведет к ожирению. Гормон поджелудочной железы инсулин стимулирует образование жиров из углеводов.

Увеличение жировых запасов в здоровом организме происходит главным образом в связи с потреблением пищи, превышающим потребность.

10.5. Обмен воды и минеральных солей

Вода в организме находится в виде *солевых растворов*. Это обуславливает тесную связь водного обмена с обменом минеральных веществ, находящихся в организме в виде солей и их ионов.

Тело взрослого человека на 50–60 % состоит из воды. Вода составляет около 92 % крови, 70 % общего веса скелетных мышц, 84 % серого вещества мозга, 22 % костной ткани.

Входя в состав тканей, вода является одним из структурных компонентов тела. Она служит растворителем многих химических веществ в организме и активно участвует в процессах обмена. Если прекращается поступление воды в организм, то он погибает. Полное голодание, но при условии приема воды переносится человеком в течение 40–45 дней. Потеря веса тела при этом может достигать 40 %.

При лишении же воды потеря 10 % веса уже ведет к тяжелым поражениям, а потеря 20–22 % – к смерти.

Поступление воды в организм вызывает незначительное и кратковременное повышение ее содержания в крови. Она быстро переходит в ткани и частично депонируется в печени. Избыток ее выводится из организма почками.

Минеральные вещества входят в состав всех живых тканей. Нормальное функционирование тканей обеспечивается не только наличием в них тех или иных солей, но и строго определенными их количественными соотношениями. Неорганические вещества поддерживают необходимое осмотическое давление в клетках и биологических жидкостях и наряду с белками обеспечивают постоянство рН тканей. При полном отсутствии минеральных солей в пище животные резко теряют в весе и погибают. При избыточном поступлении минеральных солей в организм они могут откладываться в виде запасов. Натрий и хлор депонируются в подкожной клетчатке, калий – в скелетных мышцах, кальций и фосфор – в костях.

Осмотическое давление внутренней среды организма поддерживается путем регуляции поступления воды и солей и их выделения. При повышении осмотического давления возникает чувство жажды. При поступлении воды в организм осмотическое давление снижается.

Выведение воды и солей из организма происходит благодаря нервным и гуморальным влияниям на почки и потовые железы. Нервные центры, регулирующие водно-солевой обмен, расположены в подбугровой области промежуточного мозга. Здесь же находятся осморцепторные клетки, воспринимающие изменения осмотического давления в крови. Воздействие осморцепторов рефлекторно влияет на водно-солевой обмен, обеспечивая постоянство осмотического давления во внутренней среде организма. Большую роль в регуляции водно-солевого обмена играют антидиуретический гормон гипофиза и гормоны коры надпочечников минералокортикоиды. Гормон гипофиза стимулирует обратное всасывание воды в почке и уменьшает этим мочеобразование. Минералокортикоиды (альдостерон и др.) действуют на эпителий почечных канальцев и повышают обратное всасывание в кровь натрия. На деятельности почек влияют также гормоны щитовидной и паращитовидной желез. Первый увеличивает мочеобразование, второй способствует выведению из организма солей кальция и фосфора.

10.6. Витамины

Витамины необходимы для нормальной жизнедеятельности организма. Большинство из них человек получает с пищей. Некоторые витамины синтезируются бактериями в кишечнике. Поэтому отсутствие их в пище не влияет на состояние организма. Витамины обладают высокой биологической активностью. Находясь в ничтожно малых концентрациях, они влияют на обмен веществ в организме. Одни витамины входят в состав ферментов, обеспечивающих протекание различных биологических реакций, другие имеют тесные связи с деятельностью желез внутренней секреции. Витамины обеспечивают работоспособность организма и повышают его сопротивляемость различным заболеваниям.

Потребность в витаминах повышается при изменениях барометрического давления и температуры окружающей среды, при напряженной мышечной деятельности и при некоторых заболеваниях. У молодых, растущих организмов потребность в витаминах больше, чем у взрослых.

Отсутствие отдельных витаминов в пище вызывает нарушения функций организма, называемые *авитаминозами*. Недостаточное поступление витаминов сопровождается менее резкими изменениями – *гиповитаминозами*.

10.7. Обмен энергии

В процессе жизнедеятельности организма его энергетические запасы непрерывно уменьшаются. Энергия расходуется на осуществление различных физиологических функций, на внешнюю работу, поддержание температуры тела и т.п. Продолжение жизни возможно лишь при постоянном пополнении запасов энергии, что и происходит благодаря приему пищи.

Соотношение количества энергии, поступающей с пищей, и энергии, расходуемой организмом, называется *энергетическим балансом*. При избыточном питании происходит накопление энергетических запасов. В условиях недостаточного питания они уменьшаются.

Методы определения расхода энергии. Интенсивность энергетического обмена в организме определяется при помощи калориметрии. Определение энергетического обмена может производиться тремя методами: 1) измерение тепла, выделяемого организмом, – *прямая калориметрия*; 2) измерение объема поглощаемого организмом кислорода и выделяемой углекислоты –

непрямая респираторная калориметрия; 3) определение калорийности всасываемых питательных веществ, поступающих в организм с пищей, – *непрямая алиментарная* (от лат. *alimentum* – пища, питание) *калориметрия*. Калориметр для определения энергетического обмена у человека представляет собой герметически закрытую камеру с двойными стенками, обеспечивающими ее теплонепроницаемость. В камере расположены трубки, по которым циркулирует вода. Тепло, выделяемое человеком, находящимся в калориметре, нагревает эту воду. Зная количество воды, протекающей через камеру и степень ее нагревания, можно определить количество тепла, освобожденного организмом.

Прямая калориметрия – наиболее точный метод исследования энергетических трат. Но он требует относительно длительных наблюдений и не позволяет проводить исследования при многих формах профессиональной и спортивной деятельности человека. Использование этого метода позволило сопоставить величину энергии, освобождаемой в виде тепла, с количеством поглощаемого кислорода и выделяемой углекислоты. Результаты этих сопоставлений дали возможность обосновать принципы *непрямой респираторной калориметрии* – метода, более удобного для оценки энергозатрат у человека. Этот метод впервые был применен Лавуазье в конце XVIII в. В дальнейшем он был несколько изменен и в настоящее время широко используется при исследованиях энергозатрат у человека в условиях профессиональной и спортивной деятельности. В разработке метода респираторной калориметрии принимали участие И.М. Сеченов, М.Н. Шатерников, Д.С. Холден, Д.Г. Дуглас и др. Известно, что чем больше энергии расходует организм, тем интенсивнее протекают окислительные процессы в его тканях и тем относительно больше поглощается кислорода и образуется углекислоты. В связи с этим о величине энергетического расхода можно судить не только по количеству освобожденного тепла, как это делают при прямой калориметрии, но и по количеству поглощаемого кислорода и образующейся углекислоты.

Один литр кислорода окисляет в организме определенные количества тех или иных веществ. При этом в зависимости от природы окисляемого вещества выделяется большее или меньшее количество энергии. При окислении 1 г углеводов требуется 0,8 л кислорода и освобождается 4,1 ккал тепла. Следовательно, 1 л кислорода может полностью окислить 1,26 г углеводов, при этом освободится 5,05 ккал энергии. При окислении жира эти соотношения будут иными в связи с малым содержанием кислорода в его молекуле. Один литр кислорода

может окислить всего 0,5 г жира, при этом I освободится 4,7 ккал тепла.

Количество энергии, освобожденное при использовании 1 л кислорода, называется его *калорическим эквивалентом*. При окислении углеводов калорический эквивалент, как это указано выше, равен 5,05 ккал, при окислении жира – 4,7 ккал, белков – 4,85 ккал. В организме обычно окисляется смесь питательных веществ. Поэтому калорический эквивалент кислорода колеблется от 4,7 до 5,05 ккал. С увеличением в окисляемой смеси углеводов калорический эквивалент кислорода повышается, а с увеличением жира снижается.

Дыхательный коэффициент. О величине калорического эквивалента кислорода узнают по величине *дыхательного коэффициента* – отношению объема выдыхаемой углекислоты к

объему поглощаемого кислорода $\left(\frac{CO_2}{O_2} \right)$. Величина дыхательного

коэффициента зависит от состава окисляемых веществ. При окислении углеводов объем поглощаемого кислорода равен объему выделяемой углекислоты. Следовательно, дыхательный коэффициент при этом равен 1. При окислении жира, в молекуле которого мало кислорода, дыхательный коэффициент очень низок (0,7). При окислении смеси питательных веществ величина его колеблется от 0,7 до 1. Чем больше в этой смеси содержится углеводов, тем он выше. Рассчитав величину дыхательного коэффициента, по специальной таблице определяют калорический эквивалент кислорода (табл. 10.1). При расчете энергетического расхода путем непрямой респираторной калориметрии необходимо узнать количество поглощаемого кислорода и выделенной углекислоты. Для этого измеряется объем легочной вентиляции и определяется состав выдыхаемого воздуха.

Таблица 10.1

Калорический эквивалент кислорода при разной величине дыхательного коэффициента

Показатели	Величины					
	0,70	0,75	0,80	0,90	0,95	1,00
Дыхательный коэффициент	0,70	0,75	0,80	0,90	0,95	1,00
Калорический эквивалент	4,70	4,74	4,80	4,92	4,98	5,05

Выдыхаемый воздух собирается в прорезиненный мешок, для чего используется специальная газовая маска. Объем его измеряется при помощи газовых часов, а химический анализ производится в специальном приборе. Установив величину легочной вентиляции и состав выдыхаемого воздуха, вычисляют объемы поглощенного кислорода и выделенной углекислоты. Затем определяют дыхательный коэффициент, находят в таблице (см. табл. 10.1) калорический эквивалент кислорода и вычисляют энерготраты в килокалориях.

Непрямая респираторная калориметрия широко применяется в физиологии труда и спорта. Она позволяет определять расход энергии при мышечной деятельности в самых разнообразных условиях. С помощью этого метода определены энергетические затраты при беге на лыжах, при плавании, восхождениях на горы и при других видах физических упражнений. Однако этот метод не лишен недостатков. Необходимость использования газовых масок и мешков для забора выдыхаемого воздуха несколько затрудняет дыхание и делает метод газообмена неприемлемым для определения расхода энергии у спортсменов в условиях соревнований. В настоящее время для исследования газообмена сконструированы точные электрофизические приборы. Дальнейшее их усовершенствование и приспособление к проведению исследований при напряженной мышечной деятельности позволят более широко изучать энергозатраты при занятиях спортом.

При *непрямой алиментарной калориметрии* учитывают калорийность принимаемой пищи и ведут наблюдения за весом тела. Постоянство веса свидетельствует о балансе между поступлением энергетических ресурсов в организм и их использованием. В таких условиях количество поступившей пищи может быть показателем энергозатрат. Однако в организме поступление питательных веществ и расход энергии не всегда сбалансированы, что ведет к ошибкам при использовании метода алиментарной калориметрии. Неудобство этого метода обусловлено еще и тем, что он не позволяет определять энерготраты за короткие отрезки времени.

Уровни энергетических трат в организме. В зависимости от активности организма и воздействий на него внешней среды различают три уровня энергетического обмена 1 – *основной обмен*, 2 – *обмен в состоянии относительного покоя*, 3 – *энерготраты при физической работе*.

Основным обменом называют величину энерготрат в состоянии полного мышечного покоя, натощак (спустя 12 ч после приема пищи), при температуре окружающей среды 20–22°.

У взрослого человека весом 70 кг основной обмен в сутки составляет около 1700 ккал. Из этой величины 25 % идет на работу вегетативных систем (сердце, почки и др.), 75 % – на деятельность всех остальных клеток и тканей организма. У здоровых людей основной обмен может колебаться в пределах $\pm 15\%$. У женщин он на 5% ниже, чем у мужчин. Основной обмен зависит главным образом от величины поверхности тела и возраста. Чем относительно больше поверхность тела, тем больше основной обмен. Поэтому его величину принято выражать в ккал на 1 м^2 поверхности тела в 1 час.

С возрастом (рис. 10.1) в связи с понижением интенсивности внутриклеточных окислительных процессов основной обмен понижается. Дети до 5 лет расходуют в состоянии основного обмена 50–55 ккал на 1 м^2 в 1 час, подростки – 42 ккал, взрослые – около 37 ккал, лица пожилого возраста – около 34 ккал.

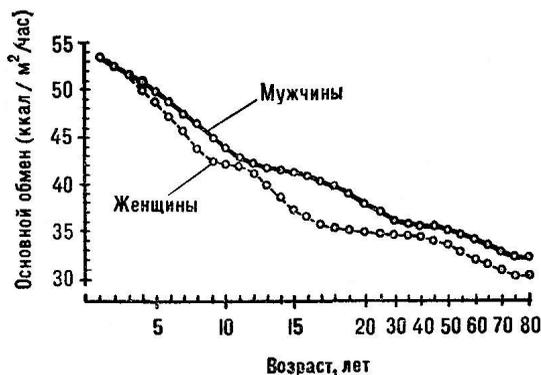


Рис. 10.1. Изменение основного обмена с возрастом (по А. Флейшу)

На величину основного обмена влияют *уровень двигательной активности* организма и особенности питания.

Таким образом, основной обмен поддерживается на одном уровне только при постоянных условиях жизнедеятельности. При изменении этих условий он становится иным.

Основной обмен в организме регулируется, нервной системой и гормонами.

На основной обмен влияют *гормоны щитовидной железы и гипофиза*. При усилении функции щитовидной железы величина его повышается, при ослаблении понижается.

Спортивная тренировка, экономизируя окислительные процессы в организме, в большинстве случаев ведет к снижению основного обмена.

Энерготраты в состоянии относительного покоя *превышают* величину *основного обмена*. Это обусловлено влиянием на обмен пищеварительных процессов, терморегуляцией и энерготратами на поддержание позы тела.

Увеличение расхода энергии после приема пищи обусловлено работой гладких мышц пищеварительных органов и деятельностью пищеварительных желез. Процессы всасывания питательных веществ и их усвоение также требуют дополнительных энергетических трат. Повышение обмена энергии под влиянием приема пищи зависит от ее состава и количества. Наиболее резкие сдвиги вызывает переваривание белковой пищи. Расход энергии при этом возрастает на 20–30 %. Переваривание жира сопровождается увеличением энерготрат на 7 %, углеводов – на 4–5 %. Повышение энергетического обмена под влиянием приема пищи может продолжаться 5–6 ч и более.

Поддержание постоянства температуры тела (вне зоны комфорта) требует значительных энерготрат. Например, при низкой температуре окружающей среды окислительные процессы могут в 3–4 раза превышать уровень основного обмена.

Поддержание позы тела обусловлено повышением тонуса определенных мышечных групп. Это ведет к увеличению энерготрат. Они особенно нарастают при необходимости сохранять неудобную или непривычную для человека позу.

Энерготраты в состоянии относительного покоя могут быть резко увеличенными в связи с восстановительными процессами после выполнения работы. Это обусловлено химическими реакциями в мышцах, главным образом окислением молочной кислоты.

Уровень энергетического обмена в состоянии относительного покоя может изменяться под влиянием *условнорефлекторных раздражителей*. Любой из них после нескольких сочетаний с безусловно-рефлекторными изменениями обмена веществ может стать сигналом, вызывающим такие же сдвиги обмена. Например, производственный шум вызывает увеличение расхода энергии даже у рабочих, находящихся в другом помещении и не занятых работой. Расход энергии еще больше увеличивается в помещении цеха при наблюдении за работой своей бригады. У спортсменов расход энергии повышается в предстартовом периоде. Такое условнорефлекторное повышение обмена веществ имеет большое значение для подготовки к предстоящей деятельности.

Энерготраты при физической работе резко увеличиваются. Например, при ходьбе расходуется энергии на 80–100 % больше по сравнению с покоем, при беге – на 400 % и более.

Суточный расход энергии человека включает величину основного обмена и энергию, необходимую для выполнения профессионального труда, спортивной и других видов мышечной деятельности. Умственный труд требует небольших энергетических затрат.

По характеру выполняемой производственной деятельности и величине энерготрат взрослое население может быть разделено на 4 группы. К первой группе относятся лица, занимающиеся умственным трудом, не требующим мышечных напряжений. Суточный расход у них составляет в среднем 2200–3000 ккал. У лиц, выполняющих механизированную работу, расход энергии повышен до 2350–3200 ккал. При частично механизированном труде суточный расход энергии достигает 2500–3400 ккал. Очень тяжелых, немеханизированный физический труд вызывает расход энергии равный 2900–3990 ккал. В отдельных случаях при выполнении длительной и тяжелой работы суточный расход достигает еще больших величин.

Спортивная деятельность сопровождается значительным увеличением суточного расхода энергии – до 4500–5000 ккал. В дни тренировок с повышенными нагрузками и в дни соревнований в некоторых видах спорта (лыжные гонки, бег на длинные дистанции и др.) эти величины могут быть еще больше.

Энерготраты при работе, которые рассчитывают на единицу времени или на единицу пути, *прямо пропорциональны ее мощности*. Суммарный же расход энергии зависит не только от мощности работы, но и от ее длительности. Например, при легкоатлетическом беге энерготраты, рассчитанные на 1 м пути, будут наибольшими при беге на 100 м, суммарный же расход энергии – наибольшим при марафонском беге.

На уровень энерготрат влияют температура и влажность воздуха, барометрическое давление, сила ветра, особенности грунта при беге, условия скольжения при беге на коньках и лыжах. Например, при одинаковой скорости бега на лыжах энерготраты при плохом скольжении будут значительно больше, чем при хорошем. На расход энергии влияют также эмоции, возникающие во время работы и особенно при спортивной деятельности. Эмоции могут усиливать или, наоборот, снижать обмен веществ и энергии в организме.

При выполнении человеком механической работы коэффициент полезного действия может достигать 20–25 %. Остальная освобождаемая в организме энергия превращается в тепло.

Коэффициент полезного действия при мышечной деятельности зависит от структуры и темпа движений, от количества вовлекаемых в работу мышц и степени тренированности человека, выполняющего работу.

Оптимальный ритм движений, при котором энерготраты минимальны, различен при работе разной мощности. Он зависит также от тренированности человека.

По величине энерготрат нельзя судить об утомительности работы, даже физической. Например, весьма утомительные статические усилия требуют для своего выполнения меньше энергии, чем кажущаяся менее тяжелой динамическая работа.

Мышечная работа необходима для нормальной жизнедеятельности организма. Количество энергии, затрачиваемое непосредственно на мышечную деятельность, должно быть не менее 1200–1300 ккал в сутки. В связи с этим для лиц, не занимающихся физическим трудом, у которых, следовательно, на мышечную деятельность расходуется меньшее количество энергии, *физические упражнения особенно необходимы.*

11. ТЕПЛООБМЕН

Организм человека находится под воздействием постоянных колебаний внешней температуры. Кроме того, изменяется в зависимости от интенсивности обменных процессов и количество тепла, вырабатываемого внутри организма. Все это могло бы приводить к колебаниям температуры тела человека. Однако этого не происходит: специальная система терморегуляции поддерживает температуру тела человека на определенном уровне, наиболее выгодном для процессов жизнедеятельности.

11.1. Пойкилотермия и гомойотермия

В зависимости от особенностей теплообмена животные организмы принято делить на холоднокровные – *пойкилотермные* (от греч. *poikilos* – разнообразный) и теплокровные – *гомойотермные* (от греч. *hotos* – одинаковый, равный). У первых температура тела изменяется соответственно колебаниям температуры внешней среды, у вторых, несмотря на колебания температуры внешней среды, сохраняется стабильная температура тела. И по числу видов, и по числу особей гомойотермные организмы составляют меньшую часть животного

мира: к ним относятся лишь млекопитающие и птицы. Все прочие организмы, от простейших до пресмыкающихся, – пойкилотермные.

Стабильная температура тела – одна из важнейших биологических констант, сформировавшихся в процессе эволюции у высших представителей животного мира. Температура гомойотермных, значительно превышающая обычную температуру внешней среды, обеспечивает высокую скорость химических реакций внутри организма и, следовательно, высокую интенсивность всех процессов жизнедеятельности.

Способность гомойотермных противостоять воздействию холода и тепла, сохраняя стабильную температуру тела, имеет известные пределы. Особо неблагоприятные условия внешней среды (чрезмерно низкая или высокая температура воздуха, сочетающаяся с его повышенной влажностью и большой скоростью движения) могут привести к нарушению гомойотермии. При чрезмерно низкой или чрезмерно высокой температуре среды защитные терморегуляторные механизмы оказываются уже недостаточными, температура гомойотермного организма соответственно начинает падать или повышаться. В первом случае развивается состояние *гипотермии*, во втором – состояние *гипертермии*.

11.2. Температурные «оболочка» и «ядро» тела

В гомойотермном организме принято различать две температурные зоны: наружную и внутреннюю, образно называемые *«оболочкой»* и *«ядром»*. Только «ядро» характеризуется стабильной температурой. К нему относятся мозг, органы грудной клетки, брюшной полости и малого таза. Органы и ткани, расположенные на периферии тела (кожа, большая часть скелетной мускулатуры и костной системы), составляют «оболочку». Температура ее в определенной степени возрастает при повышении температуры внешней среды и наоборот (рис. 11.1). Колебания температуры «оболочки» направлены на поддержание гомойотермии «ядра». Так, при опасности перегревания подъем температуры «оболочки» способствует отдаче тепла во внешнюю среду; при опасности охлаждения снижение температуры «оболочки» ограничивает теплоотдачу.

Широко используемый термин «температура тела», как правило, относится к температуре внутренних областей тела, т.е. «ядра». При этом разные участки «ядра» тоже не имеют строго идентичной температуры. Например, при измерении у человека температуры в венозных сосудах, собирающих кровь от отдельных внутренних

органов, выявляются различия в пределах нескольких десятых градуса: обычно более высокие цифры регистрируются в крови внутренней яремной вены (т.е. в крови, оттекающей от мозга), на втором месте стоит кровь печеночной вены, далее – кровь коронарного синуса, почечной вены, правого предсердия. Эти различия объясняются неодинаковой интенсивностью энергетического обмена отдельных органов: чем он выше, тем больше при прочих равных условиях и местная температура. Кроме того, имеет значение интенсивность местного кровотока: температура органа, превышающая температуру артериальной крови, будет снижаться по мере усиления кровотока и наоборот. В обычных условиях кровь, проходя по сосудам «ядра», забирает тепло, а, проходя по сосудам «оболочки», отдает его тканям.

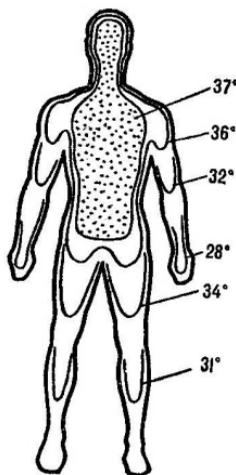


Рис. 11.1. Схема температурных уровней в теле обнаженного человека при температуре воздуха 20°. Область тела, обозначенная точками, – ядро

Наиболее точное представление о средней температуре тела можно получить, измеряя ее в полости сердца (где как бы происходит усреднение температур, характеризующих отдельные участки тела). Но технически осуществить это сложно. На практике обычно пользуются измерением подмышечной температуры или ректальной (в прямой кишке). Реже измеряют температуру в полости рта, пищевода или в глубине слухового прохода.

У человека подмышечная температура в норме варьирует от 36 до 37°, ректальная – от 36,2 до 37,6°, причем имеются небольшие

суточные колебания ее в этих пределах: минимальная температура отмечается во время ночного сна, максимальная – во второй половине дня.

11.3. Температурные зоны внешней среды

Каждый вид гомойотермных характеризуется определенной *термонеutralной зоной* среды, в пределах которой организм в покое не ощущает ни холода, ни жары. Ниже и выше этой зоны располагаются соответственно зоны умеренного охлаждения и умеренного перегревания, а далее – температурные зоны внешней среды, обуславливающие развитие гипотермии и гипертермии.

В пределах термонеutralной зоны энергетический обмен организма устанавливается на минимальном уровне. При смещении температуры среды ниже или выше этой зоны обмен возрастает. В первом случае очевидна целесообразность возрастания обмена: увеличивая на холоде энергетический обмен и, значит, теплопродукцию, организм стремится компенсировать повышенные потери тепла. Во втором случае, при перегревании, некоторое увеличение энергетического обмена происходит вынужденно, вследствие компенсаторной активизации механизмов теплоотдачи: усиления работы дыхательной мускулатуры в связи с «тепловой одышкой»; усиления работы сердца, которому приходится перекачивать через сосуды «оболочки» возросшее количество крови; активизации потовых желез. Дополнительное значение при этом может иметь и подъем температуры «оболочки» (а в случае развития гипертермии – также «ядра») с соответственным повышением скорости всех химических реакций.

Для человека в обычной домашней одежде нейтральная температура воздуха равна 19–22°, для обнаженного человека – 28–31°. Нейтральная температура воды, теплоемкость и теплопроводность которой выше, чем воздуха, равна для человека, погруженного в воду до подбородка, примерно 35°.

11.4. Механизмы теплопродукции

Обмен веществ в организме всегда сопровождается образованием тепла. Основной источник мобилизации энергии в организме – окисление; дополнительную роль играет гликолиз. Эти химические процессы носят экзотермический (от греч. *exo* – снаружи) характер: их энергия лишь частично аккумулируется в молекулах АТФ,

значительная же доля переходит в тепло. В виде такого «первичного» тепла в тканях рассеивается около 60 % энергии. Остальные 40 % после расщепления АТФ обеспечивают работу мышц, многообразные процессы синтеза и секреции, работу «ионного насоса». Но и при этом та или иная часть энергии переходит затем тепло.

Такое «вторичное» тепло образуется в результате химических реакций, имеющих экзотермический характер, а при сокращении мышечных волокон – в результате их трения. В конечном итоге переходит в тепло или вся энергия, мобилизуемая в организме, или (при наличии внешней работы, КПД которой, как известно, не превышает 25–30 %) большая ее часть.

Существует несколько физиологических реакций, обеспечивающих компенсаторное увеличение теплопродукции при действии на организм холода. Один из эффективных способов увеличения теплопродукции в этих условиях – *произвольная мышечная деятельность*. За счет такой деятельности энергетический обмен организма может возрасти в 10 и более раз. Однако часть мобилизуемой при этом энергии расходуется организмом на внешнюю работу. Кроме того, при любых движениях усиливаются потери тепла с поверхности тела.

Другая реакция компенсаторного повышения теплопродукции – *холодовая дрожь*. Она более экономна. При такой произвольной сократительной деятельности скелетных мышц энергетический обмен может возрасти лишь в 2–4 раза, но зато вся мобилизуемая энергия, перейдя в тепло, сохраняется внутри организма.

Наконец, третья реакция повышения теплопродукции на холоде связана с *выделением в кровь норадреналина*. Этот гормон, действуя на скелетные мышцы, а также, по-видимому, на печень и жировую ткань, обуславливает перераспределение энергии, образующейся в них при окислительных процессах: доля энергии, аккумулируемая при этом в молекулах АТФ, уменьшается, а доля, переходящая непосредственно в «первичное» тепло, увеличивается. Особенно характерна эта реакция для акклиматизированного к холоду организма, в котором возрастает и выработка норадреналина, и чувствительность к последнему тканей. В таком организме описанная теплопродукция не уступает по мощности холодовой дрожи и может почти целиком замещать ее. Однако, этот способ повышения теплопродукции невыгоден при необходимости выполнения произвольной мышечной работы: неизбежно падает ее КПД, поскольку в акклиматизированном к холоду организме уменьшается доля энергии, аккумулируемой в молекулах АТФ.

11.5. Механизмы теплоотдачи

Существуют следующие физические механизмы теплоотдачи: 1) теплопроводение, 2) теплоизлучение, 3) испарение.

Теплопроводение может осуществляться путем кондукции и конвекции. Кондукция – прямая передача тепла от более нагретого тела к менее нагретому, неподвижно с ним соприкасающемуся (например, от ступней к полу, на котором стоит человек, или с поверхности тела в неподвижный воздух). Конвекция – прямая передача тепла в условиях, когда тело и среда перемещаются относительно друг друга (например, при обдувании тела ветром или при беге даже в условиях полного безветрия). При одних и тех же физических свойствах среды (теплоемкости и теплопроводности) конвекция представляет значительно более мощный механизм теплоотдачи, чем кондукция.

Теплоизлучение характеризуется отдачей тепла лучистым путем, в основном за счет инфракрасной части спектра.

Испарение сопровождается потерями тепловой энергии, которую уносят молекулы, отрывающиеся от поверхности воды. При переходе в воздух 1 г воды теряется около 0,58 ккал тепла.

Выраженность различных механизмов теплоотдачи определяется рядом условий. Лучистая передача тепла от более нагретого тела к менее нагретому прямо зависит от разницы температур между ними. Кондукция обуславливается помимо такой температурной разницы еще и теплоемкостью и теплопроводностью среды. На конвекцию влияют как перечисленные факторы, так и скорость перемещения тел относительно друг друга. Наконец, теплоотдача испарением (с влажной поверхности в воздух) при прочих равных условиях находится в прямой зависимости от скорости движения воздуха и в обратной – от его относительной влажности.

Процессы теплоотдачи происходят в основном на поверхности кожи и слизистых оболочек дыхательных путей. При теплоотдаче же с калом и мочой соответственно убывает масса тела, а значит, не изменяется его тепловой баланс; вместе с тем некоторое влияние на этот баланс может оказывать прием холодной или горячей пищи, воды.

У многих видов организмов известны определенные области тела, поверхность которых наиболее активно участвует в регуляции теплоотдачи. Например, у кролика – это уши, у мышей – хвост (лишенные хвоста мыши при перегревании погибают намного

быстрее). У человека важная роль в регуляции теплоотдачи принадлежит конечностям.

Перечисленные выше физические механизмы теплоотдачи лежат в основе тех или иных физиологических реакций. Одна из таких реакций – *сдвиг кровотока в «оболочке»*. Например, при жаркой погоде кровь приливает к коже, и она становится горячей. В результате увеличивается перепад температур между поверхностью тела и внешней средой, а это усиливает кондукционную, конвекционную и лучистую отдачу тепла. Однако в тех случаях, когда внешняя температура превышает температуру поверхности тела, кондукционный, конвекционный и лучистый перенос тепла приобретает уже противоположную направленность: извне – внутрь организма. В этих условиях организм может противостоять перегреванию лишь благодаря таким реакциям теплоотдачи, как *«тепловая одышка»* и *потоотделение*. Если, например, в термонейтральной зоне у человека на долю испарения приходится около 25 % общей теплоотдачи, то уже при температуре воздуха 34,5° – 100 %. У человека потоотделение – самая эффективная реакция теплоотдачи. Оно может достигать 2 л за 1 час. При испарении такого количества пота во внешнюю среду отдается около 1150 ккал, т.е. количество тепла, примерно в 20 раз превышающее уровень основного обмена.

11.6. Центральная регуляция теплообмена

Поддержание стабильной температуры тела сводится в принципе к согласованию двух противоположно направленных процессов: теплопродукции и теплоотдачи. Если, например, теплоотдача становится больше теплопродукции, температура тела начинает снижаться, и наоборот. Чтобы избежать этого, организм при вынужденном ускорении одного из названных процессов стремится компенсаторно активизировать во столько же раз и второй процесс.

Включение компенсаторных реакций теплопродукции и теплоотдачи происходит рефлекторным путем. Первоначально, как правило, возбуждаются *терморецепторы*; одни из них реагируют на холод, другие – на тепло. Лучше всего изучены терморецепторы кожи (особенно много их на коже лица и туловища). Кроме того, известны терморецепторы в слизистой оболочке языка и желудка, трахеи и бронхов, в стенке различных венозных сосудов. Наконец, отдельные нервные клетки, специализировавшиеся на восприятии местных колебаний температуры, обнаружены в межоточном и в спинном

мозге. Таким образом, разветвленная сеть чувствительных элементов обеспечивает подробную информацию о температурных сдвигах во внешней и внутренней среде организма.

Эта информация поступает в *высшие центры теплообмена*, расположенные в гипоталамусе. Так, при эксперименте на животных раздражение электрическим током передней части гипоталамуса (даже при нейтральной температуре среды) включает реакции теплоотдачи: расширение сосудов кожи, «тепловую одышку», потоотделение. После разрушения переднего гипоталамуса животные теряют способность реагировать на перегревание усилением теплоотдачи.

Если центры переднего гипоталамуса противодействуют повышению температуры тела, то центры заднего гипоталамуса регулируют реакции, препятствующие ее понижению. Электрораздражение заднего гипоталамуса вызывает дрожь, а при его разрушении животные теряют способность отвечать на охлаждение дрожью и сужением сосудов кожи.

Терморегуляторные центры гипоталамуса вовлекают в свою деятельность и некоторые другие отделы мозга. При этом в соответствующих реакциях участвуют: сосудодвигательный центр продолговатого мозга (при терморегуляторных сдвигах кровотока в «оболочке»), дыхательный центр продолговатого мозга (при «тепловой одышке»), мотонейроны спинного мозга (при холодовой дрожи), симпатические нейроны спинного мозга (при потоотделении, при выделении в кровь норадреналина). В свою очередь, на терморегуляторные центры гипоталамуса оказывает влияние кора больших полушарий. Например, хорошо известен факт подавления дрожи во время выполнения произвольных движений. Условнорефлекторным путем (т.е. при участии коры больших полушарий) у экспериментальных животных можно вызывать «тепловую одышку», терморегуляторные сдвиги кровотока в «оболочке», холодовую дрожь.

11.7. Особенности теплообмена при мышечной работе

При работе в мышцах образуется большое количество тепла. Это приводит к подъему их температуры. Из работающих мышц тепло разносится током крови по всему телу, вызывая общий подъем его температуры. В обычных условиях, как сказано выше, организм сопротивляется любому смещению температуры «ядра». Напротив, при мышечной работе такое смещение осуществляется сравнительно

легко: в этом случае происходит функциональная перестройка самих центров теплообмена.

Мощность работы соответствует 30, 50 и 70% максимального потребления кислорода (МПК). Ось абсцисс – время работы (мин), ось ординат – прирост температуры тела (градусы)

При работе умеренной мощности после первоначального подъема температура тела стабилизируется на новом уровне; он тем выше, чем интенсивнее работа (рис. 11.2). Такой подъем температуры тела имеет регулируемый характер, его выраженность не зависит от колебаний (в широких пределах) температуры внешней среды. Подобные колебания обуславливают лишь компенсаторное (целью сохранить новый уровень температуры тела) усиление или ослабление теплоотдачи. Среди реакций теплоотдачи наиболее важную роль при мышечной работе играет потоотделение.

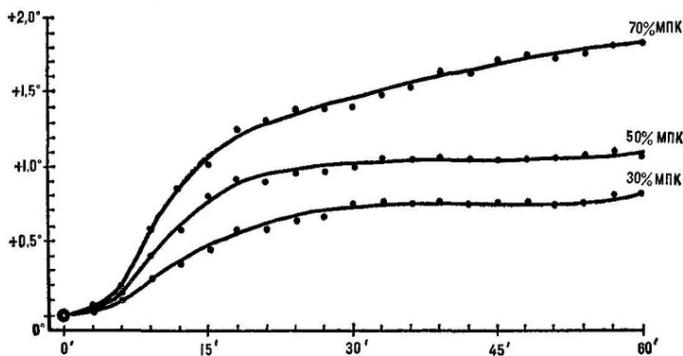


Рис. 11.2. Прирост температуры тела в процессе работы на велоэргометре (по В.А. Бернштейну, М.М. Синайскому и В.Г. Федотовой)

Некоторый подъем температуры тела выгоден при работе: возрастает возбудимость, проводимость, лабильность нервных центров, снижается вязкость мышц, в протекающей через них крови улучшаются условия отщепления кислорода от гемоглобина. Поэтому повышение температуры тела перед началом работы – одна из главных задач спортивной разминки. Небольшое повышение температуры можно зарегистрировать в предстартовом состоянии и без разминки (оно возникает условнорефлекторно).

Не выяснен окончательно вопрос о том, до какого уровня подъем температуры тела при работе следует считать благоприятным. По-видимому, этот уровень должен быть тем выше, чем больше мощность работы. Установлено, что при работе в пределах зоны умеренной

мощности регулируемый центрами теплообмена подъем температуры тела может составлять 1,5–2°.

Наряду с регулируемым подъемом при мышечной работе может наблюдаться также дополнительный, вынужденный подъем температуры тела. Он происходит при чрезмерно высокой температуре и влажности воздуха, при чрезмерной теплоизоляции работающего. В этих условиях механизмы теплоотдачи уже не справляются с выведением из организма избыточного тепла и температура тела прогрессивно нарастает, что может привести к тепловому удару.

ГЛАВА 12. ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ

12.1. Общая характеристика выделительных процессов

Поддержание оптимальных отношений организма со средой и сохранение гомеостаза обеспечиваются поступлением различных жизненно необходимых веществ извне и выделением конечных продуктов обмена веществ, а также чужеродных (лекарственных и др.) веществ, поступивших из окружающей среды.

Выделительные функции осуществляются многими системами организма: желудочно-кишечным трактом, органами внешнего дыхания, почками, потовыми, сальными, слезными, молочными и некоторыми другими железами (слизистая носа и др.).

Желудочно-кишечный тракт выводит из организма остатки пищеварительных соков, которые удаляются вместе с неусвоенными остатками пищевых веществ. Через *дыхательные пути* удаляются газообразные продукты: углекислота, лекарственные вещества и др.

Среди органов выделения особая роль принадлежит *молочным, сальным и слезным железам*. Первые выделяют молоко, необходимое для вскармливания потомства, вторые – кожное сало, образующее защитный слой на поверхности тела и др., третьи – влагу, смачивающую слизистые оболочки глазного яблока.

Основное значение для полноценного освобождения организма от конечных продуктов обмена и чужеродных веществ имеют выделительные функции *почек и потовых желез*.

12.2. Основные функции почек и структура мочеобразовательных единиц

К основным функциям почек относятся: 1) поддержание нормальной концентрации в организме воды, солей и ряда других кристаллоидов (например, глюкозы); 2) регулирование рН крови, кислотно-щелочного равновесия и осмотического давления в тканях тела; 3) удаление из организма конечных продуктов белкового обмена и чужеродных, в том числе лекарственных, веществ; 4) секреция гормона ренина, влияющего на тонус кровеносных сосудов. Все эти функции осуществляются в результате образования мочи в нефронах – функциональных единицах почек.

Структура нефрона. В почках человека имеется больше двух миллионов нефронов. Каждый нефрон представляет собой особую функциональную единицу (рис. 12.1), включающую мальпигиево тельце и мочевые канальцы.

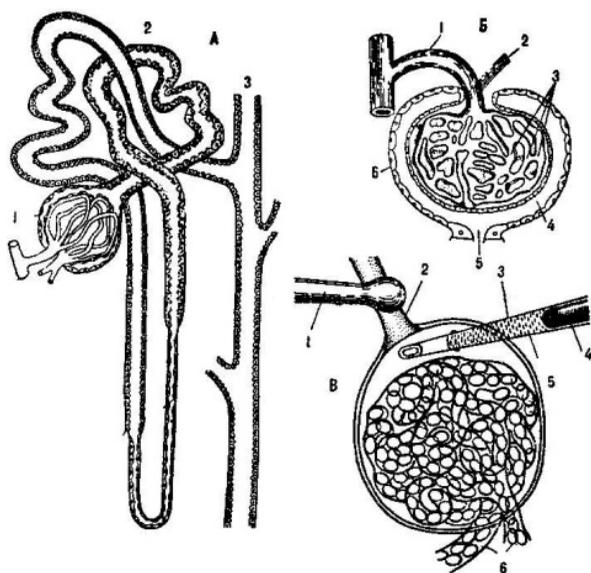


Рис. 12.1. Схема строения нефрона и его кровеносных сосудов (А и Б) и получение первичной мочи из капсулы с помощью микропипетки (В).

А: 1 – сосудистый (мальпигиев) клубочек, окруженный капсулой Боумена; 2 – извитой каналец, 3 – собирательная трубка; Б: 1 – приносящий сосуд; 2 – выносящий сосуд;

3 – капиллярная сеть клубочка; 4 – полость капсулы; 5 – начало извитого канальца; 6 – наружная оболочка капсулы; В: 1 – стеклянная палочка; 2 – каналец; 3 – пипетка; 4 – ртуть; 5 – клубочковая жидкость; 6 – артериолы

Мальпигиево тельце состоит из капсулы Шумлянского – Боумена, внутри которой находится сосудистый клубочек (см. рис. 12.1).

Капсула Шумлянского – Боумена образована вдавлением слепого расширенного конца мочевого канальца в его просвет, а потому имеет двойную стенку. Внутренняя стенка капсулы тесно соприкасается со стенками капилляров сосудистого клубочка, образуя базальную фильтрующую мембрану. Между ней и наружной стенкой капсулы находится щелевидная полость, в которую поступает плазма, фильтрующаяся через базальную мембрану из капилляров клубочка.

Клубочек состоит из приносящей артериолы, сложной сети артериальных капилляров и выносящей артериолы. Диаметр выносящей артериолы меньше по сравнению с приносящей, что способствует поддержанию в капиллярах клубочков относительно высокого кровяного давления.

Мочевые канальцы начинаются от щелевидной полости капсулы, которая непосредственно переходит в проксимальный (каналец первого порядка) извитой каналец. В некотором отдалении от капсулы проксимальный извитой каналец выпрямляется и образует *петлю Генле*, переходящую, в свою очередь, в дистальный (каналец второго порядка) извитой каналец, открывающийся в собирательную трубку.

Одним из важных факторов, определяющих мочеобразование в нефронах, являются особенности строения их кровеносных сосудов. Почечная артерия, разветвляясь, образует мелкие так называемые *приносящие артериолы*, которые входят в состав мальпигиева тельца. Здесь приносящие артериолы переходят в капиллярную сеть – плотный *сосудистый клубочек*. Сливаясь, капилляры вновь образуют *выносящую артериолу*, имеющую меньший диаметр, чем приносящая. Разница в диаметрах приносящей и выносящей артериол – важный фактор, обеспечивающий в сосудистом клубочке наличие высокого капиллярного давления крови. В капиллярах клубочка кислород практически не используется, и вследствие этого оттекающая из них кровь является артериальной. Артериола, выйдя из капсулы Шумлянского – Боумена, вновь разветвляется на множество капилляров. Они оплетают извитые канальцы нефрона, питая их ткань.

Кроме описанных выше нефронов, получивших название корковых, в почке имеются еще и другие, отличающиеся по местоположению и кровоснабжению, – юкстамедуллярные нефроны. Они находятся в мозговом слое почек, диаметр выносящей артериолы в них такой же, как и у приносящей. Юкстамедуллярные нефроны отличаются также некоторыми другими деталями строения. У места вхождения артериолы в клубочек располагаются специализированные

клетки, выполняющие внутрисекреторную функцию. Они вырабатывают особое вещество *ренин*, участвующее в регуляции кровяного давления и почечного кровотока.

12.3. Механизм мочеобразования в почке и его регуляция

Мочеобразование представляет собой весьма сложный процесс. В соответствии с современной фильтрационно-реабсорбционной теорией мочеобразования в этом процессе можно выделить две фазы – фильтрацию и реабсорбцию.

Фильтрация. Благодаря высокому давлению крови в сосудистом клубочке (60–70 мм рт. ст.) через стенки капилляров фильтруется в полость капсулы Шумлянского – Боумена плазма крови со всеми растворенными в ней кристаллоидами (соли, глюкоза и др.). Этот фильтрат, поступающий в Боуменовскую капсулу и переходящий затем в мочевые канальцы, называют *первичной мочой*. Но крупные коллоидные частицы (белки), как и форменные элементы крови, не фильтруются через стенки капилляров клубочков. Поэтому первичную мочу образно называют *белковой плазмой*.

В сутки у человека образуется до 150–180 л первичной мочи. Такая интенсивная фильтрация возможна только в условиях обильного кровоснабжения почки и при особом строении фильтрационной поверхности капилляров клубочка, в которых поддерживается высокое давление крови. При снижении этого давления до 30–35 мм рт. ст. фильтрация полностью прекращается, так как оно становится равным осмотическому давлению коллоидов крови. В сутки через почки протекает до 1700–1800 л крови, и из каждых 10 л проходящей крови образуется примерно 1 л первичной мочи.

Реабсорбция в мочевых канальцах. Вся образующаяся первичная моча поступает в извитые канальцы и петлю Генле, где происходит обратное всасывание – *реабсорбция* (от лат. *re* – приставка, обозначающая обратное или противоположное действие, *absorbtio* – всасывание). Из 150–180 л первичной мочи реабсорбируется, около 148–178,5 л воды. Вследствие этого количество *конечной мочи*, т.е. той, которая из мочевых канальцев и собирательных трубок переходит в почечные лоханки и затем поступает в мочевой пузырь, составляет всего около 1,5 л в сутки. Такое значительное обратное всасывание объясняется тем, что общая суммарная поверхность канальцев почек человека равна 40–50 м².

Обратному всасыванию подвергается также много других органических и неорганических веществ первичной мочи. Некоторые

вещества не реабсорбируются и целиком выводятся из организма с мочой.

Все вещества, всасывающиеся в кровь из первичной мочи, называются *пороговыми*. К ним относится ряд органических (глюкоза и др.) и неорганических (соли Na, K, Ca, фосфаты и др.) веществ. Они выводятся из организма с конечной мочой только при относительно высокой концентрации их в крови.

Величина концентрации вещества в крови, при которой оно реабсорбируется не полностью и начинает выводиться из организма с конечной мочой, называется *порогом выведения*. Таким образом, обратное всасывание веществ из первичной мочи находится в определенной зависимости от концентрации их в крови. Например, если концентрация глюкозы в плазме крови не превышает 150–180 мг %, то она в мочевых канальцах полностью подвергается обратному всасыванию. При более высоком содержании глюкозы в крови часть ее не реабсорбируется и поступает в конечную мочу. Такое явление получило название *глюкозурии*, т.е. выделения глюкозы с мочой. Глюкозурия может возникать при чрезмерном поступлении глюкозы с пищей, при возникновении эмоциональных состояний, в том числе в процессе выполнения физической работы. То же самое наблюдается и в отношении ряда других веществ. Так, при недостатке в организме поваренной соли она полностью реабсорбируется. Если же в крови находится избыточное количество этой соли, то часть ее выводится с конечной мочой.

Вещества, которые не подвергаются обратному всасыванию и полностью выводятся с конечной мочой, называются *непороговыми*. К ним относятся конечные продукты белкового обмена веществ (мочевина, креатинин), сульфаты, некоторые лекарственные вещества и др.

Реабсорбция – процесс очень сложный, осуществляющийся за счет активного и пассивного переноса веществ через мембрану извитых канальцев и петли Генле.

Нисходящее и восходящее колена петли Генле (рис. 12.2) образуют так называемую поворотнo-противоточную систему. Тесно соприкасаясь друг с другом, нисходящее и восходящее колена функционируют как единый механизм. Сущность такой совместной работы (см. рис. 12.2) заключается в том, что из полости нисходящего колена в тканевую жидкость почки обильно поступает вода. Это приводит в данном колене к «сгущению», т.е. к повышению концентрации различных веществ мочи. Из восходящего же колена в тканевую жидкость активно выводятся ионы Na, но не выводится вода.

Повышение концентрации ионов Na в тканевой жидкости способствует повышению ее осмотического давления, а, следовательно, и усилению «отсасывания» воды из нисходящего колена. Это вызывает еще большее «сгущение» мочи в петле Генле. Здесь, как и везде в живых системах, вновь проявляет себя феномен саморегуляции. Выход воды из нисходящего колена способствует выходу из восходящего ионов Na, а Na, в свою очередь, обуславливает выход воды. Таким образом, петля Генле работает как концентрационный механизм. «Сгущение» мочи продолжается и далее в собирательных трубочках.

Клетки канальцев способны также выводить из организма многие вещества путем секреции. В первую очередь это имеет отношение к веществам, которые слабо фильтруются или совсем не переходят в первичную мочу (некоторые коллоиды, органические кислоты, аминокислоты и др.). Ряд поступающих в мочу веществ почки синтезируют сами (мочевину, мочевую кислоту, уробилин и др.).

В результате столь сложной фильтрационно-реабсорбционной, секреторной и синтезирующей работы нефрона образуется *конечная моча*. По своему составу она существенно отличается от первичной мочи (табл. 12.1).

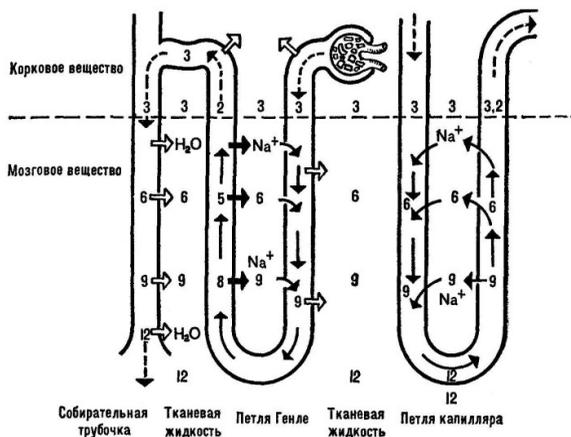


Рис. 12.2. Схема поворотно-противоточного механизма нефрона

Пунктирными стрелками показано общее направление движения жидкости, черными стрелками – пассивный перенос натрия, белыми стрелками – передвижение воды. Цифры – относительные концентрации осмотически активных растворенных веществ (по К. Вилли и В. Детье)

Таблица 12.1

Содержание в плазме крови и первичной моче

различных веществ

Вещества	Содержание веществ (%)		Отличие содержания вещества в моче от содержания его в плазме крови
	в плазме крови и первичной моче	в моче, выделяемой в мочеточники	
Мочевина	0,03	2,0	В 67 раз больше
Мочевая кислота	0,004	0,05	В 12 раз больше
Глюкоза	0,1–0,15	–	Отсутствует в моче
Калий	0,02	0,15	В 7 раз больше
Натрий	0,32	0,35	Приблизительно столько же
Фосфаты	0,009	0,15	В 16 раз больше
Сульфаты	0,002	0,18	В 90 раз больше

Регуляция мочеобразования. Регуляция работы почек обеспечивается *нейрогуморальным механизмом*. Основным гуморальным компонентом этой регуляции является гормон задней доли гипофиза – *антидиуретический гормон*. Он усиливает реабсорбцию воды и тем самым уменьшает образование и выделение (диурез) мочи. При сокращении поступления этого гормона в кровь снижается обратное всасывание воды из канальцев. Диурез при этом значительно возрастает (иногда до 20–25 л в сутки). Гормон надпочечников *адреналин*, суживая выносящую артериолу сосудистого клубочка, повышает в нем давление. Вследствие этого происходит усиление фильтрации и образования мочи. Но при более значительных концентрациях адреналин оказывает противоположный эффект. Он суживает также и приносящие сосуды и тем самым снижает давление в капиллярах сосудистого клубочка. Это приводит к уменьшению в нем фильтрации, а, следовательно, и образования первичной мочи. На деятельность почек оказывают влияние и некоторые пищевые продукты, а также специальные мочегонные средства.

Прямая *нервная регуляция* работы почек выражена слабее, чем гуморальная. В основном она осуществляется через рефлекторные изменения просвета почечных сосудов под влиянием тех или иных воздействий. Это ведет к изменению почечного кровотока и, следовательно, процесса мочеобразования.

12.4. Мочевыведение

Конечная моча по собирательным трубочкам и более крупным коллекторам – *белиниевым трубкам* – поступает в почечные лоханки, мочеточники и мочевой пузырь. Когда в мочевом пузыре человека

собирается 250–300 мл мочи, давление в нем становится равным 15–16 см водн. ст. Оно достаточно для раздражения рецепторов, расположенных в стенках пузыря. Возбуждение, возникшее в них, поступает по афферентным нервам в крестцовую часть спинного мозга, где располагается центр непроизвольно-рефлекторного мочеиспускания. Афферентная иннервация мочевого пузыря осуществляется по симпатическим и парасимпатическим волокнам. Импульсы, поступающие по симпатическим волокнам, расслабляют мышцу пузыря и повышают тонус его жома. Это способствует заполнению пузыря мочой и ее удержанию в нем. Противоположное действие оказывают импульсы, поступающие по парасимпатическим волокнам. В результате моча выжимается из пузыря и по мочеиспускательному каналу изливается наружу. Во время мочеиспускания напрягаются также мышцы брюшного пресса, изменяется дыхание и работа сердца и др.

Мочеиспускание, как и все процессы, протекающие в организме, является следствием *целостной* реакции его на раздражение. Крестцовый центр мочеиспускания находится под контролирующим влиянием центров, расположенных в продолговатом и среднем мозгу, а также коры больших полушарий головного мозга. Поэтому акт мочеиспускания до определенных пределов наполнения мочевого пузыря (давление не выше 16–18 см водн. ст.) произволен и только при дальнейшем повышении давления становится непроизвольным. Это является выражением защитной реакции организма.

12.5. Выделительная функция потовых желез

Выделительные функции почек дополняются выделительными функциями потовых желез. Работа их взаимосвязана и частично взаимозаменяема.

Замена выделительной функции почек деятельностью потовых желез происходит не только в случае недостаточности почек при их заболевании, но и при выполнении физической работы.

Различают два вида потоотделения – *термическое потоотделение* и *психическое*, или *эмоциональное*.

Термическое потоотделение происходит по всей поверхности тела, за исключением ладоней и подошвенной стороны стоп, психическое – на ладонях, подошвенной стороне стоп, в подмышечных впадинах и реже на других участках тела.

Причиной термического потоотделения является повышение температуры окружающей среды. Его интенсивность и быстрота

наступления находятся в прямой зависимости от интенсивности и величины повышения температуры внешней среды. Однако, достигнув максимальной величины, потоотделение ослабляется даже при высокой температуре.

Психическое потоотделение возникает в результате тех или иных эмоциональных переживаний (страх, радость и др.), умственного напряжения и др., т.е. факторов, не оказывающих существенного влияния на температуру тела. По своим свойствам психическое потоотделение резко отличается от термического. Оно имеет очень короткий латентный период и начинается сразу после возбуждающего воздействия, быстро достигает максимума, соответствующего силе раздражителя, и столь же быстро прекращается с прекращением раздражения.

Потоотделение, вызываемое *мышечной деятельностью*, представляет собой сочетание двух видов потоотделения – *термического* (вследствие повышения теплопродукции при мышечной работе) и *психического* (вследствие эмоциональной настроенности, вызванной этой работой). Таким образом, интенсивность потоотделения при мышечной работе зависит как от ее характера, так и от эмоционального фона.

Потоотделение – процесс постоянный. В условиях физического и эмоционального покоя, при комфортной температуре окружающей среды он совершается со значительно меньшей интенсивностью, чем во время физической работы и эмоционального возбуждения. Количество пота, выделяемое в этих условиях, достигает в сутки 500–1000 мл. Регуляция деятельности потовых желез осуществляется нервным и гуморальным путями. Секреторными нервами потовых желез служат симпатические нервы. Отличительной особенностью волокон симпатических нервов является то, что они выделяют в качестве медиатора не симпатии, а ацетилхолин.

12.6. Влияние мышечной работы на функции выделения

Во время длительной работы даже умеренной мощности (бег на длинные дистанции и др.) всегда наблюдается перераспределение крови. Увеличивается приток ее к мышцам и значительно сокращается приток к внутренним органам. Это может привести к резкому снижению давления в капиллярах сосудистых клубочков почек, к уменьшению и даже прекращению мочеобразования. Однако временно возникшая недостаточность почек компенсируется усилением работы потовых желез. Кроме того, усиление потоотделения увеличивает

теплоотдачу, что очень важно в условиях избыточной продукции тепла во время выполнения физических упражнений.

При работе субмаксимальной мощности, т.е. сопровождающейся преимущественно анаэробным расщеплением углеводов, концентрация молочной кислоты в моче достигает 0,22–0,24 %, тогда как при работе умеренной мощности содержание ее не превышает 0,05–0,06 %. Выведению избытка молочной кислоты, а также мочевины, креатинина и аммиака при мышечной работе умеренной мощности способствует усиленная работа потовых желез.

Важным показателем состояния эмоционального возбуждения является появление глюкозы в моче. Это происходит в результате активации процесса гликогенолиза под влиянием усиленного выделения адреналина надпочечниками, что приводит к повышению концентрации глюкозы в крови выше пороговой.

Иногда при мышечных и эмоциональных напряжениях может быть обнаружен белок в моче. Исчезновение его через сутки свидетельствует не о патологии, а о физической реакции организма на большие нагрузки.

Количество пота, выделяемое во время работы, может быть весьма значительным. Так, у мужчин на марше со скоростью 5 км/час с грузом 10 кг при температуре воздуха + 32,6–34,7° за 1 час выделялось 1056–1787 г пота. У рабочих горячих цехов и солдат, несущих службу в тропиках, количество выделяемого пота может достигать до 10–15 кг в день.

ГЛАВА 13. ВНУТРЕННЯЯ СЕКРЕЦИЯ

13.1. Общая характеристика желез внутренней секреции

В регуляции жизнедеятельности организма важное значение имеют вещества высокой биологической активности, выделяемые специальными органами в кровотоки и способными, несмотря на их чрезвычайно малые концентрации в крови, вызывать значительные изменения в состоянии организма, в частности обмена веществ в нем. Эти вещества называются *гормонами*, а выделяющие их органы – *эндокринными железами* (от греч. *endon* – внутрь, *krino* – выделять) или *железами внутренней секреции*.

Схема расположения желез внутренней секреции в организме человека представлена на рис.13.1.

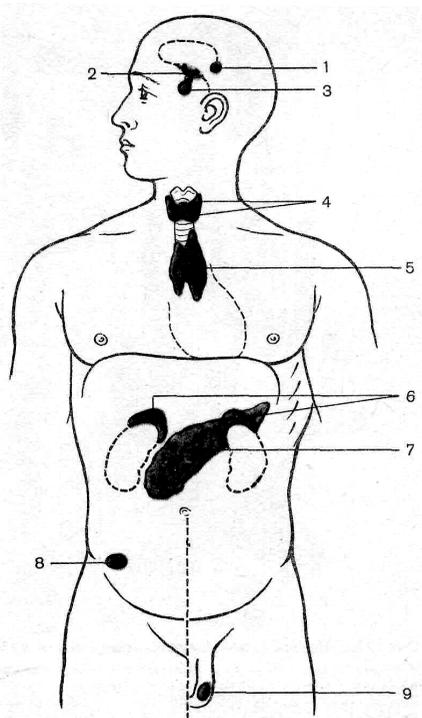


Рис. 13.1. Схема расположения желез внутренней секреции

1 – шишковидное тело; 2 – нейросекреторные ядра гипоталамуса; 3 – гипофиз; 4 – щитовидная и паращитовидные железы; 5 – вилочковая железа; 6 – надпочечник; 7 – поджелудочная железа; 8 – яичник; 9 – яичко

Эндокринные железы (в отличие от желез внешней секреции, например пищеварительного тракта) не имеют протоков. Образованные ими гормоны всасываются непосредственно в кровь, протекающую через железу. Гормоны обладают дистанционным действием, т.е., поступая в кровяное русло, оказывают влияние на органы и ткани, расположенные вдали от той железы, где они синтезируются. Действие гормонов характеризуется специфичностью. Она выражается в двух формах: одни гормоны (например, половые) влияют только на некоторые органы и ткани, другие управляют лишь определенными изменениями в цепи обменных процессов и в активности регулирующих их ферментов.

Гормоны сравнительно быстро разрушаются. Для поддержания достаточного количества гормона в крови необходимо постоянное выделение его соответствующей железой. Если же в результате

патологических процессов деятельность какой-либо эндокринной железы нарушается, что выражается в недостаточной или чрезмерной продукции гормонов, то возникают существенные функциональные расстройства, а в некоторых случаях может наступить даже смерть. Почти все расстройства деятельности эндокринных желез вызывают понижение общей работоспособности.

Важным фактором, регулирующим интенсивность образования и секреции гормонов, является характер регулируемых ими процессов. Как только изменения, вызываемые каким-либо гормоном, достигают определенной величины, образование и выделение этого гормона уменьшаются. В ряде случаев увеличивается продукция другого гормона, действующего противоположно на данный процесс.

Функции эндокринных желез регулируются центральной нервной системой, которая контролирует выделение всех гормонов (рис. 13.2). Таким образом, нервное и гуморальное воздействия на различные органы и ткани представляют собой проявление единой системы нейрогуморальной регуляции функций организма.

Классическими методами изучения эндокринных функций являются удаление у подопытных животных какой-либо эндокринной железы, введение в организм экстрактов, в том числе гормонов, меченных радиоактивными изотопами, и исследование больных с недостаточностью или избыточностью функций той или иной железы.

13.2. Надпочечники

Надпочечники расположены над верхними полюсами почек. Каждый из них весит 3–5 г и состоит из мозгового и коркового слоев, являющихся, по существу, двумя разными железами.

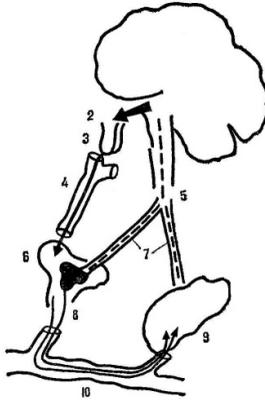


Рис.13.2. Схема передачи органам-исполнителям через эндокринные железы влияния нервной системы

1 – головной мозг, 2 – нейросекретия, 3 – гипофиз, 4 – тройные гормоны аденогипофиза; 5 – нервный ствол; 6 – железы внутренней секреции; 7 – нервные волокна, через которые поступают нервные импульсы в железы внутренней секреции; 8 – гормоны; 9 – орган-исполнитель; 10 – кровеносный сосуд

Мозговой слой надпочечников образует сероватую «сердце-винку», составляя 10 % веса всей железы. Основным гормоном, образующимся в ней, является адреналин. Наряду с ним из мозгового слоя поступает в кровоток норадреналин, отличающийся от адреналина отсутствием одной метильной группы.

Адреналин и норадреналин очень сходны по своим свойствам и физиологическому влиянию, но пороги их действия различны. Норадреналин сильнее действует на кровеносные сосуды, и ему принадлежит основная роль в сосудодвигательных реакциях. Но в регуляции обменных процессов адреналин в 4–8 раз активнее норадреналина.

Под влиянием адреналина ускоряется и усиливается деятельность сердца, повышается его возбудимость и увеличивается скорость проведения импульсов по сердечной мышце.

Роль адреналина в мобилизации энергетических ресурсов организма заключается в том, что под его влиянием расщепляется гликоген печени. В результате этого усиливается поступление глюкозы из печени в кровь и возрастает ее содержание в крови.

С действием адреналина на обмен веществ связан известный факт повышения работоспособности утомленных мышц при его введении. Воздействуя на ретикулярную формацию мозга, адреналин

способствует повышению возбудимости центральной нервной системы.

Центральная нервная система может через симпатические нервы быстро увеличить выделение адреналина в кровотоки, например, при физической нагрузке, а также при сильных переживаниях. Это способствует мобилизации функций и ресурсов организма для эффективного выполнения необходимых двигательных актов.

Кора надпочечников состоит из трех зон: наружной – клубочковой, средней – пучковой и внутренней – сетчатой. Эти зоны различаются между собой не только по гистоструктуре, но и по функциональной активности и гормонам, образующимся в них.

Кора надпочечников является жизненно важной железой внутренней секреции. Удаление ее быстро приводит к смерти, что не наблюдается у животных при разрушении у них мозгового слоя надпочечников. Патологическое изменение коры надпочечников у людей, известное как *болезнь Аддисона*, сравнительно быстро приводит при отсутствии лечения к смерти. В обоих случаях типичными симптомами недостаточности гормонов коры надпочечников являются мышечная слабость и быстрая утомляемость. После введения гормонов коры надпочечников работоспособность нормализуется. Гормоны коры надпочечников являются стероидами и носят общее название *кортикостероиды* или *кортикоиды*. Они делятся на три группы:

1) *минералокортикоиды* – выделяемые в клубочковой зоне и регулирующие минеральный обмен в основном на уровне почек; 2) *глюкокортикоиды* – выделяемые в пучковой зоне и оказывающие различные регуляторные воздействия в широком диапазоне; 3) *аналоги половых гормонов* – выделяемые в сетчатой зоне.

Основным и наиболее активным минералокортикоидом является *альдостерон*. Он увеличивает реабсорбцию натрия в канальцах почек и поддерживает на должном уровне его содержание в плазме крови, лимфе и тканевой жидкости. Это приводит к задержке воды в организме и способствует повышению артериального давления, снижая реабсорбцию калия в канальцах почек, альдостерон уменьшает содержание его в организме. При недостатке минералокортикоидов организм теряет такое количество натрия, что могут возникать изменения внутренней среды, приводящие к смерти.

Во время выполнения физических нагрузок, сопровождающихся усиленным потоотделением, а также в некоторых других условиях, вызывающих значительные потери жидкости (например, при перегревании), продукция альдостерона усиливается. В результате

этого задерживается и даже полностью прекращается выведение с мочой натрия, чем компенсируются значительные его потери, вызванные потоотделением. С потом же теряется и значительное количество калия. Однако во время мышечной работы распад гликогена и тканевых белков ведет к освобождению в больших размерах ионов калия. В этих условиях усиление выведения калия через почки и пот являются более благоприятной реакцией, чем задержка его. Усиление секреции альдостерона предохраняет организм от существенных изменений содержания натрия и калия в плазме крови

Клубочковая зона коры надпочечников выделяет в небольших количествах дезоксикортикостерон.

Глюкокортикоидами, продуцируемыми корой надпочечников, являются кортизон и кортикостерон. У человека значительно преобладает продукция более активного из них – *кортизона*. Диапазон воздействия этих гормонов весьма широкий. Они участвуют в регуляции углеводного, белкового, жирового и водно-электролитного обмена, оказывают влияние на функции сердечно-сосудистой и центральной нервной систем, способствуют повышению сопротивляемости организма к различным вредным воздействиям.

Перечисленные физиологические влияния глюкокортикоидов свидетельствуют о важном значении гормонов в процессах приспособления организма к изменениям внешней среды. Поэтому их называют также *адаптивными гормонами*.

Глюкокортикоиды играют важную роль в приспособлении организма к мышечной работе. Если выполняемая физическая нагрузка достаточно интенсивна, то отмечается повышенная активность коры надпочечников. В результате содержание кортизола и кортикостерона в крови увеличивается. Благодаря этому мобилизуются белковые и жировые ресурсы организма; усиливается новообразование гликогена в печени и обеспечивается эффективное перемещение ионов через клеточные мембраны и удаление из клеток воды, образующейся в результате усиления окислительных процессов; тонизируются очень многие приспособительные реакции, в том числе реакции сердечно-сосудистой системы. Однако при длительных утомительных нагрузках вслед за первоначальным усилением наблюдается угнетение продукции глюкокортикоидов. Эту реакцию можно рассматривать как защитную, направленную на предотвращение чрезмерных затрат ресурсов организма.

На уровень секреции глюкокортикоидов влияет поступление в кровь гормона аденогипофиза – *адренокортикотропного гормона*

(АКТГ). В свою очередь, секреция АКЛТ зависит от влияния продуктов нейросекреторных клеток промежуточного мозга. Так обеспечивается участие центральной нервной системы в управлении секрецией глюкокортикоидов, а также быстрое изменение функциональной активности железы в соответствии с внешними условиями и характером деятельности организма.

Общий адаптационный синдром. При действии факторов, ведущих к изменениям внутренней среды, сохранение жизни в высокоорганизованном организме возможно только при возникновении специальных защитных реакций, обеспечивающих восстановление необходимого постоянства внутренней среды организма. Эти специальные защитные меры и компенсаторные изменения являются *специфическими*, т.е. они защищают организм только от данного фактора.

Наряду со специфическими существуют и *неспецифические* защитные реакции, т.е. предохраняющие организм от вредных для него воздействий не одного, а многих факторов. Как показал Г. Селье, особо важное место в общей, неспецифической, приспособительной реакции принадлежит усиленной деятельности коры надпочечников, в частности усиленной продукции глюкокортикоидов. Состояние организма, характеризующееся развертыванием неспецифических приспособительных механизмов, названо Г. Селье «состоянием стресса» (от англ. stress – напряжение), а обуславливающий его фактор – стрессором.

Стрессовая реакция представляет собой нормальное приспособление организма к сильному действию неблагоприятных факторов. Но со стрессовой реакцией могут быть связаны и некоторые патологические изменения. Они возникают или при чрезмерной стрессовой реакции, или при недостаточной ее выраженности.

Стрессовая реакция представляет собой общую мобилизацию защитных сил организма, В связи с этим начальный период воздействия стрессора на организм носит название *стадия тревоги*. После повторных воздействий стрессора эта стадия переходит во вторую – *стадию резистентности* (устойчивости). Она характеризуется тем, что степень активации коры надпочечников постепенно понижается, вплоть до отсутствия заметных изменений функций коры надпочечников. В то же время развиваются высокие резервные возможности коры надпочечников. Спротивляемость организма стрессору повышается, что обеспечивается уже не благодаря усиленной продукции глюкокортикоидов, а вследствие повышения тканевой устойчивости. Всякое приспособление, однако,

имеет свои границы. При длительном или слишком частом повторении воздействия стрессора или при одновременном воздействии на организм нескольких стрессоров фаза резистентности переходит в третью стадию – *стадию истощения*. Она характеризуется резким снижением сопротивляемости организма по отношению ко всяким стрессорам.

Продуцирование половых гормонов корой надпочечников. В сетчатой зоне коры надпочечников образуются стероидные гормоны, которые сходны со стероидными гормонами, продуцируемыми половыми железами. Так, в коре надпочечников образуются соединения, близкие по химическому составу и физиологическому воздействию мужским половым гормонам. Поэтому они носят название андрогены (от греч. andros – мужчина), а также женские половые гормоны – *эстрогены*. Соответственно в организме мужчин находятся женские, а в организме женщин мужские половые гормоны.

13.3. Половые железы

Половые железы (*гонады*) осуществляют две функции. Первая заключается в образовании половых клеток (в семенниках – сперматозоидов, в яичниках – яйцеклеток). Таким образом, гонады обеспечивают размножение. Вторая функция состоит в выделении гормонов.

Мужской половой гормон тестостерон получил свое название в связи с местом его образования (семенники по-латински – *testis*) и химической характеристикой (является стероидом). Он стимулирует развитие мужских половых органов и формирование вторичных половых признаков (характер оволосения, тембр голоса, распределение жира). От его содержания в крови зависит половая активность мужчин. Очень важна и вторая сторона физиологического действия тестостерона (а также андрогенов надпочечникового происхождения) – влияние на белковый обмен. Тестостерон и другие андрогены усиливают синтез белков и способствуют тем самым развитию гипертрофии скелетных мышц.

Образование *женских половых гормонов* и общая активность половых желез у женщин характеризуются цикличностью. *Половой цикл* (овариально-менструальный) длится 27–28 дней. Его разделяют на четыре периода: 1) предовуляционный, 2) овуляционный, 3) послеовуляционный, 4) период покоя (рис.13.3). *Предовуляционный* период характеризуется увеличением фолликулов в яичнике. Один из них выступает над поверхностью яичника. Он содержит в себе

яйцеклетку и в то же время выделяет гормоны – *эстрогены* (эстрогены образуются также в ткани яичника и в плаценте). Они активируют развитие женских половых органов и вторичных половых признаков (в том числе развитие молочных желез); влияют на половое поведение женщин, вызывают координированные сокращения труб и матки; усиливают также синтез белков, в первую очередь в матке.

По окончании стадии созревания фолликула происходит разрыв его оболочки, и яйцеклетка поступает в отверстие яйцевода. Данный процесс носит название *овуляции* (в норме это проходит через 14 дней от начала предыдущей менструации, когда содержание эстрогенов в крови самое высокое). Остатки фолликула превращаются в желтое тело. Оно быстро увеличивается в размерах и становится органом внутренней секреции. Его гормоном является *прогестерон*. Он подготавливает слизистую оболочку матки к имплантации оплодотворенного яйца и способствует дальнейшему развитию плода и нормальному течению беременности, тормозя в период беременности овуляцию.

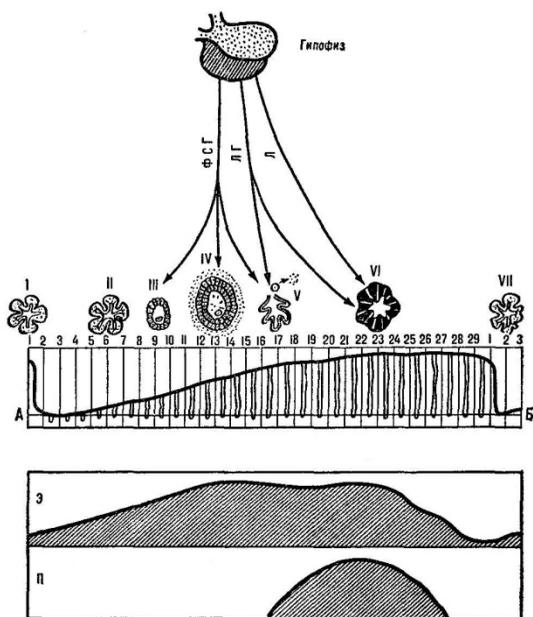


Рис. 13.3. Схема полового цикла женщины на протяжении месяца.

Вверху: влияние гонадотропных гормонов аденогипофиза. ФСГ – фолликулостимулирующий гормон; ЛГ – лютеинизирующий гормон; Л – лютеотропный

гормон. Римские цифры – состояние фолликулов и желтого тела (I–II – дегенерирующее желтое тело, III–IV – созревание фолликула, V – овуляция, VI – максимальное развитие желтого тела). Арабские цифры – дни месяца, А – Б – степень развития слизистой матки. Внизу: Э – уровень эстрогенов в крови, П – уровень прогестерона в крови

Если оплодотворения яйцеклетки не произошло, наступает *послеовуляционный период*. Желтое тело дегенерирует. Оно отторгается и удаляется из организма с кровотечением (менструация). По окончании этого происходит быстрая регенерация слизистой оболочки матки.

После завершения послеовуляционного периода наступает *период покоя*, а за ним – новый предовуляционный период.

Активность половых желез регулируется тремя гонадотропными гормонами передней доли гипофиза – аденогипофиза (см. рис. 13.3); фолликулостимулирующий, лютеинизирующий гормоны и пролактин.

Фолликулостимулирующий гормон активизирует у женщин развитие и рост фолликулов, а также образование эстрогенов, у мужчин – сперматогенез в семенниках. *Лютеинизирующий гормон* определяет у женщин наступление овуляции и образование желтого тела, у мужчин стимулирует продукцию тестостерона. *Проллактин* и лютеотропный гормон стимулируют образование прогестерона. Они вызывают также лактацию и способствуют пробуждению материнского инстинкта.

13.4. Поджелудочная железа

Поджелудочная железа (pancreas) является и пищеварительной и эндокринной железой. *Эндокринная ткань* составляет лишь 1 % от всего органа. Она находится в железе в виде *островков Лангерганса*, содержащих разные клетки. Бета-клетки выделяют гормон *инсулин* (от лат. insula – остров), альфа-клетки образуют гормон *глюкагон*.

Инсулин повышает проницаемость мембраны мышечных и жировых клеток для глюкозы. Способствуя транспорту глюкозы внутрь клетки, он обеспечивает осуществление процессов ее утилизации. Инсулин имеет также важное значение в отложении запасов углеводов в печени в виде гликогена. Недостаточность инсулина в организме приводит к тяжелому патологическому состоянию (сахарная болезнь, или диабет), которое характеризуется повышением содержания сахара в крови со 100–120 мг % в норме до 300–400 мг %. Инсулин в организме стимулирует образование жира, угнетает мобилизацию его из жировых депо и участвует в синтезе белков. В начале мышечной работы содержание инсулина в крови увеличивается, при длительных физических нагрузках снижается.

Снижение уровня инсулина в крови способствует во время мышечной работы переключению окисления углеводов на окисление жиров.

Глюкагон является антагонистом инсулина. Он стимулирует расщепление гликогена в печени, а также жира в жировой ткани. Во время мышечной работы его уровень в крови повышается.

Секреция инсулина и глюкагона зависит от содержания глюкозы в крови. Увеличение концентрации глюкозы в крови повышает секрецию глюкагона. Секреция инсулина регулируется также вегетативной нервной системой. Раздражение блуждающего нерва усиливает выделение инсулина. Раздражение симпатических волокон уменьшает его.

13.5. Щитовидная железа

Щитовидная железа самая крупная из эндокринных желез. Ее вес у взрослого мужчины составляет около 20 г. (рис. 13.4) Гормонами щитовидной железы являются *тироксин* и *трийодтиронин* (выделяется в небольших количествах).

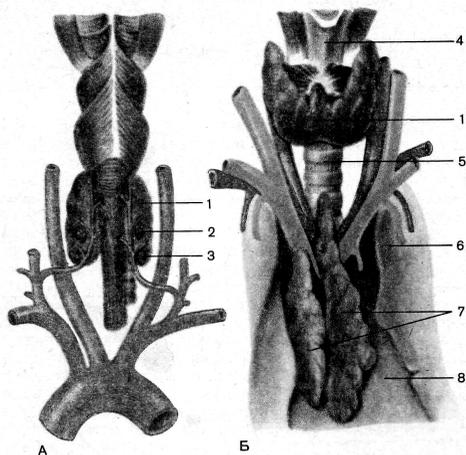


Рис. 13.4. Щитовидная, паращитовидная и вилочковая железы
А – вид сзади; Б – вид спереди; 1 – щитовидная железа; 2 – верхняя паращитовидная железа; 3 – нижняя паращитовидная железа; 4 – гортань; 5 – трахея;
6 – легкое; 7 – вилочковая железа; 8 – перикард

В молодом организме тироксин имеет большое значение для общего его развития и роста. Недостаточность функции щитовидной железы в детском возрасте приводит к развитию так называемого *кретинизма* (рис. 13.5). Характерным признаком этого заболевания

является задержка роста и нарушение пропорций тела, задержка полового развития, умственная отсталость. У взрослого человека важнейшее значение гормонов щитовидной железы заключается в регуляции интенсивности окислительных процессов, усиливающихся под влиянием тироксина. Поэтому активность щитовидной железы отражается на уровне основного обмена, который при недостаточности функций щитовидной железы уменьшается, а при гиперфункции (например, при Базедовой болезни) увеличивается. Повышение секреции тироксина способствует образованию тепла в организме и, следовательно, приспособлению его к воздействию холода.

Тироксин усиливает влияние адреналина и симпатической нервной системы. Он повышает возбудимость центральной нервной системы и увеличивает также синтез белков.

Активность щитовидной железы определяется содержанием в крови тиреотропного гормона (ТТГ) аденогипофиза. В свою очередь, повышенный уровень тироксина в крови угнетает продукцию этих стимуляторов щитовидной железы.



Рис. 13.5. Случай кретинизма (девушка 18 лет)

Источником для синтеза тироксина и трийодтиронина служат аминокислота, тирозин и йод. Полноценная функция щитовидной железы возможна только при достаточном содержании йода в пище. В случае недостатка его количество тироксина в крови снижается. Это обуславливает усиленную секрецию ТТГ. Вследствие этого щитовидная железа гипертрофируется, хотя общая продукция гормона снижена. Это заболевание называется *эндемическим зобом*.

Влияние физических нагрузок на функцию щитовидной железы выяснено недостаточно. Можно предполагать, что при физических

нагрузках происходит активация деятельности щитовидной железы и усиление тканевого расщепления тиреоидных гормонов.

Новыми исследованиями установлено, что в щитовидной железе вырабатывается еще один гормон – *тирокальцитонин*. Он уменьшает содержание кальция в крови, усиливая переход его из крови в костную ткань.

13.6. Околощитовидные железы. Вилочковая железа. Эпифиз

Околощитовидные (паращитовидные) железы. Они у человека (обычно их четыре) непосредственно прилегают к задней поверхности щитовидной железы (рис. 13.1). Гормоном околощитовидных желез является *паратгормон*. Он увеличивает содержание кальция в крови (за счет вымывания его из костей скелета), воздействуя тем самым на возбудимость и лабильность нервно-мышечного аппарата и центральную нервную систему. Удаление паращитовидных желез приводит к клоническим судорогам, тетании и смерти. Увеличение содержания кальция в крови позволяет предполагать активацию околощитовидной железы во время мышечной работы.

Паратгормон и тирокальцитонин регулируют содержание кальция в крови, которое изменяется в узких границах. Падение уровня кальция в крови усиливает активность околощитовидной железы и в результате увеличивает его содержание. Повышение содержания кальция в крови, в свою очередь, приводит к угнетению продукции паратгормона и обуславливает усиленное образование тирокальцитонина.

Вилочковая железа (тимус). Эндокринная функция этой железы изучена относительно мало. Известно, что гормон ее влияет на реализацию воздействия различных гормонов (соматотропного гормона, кортизола и инсулина). Имеются данные, указывающие на большое значение вилочковой железы в процессах развития организма и в приспособлении к вредным воздействиям.

Под влиянием различных сильнодействующих факторов и воздействия физических нагрузок вес вилочковой железы уменьшается. Однако это не связано с угнетением ее эндокринной активности. Предполагается, что, несмотря на уменьшение веса, активность тимуса увеличивается в этих случаях.

Эпифиз. В нем образуется гормон *мелатонин*. Он угнетает развитие половых желез, предотвращая преждевременное половое развитие, участвует в регуляции электролитного и углеводного обмена.

Секреция эпифиза зависит от освещенности. Под влиянием света продукция мелатонина уменьшается. Считают, что цикличность активности эпифиза, соответствующая смене периодов дня и ночи, представляет собой своеобразные «биологические часы» организма.

13.7. Гипофиз

Гипофиз содержит 3 доли – переднюю, промежуточную и заднюю.

Передняя доля гипофиза, или аденогипофиз, выполняет в эндокринном оркестре как бы роль дирижера. Такую роль он осуществляет с помощью *тропных* гормонов, регулирующих активность коры надпочечников (*адренокортикотропный гормон*), половых желез (*гонадотропные гормоны*) и щитовидной железы (*тиреотропный гормон*). Кроме того, аденогипофиз выделяет *соматотропный гормон*, или *гормон роста*.

Под влиянием соматотропного гормона у детей происходит ускорение роста. При недостаточной выработке этого гормона в раннем возрасте человек остается карликом. При избыточной продукции этого гормона в детском возрасте развивается гигантизм (рост человека достигает иногда даже 240–250 см – рис. 13.6). Избыточная продукция соматотропного гормона у взрослых лиц может вести к заболеванию, называемому акромегалией. Она проявляется в непропорциональном увеличении размеров дистальных частей тела (пальцев, кистей, стоп, носа, нижней челюсти).



Рис. 13.6. Изменение роста при гиперфункции и гипофункции гипофиза.
Случай гигантизма

Соматотропный гормон повышает синтез белков, способствует оптимальному использованию клетками питательных веществ,

усиливает освобождение жирных кислот из жировой ткани и в определенных условиях угнетает использование углеводов тканями.

Факторами, стимулирующими продукцию и выделение тропных гормонов передней доли гипофиза, являются специфические нейрогормоны (освобождающие факторы), выделяемые нейросекреторными клетками гипоталамуса. Продукция тропных гормонов регулируется также содержанием регулируемого гормона, образующегося под их влиянием.

Физическими нагрузками вызывается усиленная продукция адренотропных и соматотропных гормонов. Вероятно, усиливается также выделение тиреотропного гормона, но угнетается секреция гонадотропного гормона. В состоянии утомления секреция адренотропного гормона угнетена. При работе наблюдается новое усиление секреции этого гормона.

Промежуточная доля гипофиза у человека развита слабо. Ее продукт – *меланофорный гормон* способствует образованию коричневого пигмента, который обуславливает потемнение окраски кожи.

Задняя доля гипофиза, или нейрогипофиз, выделяет два нейрогормона, местом образования которых являются нейросекреторные клетки. Один из них – *антидиуретический гормон* – регулирует содержание воды в организме и объем жидкости в кровеносных сосудах. При обезвоживании организма водой (повышении осмотического давления крови) секреция этого гормона усиливается. Основное действие антидиуретического гормона связано с канальцами почек, в которых усиливается реабсорбция воды. Вследствие этого диурез уменьшается. Физические нагрузки (в частности, те, которые обуславливают увеличение потоотделения) усиливают секрецию антидиуретического гормона.

Другой гормон задней доли гипофиза – *окситоцин* – способствует сокращению мускулатуры беременной матки во время родов. Во время лактации он способствует отделению молока.

ГЛАВА 14. ФИЗИОЛОГИЯ ТРУДА

14.1. Основные понятия в физиологии труда

Физиология труда – раздел физиологии, посвященный изучению изменений функционального состояния организма человека под влиянием его трудовой деятельности и обосновывающий методы и

средства организации трудового процесса, направленные на поддержание высокой работоспособности и сохранение здоровья.

Основными *элементами* трудового процесса, оказывающими влияние на функции систем человека и его здоровье, являются стереотипно повторяющаяся мышечная работа, вынужденная рабочая поза; повышенные нагрузки на зрительную систему; нервное и психоэмоциональное напряжение; монотонность (однообразие) рабочих действий; гипокинезия. Совокупность элементов трудового процесса определяет характер трудовой нагрузки и, следовательно, уровень физиологического напряжения работающего человека. Величина *трудовой нагрузки* зависит не только от характера трудового процесса, но и от организации его ритмичности, режима труда и отдыха работающего (внутридневные перерывы и их заполнение, одно-, двух-, трехсменная работа, вахтовая организация труда), влияние неблагоприятных факторов производственной среды (температура, давление и влажность воздуха; шум и вибрация; плохая освещенность; действие вредных химических веществ), необходимости использования средств индивидуальной защиты.

Трудовая нагрузка может адресоваться к различным физиологическим системам, значительно повышая уровень их функциональной активности. В зависимости от степени вовлечения в процесс трудовой деятельности нервно-мышечного аппарата или нервно-психических функций нагрузки подразделяют на *физические* и *нервно-психические*.

Перестройка физиологических функций, обеспечивающая организму возможность успешно справиться с выполнением заданной трудовой задачи зависит, в основном, от двух меняющихся независимо друг от друга факторов:

1) *работоспособности* человека, то есть способности выполнять работу максимально возможное время, не снижая ее эффективности. Работоспособность зависит от степени тренированности и склонности к данному виду деятельности, состояния окружающей среды, здоровья человека, мотивации работающего;

2) *коэффициента полезного действия*, определяемого как отношение величины затрат энергии на внешнюю (физическую) работу к величине общих энергозатрат организма человека. Чем ниже коэффициент полезного действия, тем больше напряжение организма и меньше эффективность работы.

Интенсивность трудовой деятельности (характер труда) определяет состояние человека, как во время, так и после работы. Если интенсивность работы невысока, то восстановление затрат энергии и

функционального потенциала нагруженных физиологических систем полностью происходит во время работы. При возрастании трудовой нагрузки восстановление затрат не успевает произойти во время работы и переносится на период после ее окончания. В этом случае в конце периода работы происходит *утомление*. Если интенсивность работы большая, а время отдыха достаточно для полного восстановления всех энергетических затрат человека, то в процессе восстановления достигается не только исходный уровень состояния физиологических систем, но отмечается даже некоторое превышение его, то есть имеет место эффект *тренировки*.

Если после работы отдых оказывается недостаточным для полного восстановления работоспособности к началу следующего дня, то происходит постоянное накопление утомления. В результате каждый последующий день работа будет становиться все более напряженной и утомительной. При продолжении работы чрезмерное утомление перерастает в переутомление, то есть *хроническое утомление*, не исчезающее за обычные периоды отдыха. В случае отсутствия специальных мер профилактики переутомление может привести к *перенапряжению* – неблагоприятному для здоровья функциональному состоянию человека, пограничному между нормой и патологией. Следствием перенапряжения могут являться повышение заболеваемости, развитие профессиональных болезней, снижение производительности труда. Отсюда очевидна важность разработки физиологически обоснованных средств и методов, обеспечивающих снижение степени утомления работающих в каждом конкретном случае.

14.2. Классификация форм трудовой деятельности

Все многообразие видов трудовой деятельности обычно сводят к нескольким обобщенным группам, имеющим *общие классификационные признаки*. Выделяют:

- 1) труд, требующий значительной мышечной активности (суточные затраты энергии 4500–6500 ккал);
- 2) механизированные формы труда (энергозатраты – 3000–4000 ккал/сутки);
- 3) труд, связанный с полуавтоматическим и автоматическим производством;
- 4) труд на конвейерных и поточных линиях;
- 5) труд, связанный с дистанционным управлением;

- 6) интеллектуальный труд;
- 7) операторский труд.

В зависимости от характера нагрузки выполняемая работа может быть *физической* или *умственной*. При физическом труде выделяют *динамическую* и *статическую* работу. *Динамическая* работа имеет место тогда, когда в физическом смысле происходит преодоление сопротивления на определенном расстоянии. В этом случае (переход от одного станка к другому, перенос предмета труда, перемещение рычагов управления), работа может быть выражена в физических единицах (кГм, Вт, Дж). При *положительной* динамической работе мышцы укорачиваются и действуют как «двигатель». При *отрицательной* работе (опускание детали на стол, спуск по ступеням с грузом) мышца, напрягаясь, начинает уступать весу груза, то есть играет роль «тормоза».

Статическая работа характеризуется тем, что и без укорочения (изометрический режим) и после начального укорочения мышцы, работающее звено тела не преодолевает никакого расстояния. В физическом смысле это не работа. Тем не менее, организм реагирует на нее изменениями физиологических функций, соответствующими нагрузке (силе сокращений и объему активных мышц). В этом случае проделанная работа измеряется произведением силы сокращения и времени.

Умственная работа включает мыслительный и эмоциональный компоненты. Мыслительный компонент преобладает, когда работа затрагивает, в первую очередь, интеллектуальные способности человека. Примерами служат виды деятельности, требующие решения математических задач, обдумывания производственной ситуации и принятия решения, концентрации внимания, обработки сигналов при работе за пультами управления. Умственная работа, в которой преобладают эмоциональные компоненты, проявляется в конкретных, нередко довольно выраженных вегетативных реакциях (вегетативные компоненты эмоций).

14.3. Физиологические закономерности трудовой деятельности человека

В основе различных видов трудовой деятельности лежит *установка*, на базе которой в центральной нервной системе (ЦНС) создается определенная программа действий, реализующаяся в целенаправленной деятельности человека, ориентированной на достижение конкретной цели. В процессе трудового действия в ЦНС

постоянно поступает информация о ходе выполнения программы, на основании которой возможны текущие поправки действий (сенсорные коррекции). Точность программирования и успешность осуществления программы действия зависят от опыта работающего, количества предшествующих повторений этого действия, степени автоматизма, состояния физиологических систем человека в момент работы, гигиенических условий окружающей среды.

Еще до начала работы, в соответствии с имеющейся программой предстоящих рабочих действий, возрастает уровень активности физиологических систем, обеспечивающих ее последующее выполнение. Это состояние носит название *предупредительной иннервации* или *преднастройки*. Во время выполнения трудового процесса те же физиологические системы активируются еще в большей степени. Характер изменения физиологических функций определяется видом работы, величиной трудовой нагрузки, условиями окружающей среды. Совокупность напряжения физиологических функций при трудовой деятельности определяет ее *физиологическую стоимость*.

14.4. Изменения физиологических функций при физическом труде

Физическое напряжение вызывает изменения практически во всех системах организма человека, в особенности, сердечно-сосудистой и дыхательной. Выраженность этих изменений служит *мерой реакции* организма на физическую работу и лежит в основе классификации физического труда по степени его тяжести.

Изменения физиологических функций при физических нагрузках динамического характера. Основу любого физического труда составляет выраженная в различной степени *активация мышечного аппарата*. Тотчас после начала сокращения скелетной мышцы в ней происходит расширение сосудов и возрастание кровотока. Увеличение кровоснабжения работающих мышц происходит постепенно и достигает максимума через 60-90 с после начала работы. При тяжелой динамической работе кровотоков в мышцах возрастает в 20-40 раз наряду с усилением обмена веществ в них и, тем не менее, отстает от запросов метаболизма. При легкой динамической работе через 60-90 с после ее начала кровотоков приходит в соответствие с метаболическими потребностями мышцы, которая начинает работать в аэробном режиме.

При легкой работе энергия, необходимая для сокращения мышцы, образуется анаэробным путем только в течение короткого периода времени, на протяжении которого происходит увеличение кровотока в мышце. После этого ресинтез АРФ переходит на аэробный путь, с использованием в качестве энергетических субстратов глюкозы, жирных кислот и глицерина (рис. 14.1) В отличие от этого, при тяжелой работе, когда доставка к мышцам кислорода отстает от потребностей их метаболизма, часть энергии образуется за счет анаэробных процессов.

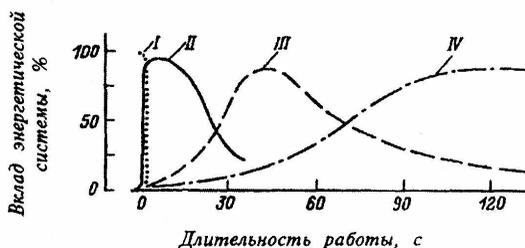


Рис. 14.1. Относительный вклад (в процентах) четырех энергетических систем в обеспечение мышц энергией при выполнении работы разной предельной продолжительности (мощности)

I – распад АТФ; *II* – распад креатинфосфата; *III* – анаэробный гликолиз; *IV* – аэробные процессы

Во время динамической работы для обеспечения активных мышц кровью значительно возрастают все показатели, характеризующие деятельность сердечно-сосудистой системы. При легкой работе с постоянной нагрузкой частота сердечных сокращений (ЧСС) возрастает в течение 3–6 мин и достигает постоянного уровня (рис. 14.2). Это *стационарное* (устойчивое) состояние. ЧСС может сохраняться на протяжении многих часов, вплоть до окончания работы, и свидетельствует об отсутствии утомления работающего.

В процессе тяжелой работы с постоянной нагрузкой стабильного уровня частота сердечных сокращений не достигает (см. рис. 14.2). По мере развития утомления оно увеличивается до максимума, величина которого зависит от возраста человека.

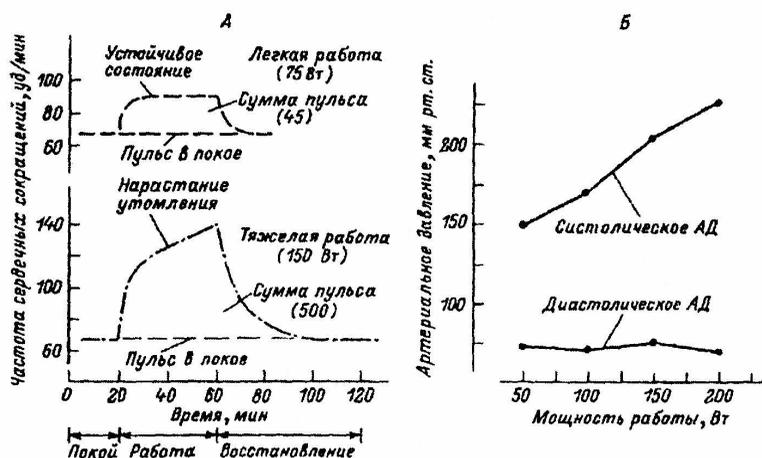


Рис. 14.2. А. Изменения частоты сердечных сокращений у лиц со средним уровнем работоспособности при легкой и тяжелой динамической работе с постоянной нагрузкой. Б. Изменения систолического и диастолического артериального давления

На основании изменений частоты сердечных сокращений работу делят на:

- 1) *легкую, неустойчивую* – с небольшим начальным увеличением ЧСС и последующим развитием устойчивого состояния;
- 2) *тяжелую, утомительную* – с постоянным нарастанием ЧСС вследствие утомления.

Оценить степень физиологического напряжения при работе можно по характеру восстановления ЧСС. Чем тяжелее работа, тем длительнее она восстанавливается и тем больше сумма числовых значений ЧСС за этот период.

Минутный объем кровообращения (МОК) также возрастает в соответствии с тяжестью работы, при этом систолический объем (СО), как один из его компонентов, возрастает на 20–40 % при увеличении мощности работы до 30–40 % от максимальной и далее сохраняется на постоянном уровне. Систолическое артериальное давление при динамической работе возрастает как функция мощности выполняемой работы (см. рис. 14.2), достигая при предельных нагрузках 200–220 мм рт. ст. Диастолическое меняется мало, чаще даже несколько снижается, поэтому среднее артериальное давление почти всегда повышается.

Во время легкой динамической работы легочная вентиляция нарастает также как и минутный объем кровообращения в зависимости от уровня метаболической активности организма. При тяжелой работе увеличение легочной вентиляции происходит в большей степени, чем это необходимо для возрастания потребления кислорода, соответствующего уровню метаболических потребностей. Это происходит вследствие накопления в крови молочной кислоты (метаболический ацидоз крови), оказывающей стимулирующее воздействие на систему дыхания.

В механизмах регуляции физиологических функций при физических нагрузках важную роль играют две системы. Это, во-первых, *симптоадреналовая система*. При работе из мозгового вещества надпочечников в кровь выделяется адреналин и, в меньшей степени, кортизол. Адреналин активизирует деятельность сердечно-сосудистой системы и центральной нервной системы, мобилизует гликоген и жир из депо, стимулирует усиленную выработку циклической АМФ. Во-вторых, это *гипофизарно-адреналовая система*. Спустя 2–3 мин после начала работы происходит усиленное выделение аденгогипофизом АКТГ, который стимулирует выделение кортикостероидов из коркового вещества надпочечников. Значение кортикостероидов состоит в увеличении работоспособности мышц, благодаря их способности усиливать мобилизацию гликогена из мышц и печени.

При динамической работе потребление кислорода (также как и повышение частоты сердечных сокращений) пропорционально нагрузке (мощности работы). Вплоть до достижения максимальных величин частота сердечных сокращений и потребление кислорода человеком возрастают в линейной зависимости от мощности работы (рис. 14.3). Именно поэтому частота сердечных сокращений и потребление кислорода при динамической работе с участием крупных мышц тела могут являться критериями мощности работы и мерой физиологического напряжения (физиологической стоимости работы). В реальных условиях работы потребление кислорода организмом возрастает на величину, зависящую от нагрузки, тренированности человека и коэффициента полезного действия каждого конкретного вида деятельности. При легкой работе в скорости потребления кислорода достигается стационарное состояние, уровень которого ниже максимально возможной скорости потребления кислорода человеком (рис. 14.4) и соответствует метаболическим потребностям, для аэробных процессов ресинтеза АТФ. При тяжелой мышечной работе, потребление кислорода возрастает постоянно, до достижения

максимально возможного для человека уровня. После этого, несмотря на продолжение работы, потребление кислорода больше не увеличивается (*ложное устойчивое состояние*; см. рис. 14.4) в связи с тем, что уже исчерпаны все возможности кислород-транспортной системы. В этом случае работа крайне утомительна и не может продолжаться длительное время.

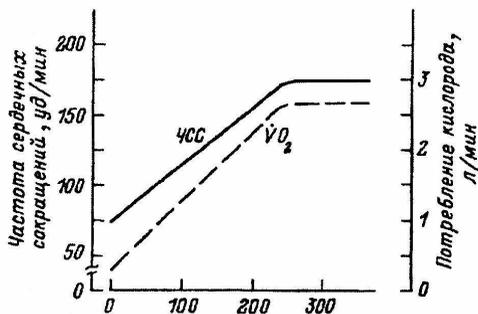


Рис. 14.3. Зависимость частоты сердечных сокращений и потребления кислорода от мощности глобальной динамической работы

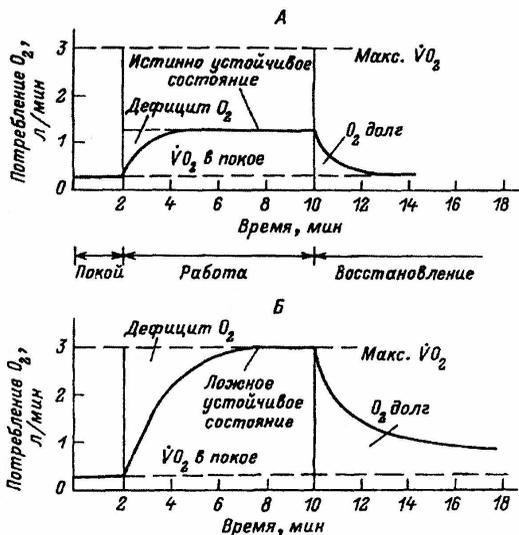


Рис. 14.4. Потребление кислорода во время легкой (А) и тяжелой (Б) глобальной, динамической работы постоянной интенсивности

Изменения физиологических функций при физических нагрузках статического характера. При статической работе, в отличие от динамической, кровоток в мышце начинает отставать от нужд ее метаболизма, когда сила сокращения превышает 8–10 % максимальной произвольной силы (МПС). Причиной уменьшения кровотока является сжатие внутримышечных сосудов давлением, которое при изометрических сокращениях с усилием более 40 % максимальной произвольной силы, становится больше величины систолического артериального давления. В связи с недостаточным кровоснабжением мышц преобладающим путем энергообеспечения становится анаэробный с образованием и накоплением лактата в мышцах. Поэтому при статической работе мышц с нагрузками более 30 % МПС быстро развивается утомление и снижается работоспособность.

При статической работе, в отличие от динамической, имеет место небольшое увеличение минутного объема кровообращения и легочной вентиляции. Наиболее характерными изменениями в сердечнососудистой системе при изометрических нагрузках являются увеличение частоты сердечных сокращений и системного артериального давления (рис. 14.5)

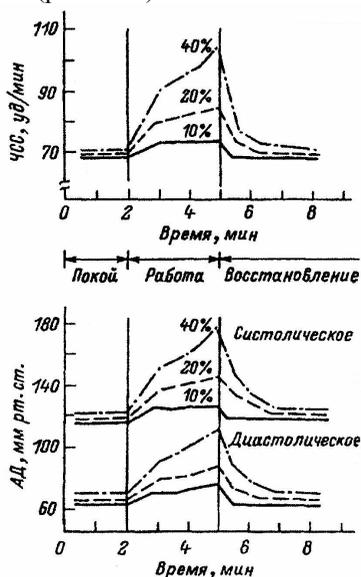


Рис. 14.5. Изменения частоты сердечных сокращений (ЧСС) и артериального давления (АД) во время и после статической работы с усилениями в 10, 20 и 40 % (цифры над кривыми) от максимальной произвольной силы

При одинаковой длительности статической работы частота сердечных сокращений и артериальное давление возрастают пропорционально силе сокращения мышц. В случае работы до отказа, т.е. до момента, когда нагрузка не может больше удерживаться на прежнем уровне, частота сердечных сокращений и артериальное давление увеличиваются примерно до одинаковых величин (ЧСС до 110–140 уд/мин; АД – до 170/110–190/130 мм рт. ст.). Следовательно, при статической работе возрастают и систолическое, и диастолическое артериальное давление. При этом прирост системного артериального давления в малой степени зависит от объема работающих мышц. Так, например, при сокращении до отказа мышц, приводящих большой палец кисти (МПС 12 кг) и мышц голени (МПС 190 кг) с усилением в 40 % максимальной произвольной силы, артериальное давление повышается до 170/110 мм рт. ст.

Столь значительные изменения в сердечно-сосудистой системе при локальной статической работе обусловлены активацией нервных центров, управляющих деятельностью сердца и сосудов, как импульсами от рецепторов самих мышц, работающих в ишемических условиях, так и вследствие иррадации возбуждения к ним из моторной зоны коры.

14.5. Изменения физиологических функций при умственном труде

Умственный труд, в отличие от физического, характеризуется менее выраженными изменениями функций в организме. В то же время показатели деятельности нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем во время умственной деятельности свидетельствуют о возрастании нервного напряжения, которое обусловлено несколькими факторами трудового процесса:

- 1) необходимостью одновременного наблюдения за несколькими меняющимися во времени производственными процессам;
- 2) восприятием и переработкой большого объема разнообразной информации;
- 3) дефицитом времени для переработки значимой информации и принятия решения;
- 4) частым переключением внимания с одного объекта наблюдения на другой и необходимостью использования разных информационных потоков;
- 5) необходимостью поддержания в течение длительного времени высокой интенсивности внимания, памяти, мышления;

- 6) выполнением работ в ночное время;
- 7) возможностью возникновения аварийной ситуации и дефицитом времени, отпущенного на ее устранение;
- 8) повышенной ответственностью за принимаемые решения.

Специфической особенностью умственного труда является сопутствующее ему изменение *функционального состояния центральной нервной системы*. Психические процессы сопровождаются активацией как специфических, так и неспецифических образований мозга. Генерализованные изменения активности мозга сопровождают любой вид умственного труда, а локальные процессы активации развиваются в различных областях коры и глубоких структур мозга в зависимости от вида деятельности (перцептивной, моторной, вербальной, мнемонической и др.). Значительная роль в осуществлении психических функций принадлежит лобным долям мозга. Благодаря своим многочисленным связям с неспецифическими структурами разных уровней, лобные доли участвуют в неспецифических формах активации, необходимых для реализации любого акта. В лобных долях объединяется обширная информация об эмоциональном состоянии человека, поступающая из внешнего мира, от внутренней среды организма, а также от нижележащих структур мозга и центров старой коры.

Активация различных структур головного мозга в процессе умственной деятельности вызывает повышение уровня обменных процессов в этих структурах, а значит, и усиление в них кровотока и доставки кислорода. Общая же величина кровоснабжения головного мозга мало меняется при различных видах умственной деятельности. При этом постоянно и количество потребляемого основного энергетического субстрата мозга – глюкозы (около 80 мг/мин). Поэтому увеличение поступления кислорода и энергетических веществ к усиленно работающим зонам мозга обеспечивается за счет внутреннего перераспределения поступающего в мозг потока крови. Менее активные области получают крови меньше, чем более активные. Так, в частности, во время мышечной работы умеренной интенсивности, при почти не меняющейся общей величине кровоснабжения мозга, регионарный кровоток в моторной зоне возрастает на 50 % по отношению к уровню покоя. При работе, требующей напряжения зрительного анализатора, усиливается кровоснабжение зрительной области коры. При максимальном напряжении функции кровотоков, в структурах мозга ее обеспечивающих, может увеличиться в два раза и больше.

14.6. Физиологическая характеристика труда в условиях зрительного напряжения

Под контролем зрения совершается до 80–90 % трудовых операций. Множество тонких и точных операций выполняется в электронной и приборостроительной промышленности. К этому же виду работ относят труд операторов радиотехнических и видеотерминальных устройств, сортировщиков, ограничико­в драгоценных камней, картографов и др. Все эти профессии объединяет один общий фактор – зрительное напряжение, которое может служить и самостоятельным фактором, определяющим физиологическую нагрузку на организм работающих, и усилить напряженность умственного труда в случаях, когда зрительное напряжение сочетается с другими факторами трудового процесса (дефицит времени, высокая ответственность, плохая освещенность).

Значительное место среди работ, вызывающих зрительное напряжение, занимает *труд операторов*, работающих на дисплеях ЭВМ. Такая работа приводит к развитию зрительного утомления. Причиной этого являются фиксация близко расположенных, двигающихся объектов, длительное рассматривание мелких деталей, постоянный перевод взгляда с одного объекта на другой (нередко, разных размеров), частые и резкие переходы от света к тени и обратно, пульсации освещенности и др. К неблагоприятному воздействию этих факторов добавляется строго фиксированная рабочая поза и гипокинезия. Кроме того, работа за видеотерминалами требует большого нервно-психического напряжения, связанного с необходимостью длительного наблюдения, концентрации памяти и внимания, решения сложных задач.

При работе в условиях зрительного напряжения изменяется рефракция и аккомодационная способность глаз, ухудшается контрастная чувствительность, снижается устойчивость хроматического и ахроматического видения, сокращаются границы поля зрения, снижается острота зрения и скорость восприятия и переработки информации. Все эти изменения свидетельствуют о развитии *зрительного утомления*. При чрезмерной интенсивности зрительного напряжения утомление накапливается и приводит к развитию *перенапряжения*, а затем и к возможности патологии зрительного аппарата.

14.7. Физиологическая характеристика функционального состояния человека в процессе монотонного труда

Монотонный (однообразный) труд характеризуется либо выполнением на протяжении рабочего дня простых операций, либо работой с сенсорной или умственной нагрузкой низкой или средней интенсивности. При выполнении такой работы у человека возникает состояние монотонии.

Монотонный труд делят на две основные категории. Это, во-первых, труд при котором состояние монотонии возникает в результате выполнения *несложных однообразных действий*, требующих небольших затрат энергии (труд на конвейерах и поточных линиях). Во-вторых, это труд, при котором состояние монотонии возникает в связи с *однообразием обстановки и дефицитом поступающей информации*. Например, труд оператора в условиях низкой ответственности, небольшого количества объектов наблюдения, «бедности» внешних раздражителей.

Влияния монотонного труда на человека многообразны и проявляются, прежде всего, в изменении функционального состояния различных отделов центральной нервной системы: от высших центров коры большого мозга до спинальных мотонейронов. Типичным их них является снижение возбудимости и активности нервных структур, ответственных за поддержание соответствующего уровня бодрствования и бдительности. Ведущая роль в этих процессах принадлежит ретикулярной формации. При *синдроме монотонии* механизмы уменьшения активности корковых центров могут состоять в следующем:

1) *Усиливаются тормозные влияния ретикулярной формации* (активное тормозное действие). Это имеет место при монотонном труде 1-го типа, когда вследствие длительного повторения действия раздражителя (например, установка заготовки под пресс) усиливаются тормозные влияния ретикулярной формации, снижается возбудимость нервных центров на разных уровнях центральной нервной системы.

2) *Снижаются активизирующие влияния ретикулярной формации на функции центральной нервной системы* (пассивное тормозное действие ретикулярной формации). Такая ситуация складывается при монотонном труде 2-го типа, когда развитие состояния монотонии обусловлено монотонностью обстановки и дефицитом информации, поступающей в центральную нервную систему. Вследствие уменьшения важной для работы информации, т.е. отсутствия адекватной нагрузки на высшие корковые функции, резко уменьшается поток импульсов по кортикофугальным путям ретикулярной формации. В то же время снижается объем импульсации по коллатералям неспецифических восходящих путей. Благодаря

этому, происходит уменьшение активирующих влияний ретикулярной формации и снижение ее стимулирующего действия на кору головного мозга и на другие нервные центры регуляции вегетативных и соматических функций.

Рассмотренные механизмы приводят к снижению уровня бодрствования у работающих, нарушению адекватности реакции человека на внешние раздражители, ухудшению автоматизма и точности двигательных действий, снижению внимания, нарушению способности к переключениям с одного вида деятельности на другой, к изменению биологических ритмов человека. Снижение активности центральной нервной системы, проявляющееся в субъективных ощущениях скуки, апатии и сонливости приводит, в конечном итоге, к снижению «надежности» работающего человека, следствием чего может являться возрастание брака выпускаемой продукции, возникновение различного рода аварий (на транспорте, на поточных линиях, на производствах, управляемых операторами).

14.8. Гипокинезия человека в процессе трудовой деятельности и ее отрицательные последствия

Типичной чертой профессиональной деятельности большинства работников являются низкие физическая активность и, соответственно, затраты энергии на протяжении рабочего дня. Преобладающими стали работы в вынужденной рабочей позе, с небольшими по величине локальными физическими нагрузками, с монотонностью действия или обстановки. У лиц малоподвижных профессий общие энергозатраты, как правило, составляют не более 1,5–2,2 ккал/мин, а затраты энергии на физическую активность не превышают 800–1200 ккал в сутки, т.е. находятся за пределами даже ориентировочной нижней границы «нормы» (1200 ккал/сут). В большинстве случаев недостаток двигательной активности во время работы не восполняется и во внерабочее время. Последствия длительной гипокинезии, связанной с характером трудовой деятельности, неблагоприятны как в медико-биологическом, так и социально-экономическом отношениях.

В механизме снижения функциональных резервов организма человека и его работоспособности под влиянием гипокинезии выделяют четыре ведущих момента.

1) Изменения в нервно-мышечной системе под влиянием гипокинезии приводят к снижению активности метаболических процессов в мышечных клетках, ухудшению функций сокращения и расслабления мышцы, значительному снижению их силы и

выносливости, а значит, и работоспособности. Все это приводит к увеличению тяжести труда (его физиологической стоимости).

2) Уменьшение функциональных возможностей центральной нервной системы при длительном недостатке физической активности человека приводит к снижению устойчивости работающих лиц к действию стрессогенных факторов, увеличению утомляемости человека при умственной работе, повышению нервной напряженности труда, увеличению утомления в сфере зрительного и слухового анализатора.

3) Под влиянием пониженной двигательной активности на производстве и в быту значительно снижаются кислородтранспортные возможности организма и, следовательно, общая физическая работоспособность; возрастают реакции сердечно-сосудистой системы на одни и те же физические и эмоциогенные раздражители; снижаются возможности человека работать в экстремальных условиях; увеличиваются заболевания сердечно-сосудистой и дыхательной систем.

4) Снижение специфической и неспецифической резистентности организма человека под влиянием гипокинезии приводит к увеличению у одних и тех же лиц числа заболеваний как инфекционной, так и неинфекционной природы.

Таким образом, гипокинезия, обусловленная характером трудового процесса, приводит к снижению функциональных возможностей многих систем организма человека и, в конечном итоге, к уменьшению его работоспособности и ухудшению состояния здоровья.

Интегральными показателями степени воздействия на человека гипокинезии, а также уровня его физического здоровья являются *величины общей физической работоспособности* (PWC_{170} , мл/мин·кг), оцениваемые по мощности работы при частоте сердечных сокращений в 170 уд/мин и уровню максимального потребления кислорода (МПК, мл/ мин·кг).

14.9. Характеристика тяжести и напряженности труда

Для рациональной организации режимов работы и отдыха, а также нормирования трудовой деятельности, требуется объективная оценка физической тяжести и нервной напряженности труда. Понятие *физической тяжести* труда отражает, в основном, нагрузку на нервно-мышечный аппарат человека. Ее оценивают как по эргометрическим показателям работы, так и по степени изменения физиологических функций во время ее выполнения. К первым относят мощность внешней нагрузки величины переносимого груза, перемещения

рабочего в пространстве, характер рабочей позы, величину статической нагрузки. Из физиологических показателей для оценки тяжести работы используют величины энергозатрат, среднербочую частоту сердечных сокращений, минутный объем и частоту дыхания, степень утомления работающего. По уровню физической тяжести выделяют четыре группы работ: 1 – *легкая работа*; 2 – *средней тяжести*; 3 – *тяжелая*; 4 – *очень тяжелая*. Величины физиологических показателей, используемых для оценки тяжести труда, с целью последующей его регламентации и оптимизации, представлены в табл. 14.1. Чем больше число этих показателей измеряется у человека, тем точнее характеризуется тяжесть труда. Однако, при физической работе ориентировочную оценку ее тяжести можно дать даже по 1–2 показателям, например, по мощности работы, ЧСС или энергозатратам.

Значительно сложнее оценить степень нервной напряженности труда, под которой понимают преимущественно нагрузку на центральную нервную систему. Хотя изменения физиологических функций (частота сердечных сокращений, артериальное давление, дыхание

Таблица 14.1

Оценки физической тяжести труда по физиологическим показателям

Показатели	Количественные критерии тяжести работ			
	1 группа	2 группа	3 группа	4 группа
	легкая	средней тяжести	тяжелая	очень тяжелая
Частота сердечных сокращений (уд/мин) при работе:				
а) общей	до 90	до 100	до 120	более 120
б) региональной	до 80	до 90	до 110	более 110
в) локальной	до 80	до 85	до 95	более 95
г) при операциях с преобладанием статической нагрузки	до 85	до 90	до 100	более 100
Энергозатраты (ккал/мин для лиц весом 70 кг) при работе:				
а) общей	до 2,5	до 4,2	до 7,5	более 7,5
б) региональной	до 2,1	до 2,8	до 4,2	более 4,2
в) локальной	до 1,4	до 1,7	до 2,5	более 2,5
Минутный объем дыхания (л) при работе:				
а) общей	до 12	до 18	до 30	более 30
б) региональной	до 11	до 14	до 21	более 21
в) локальной	до 8	до 9	до 12	более 12
Частота дыхания (цикл/мин) при работе:				

а) общей	до 22	до 25	до 30	более 30
б) региональной	до 20	до 22	до 27	более 27
в) локальной	до 20	до 21	до 24	более 24
Процент снижения выносливости мышц предплечья к статическому усилию к концу смены при работе:				
а) общей	до 10	до 20	до 30	более 30
б) региональной	до 15	до 25	до 35	более 35
в) локальной	до 20	до 30	до 40	более 40

и др.) связаны со степенью нервной напряженности трудовой деятельности, такой закономерной зависимости, как это имеет место при физическом труде, в данном случае не наблюдается. Поэтому помимо физиологических показателей (прирост частоты сердечных сокращений, артериального давления, изменения дыхания, выброс в кровь катехоламинов) для оценки степени нервной напряженности трудовой деятельности используют также эргометрические показатели нагрузки на нервно-психическую сферу человека. Чаще применяют критерии, характеризующие степень напряжения внимания, критичность сосредоточенного наблюдения, время активных действий, объем оперативной памяти, сменность работы, степень ее монотонности. В зависимости от количественных характеристик этих признаков труд подразделяют на четыре группы: 1 – *ненапряженный*; 2 – *малонапряженный*; 3 – *напряженный*; 4 – *очень напряженный*.

14.10. Физиологические механизмы формирования трудовых навыков

Процесс трудового обучения и формирования наиболее экономичных (с точки зрения затрат энергии) и рациональных рабочих действий проходит три этапа развития, каждый из которых имеет свою физиологическую основу. На первом этапе обучения новым, непривычным трудовым действиям движения человека в плане координации несовершенны вследствие недостаточно сформированной системы трудовых навыков. В работе принимает участие большее, чем нужно для ее выполнения, количество мышц. В целом, на первом этапе обучения, который обозначают термином «фаза генерализации», движения мало эффективны, на работу затрачивается больше энергии, чем она того требует. На этом этапе одна и та же работа более тяжела и утомительна, чем на последующих.

На втором этапе обучения, способствующего становлению трудового навыка, процессы возбуждения в двигательных центрах концентрируются. Движения становятся плавными и координированными, осуществляются более экономично с точки

зрения затрат энергии. Работать становится легче и менее утомительно.

Третий этап формирования трудовых навыков называют «*фазой стабилизации и образования устойчивой доминанты*». Рабочие движения становятся высококоординированными и экономичными. В работе принимают участие лишь те мышцы, которые непосредственно обеспечивают достижение конечного результата труда. Стабильный и высокий уровень работоспособности поддерживается на протяжении всего рабочего дня.

В процессе обучения, на завершающем его этапе, формируется *динамический стереотип*, то есть цепь психомоторных реакций, выработанная в ответ на постоянно повторяющееся действие одних и тех же раздражителей (последовательная цепь рабочих действий, сигналов). В этом случае достаточно одного начального раздражителя (вербального, зрительного, звукового, образного и др.), чтобы запустить в ход всю программу рабочих действий. При хорошо закрепленном динамическом стереотипе условнорефлекторные связи достигают автоматизма. Благодаря этому, исключаются лишние мышечные напряжения и лишние движения, ускоряются программирование и текущая коррекция движений, закрепляются ассоциативные связи между рефlekсами, составляющими рабочий динамический стереотип. В результате, рабочие действия становятся более экономичными, менее утомительными, менее подверженными влиянию внешних раздражителей, не требуют постоянного сосредоточения внимания. Таким образом, в процессе обучения, в организме работающего возникает ряд приспособительных изменений, обеспечивающих повышение интенсивности трудовой деятельности, увеличение ее эффективности, длительное поддержание высокой работоспособности.

14.11. Работоспособность и утомление

Работоспособность – это свойство человека на протяжении длительного времени и с определенной эффективностью выполнять максимальное количество физической или умственной работы. На протяжении рабочей смены работоспособность меняется в широких пределах. Это связано с тем, что на нее влияют как внешние, по отношению к человеку факторы (характер труда, условия окружающей среды, режимы труда и отдыха, рабочая поза, организация трудового процесса с точки зрения эргономики), так и внутренние (мотивация, степень совершенства трудовых навыков, функциональные резервы человека).

В производственной обстановке работоспособность изменяется на протяжении рабочей смены и условно подразделяется на четыре фазы (рис. 14.6). Первая фаза – *фаза вработывания*, во время которой повышается активность ЦНС, возрастает уровень обменных процессов в организме работающего, усиливается деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем. Продолжительность этой фазы зависит от вида деятельности. Она всегда короче при физическом труде, чем при умственном. Причем, чем физически тяжелее работа, тем быстрее происходит вработывание.

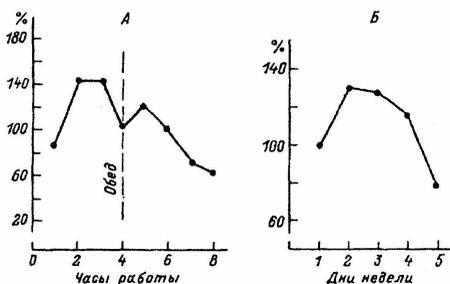


Рис. 14.6. Примерные изменения почасовой производительности труда.

А – в процентах к среднесменной выработке и работоспособности человека;
Б – в процентах к исходной (выносливость мышц к статическому усилию) на протяжении рабочей недели

Вторая фаза – *фаза относительно устойчивой работоспособности*, характеризуется оптимальным, с точки зрения достижения полезного результата, уровнем функционирования обеспечивающих работу систем организма, максимальной эффективностью труда. Продолжительность периода устойчивой работоспособности зависит от физической тяжести и нервной напряженности труда (чем тяжелее работа, тем короче период устойчивой работоспособности), от психофизиологического состояния человека, от гигиенических условий труда.

Третья фаза – *фаза снижения работоспособности*, связанная с развитием утомления.

Четвертая фаза – *фаза вторичного повышения работоспособности* в конце рабочего дня. В ее основе лежит условнорефлекторный механизм, связанный с предстоящим концом работы и последующим отдыхом. Аналогичным образом меняется профессиональная работоспособность человека и на протяжении рабочей недели (см. рис. 14.6).

Причиной снижения работоспособности на протяжении рабочего дня, недели или года является *утомление*. Во время работы утомление проявляется в уменьшении силы и выносливости мышц, ухудшении координации движений, в возрастании затрат энергии при выполнении одной и той же работы, в замедлении скорости переработки информации, ухудшении памяти, затруднении процессов сосредоточения и переключения внимания с одного вида деятельности на другой. Субъективно утомление проявляется в ощущении *усталости*, вызывающего желание прекратить работу или снизить нагрузку.

При динамической работе с интенсивностью, лежащей ниже предела утомления, восстановление макроэргических фосфатов, используемых при сокращении мышц, происходит на протяжении самой работы, во время расслабления мышц (*микрорелакс*). Если продолжительность расслабления мышц соответствует времени, необходимому для синтеза АТФ и удаления из них продуктов метаболизма, то такая работа является *малоутомительной*. При динамической работе большой интенсивности возможность непрерывного восстановления АТФ в процессе самой работы отсутствует. Это объясняется тем, что длительность периодов расслабления мышцы меньше, чем время, необходимое для текущего восстановления ее энергетического потенциала. Восстановление запасов энергии и удаление молочной кислоты из мышц происходят неполностью.

Физиологические механизмы *нервно-психического утомления* точно не известны. Типичными симптомами такого утомления являются замедление передачи и осмысления информации, снижение эффективности умственной деятельности в целом, ослабление сенсорных и сенсомоторных функций. Подобное утомление не только снижает работоспособность, но иногда приводит к снижению социальной активности человека, раздражительности, эмоциональной нестабильности, беспричинной тревоге и даже депрессии.

Нервно-психическое утомление возникает:

- 1) при длительной и напряженной умственной работе, требующей усиленной концентрации внимания, решения сложных производственных задач в условиях дефицита времени;
- 2) при тяжелом физическом труде;
- 3) при однообразной монотонной работе;
- 4) при труде в условиях слабой освещенности, повышенной температуры, шума и вибрации;

5) при частых конфликтных ситуациях в коллективе, отсутствии интереса к работе, несоответствии психофизиологических возможностей человека характеру его трудовой деятельности.

В отличие от мышечного утомления, утомление центрального происхождения (нервно-психическое) может быстро исчезать. Это происходит, например, в ситуациях, когда один вид деятельности сменяется другим; человек попадает в стрессовые ситуации, угрожающие его жизни; если появляется новая информация, повышающая интерес к работе. Поскольку утомление в нервно-психической сфере может проходить столь быстро, это свидетельствует о том, что его первопричиной не являются ни уменьшение энергетических субстратов в нервных структурах, ни накопление в них продуктов метаболизма, ни недостаточное кровоснабжение головного мозга.

Любой вид труда не будет приводить к развитию переутомления и перенапряжения и, напротив, окажет положительное влияние на работоспособность и здоровье человека, если придерживаться физиологических принципов его рациональной организации.

14.12. Физиологические основы рациональной организации трудовых процессов

Рациональные режимы труда и отдыха. Работоспособность человека определяется условиями его *работы* и *отдыха*. За время отдыха физиологические показатели, изменившиеся в процессе работы должны возвратиться к исходному уровню. Поэтому среди физиологической рационализации трудовой деятельности ведущее место занимают *физиологически обоснованные режимы труда и отдыха*, представляющие собой систему чередования периодов работы и отдыха на протяжении рабочей смены, недели или года. Разработка рациональных режимов труда и отдыха возможна лишь на основе психофизиологических исследований функционального состояния человека в процессе труда. Правильно организованные режимы чередования периодов работы и восстановления являются одним из наиболее эффективных способов сохранения высокой работоспособности и здоровья человека.

При построении рациональных *внутрисменных* режимов труда и отдыха организаторы производства руководствуются следующим принципами:

1) процесс включения в работу (фаза вработывания занимает меньше времени при использовании специальных *активирующих воздействий* (вводная гимнастика, музыкальные передачи);

2) на протяжении рабочей смены необходимо устраивать *микроразрывы в работе* и регламентированные *перерывы* на отдых. В зависимости от тяжести и напряженности труда время на отдых может составлять 9–10% рабочего времени;

3) регламентированные перерывы будут эффективными лишь тогда, когда они назначаются на начальных стадиях развития утомления;

4) продолжительность периодов отдыха зависит от *тяжести* и *напряженности труда*. Так, при легкой работе на конвейере длительность перерывов должна быть 5–7 мин, а при тяжелой физической работе – 20–25 мин. При особо физически тяжелых работах 15–20-минутные периоды работы необходимо чередовать с такими же по продолжительности периодами отдыха. При работах, требующих нервного напряжения и внимания, а также точных, мелких движений пальцев в высоком темпе и в условиях повышенной монотонности, целесообразно устраивать работающим лицам частые, но короткие (5–10 мин) перерывы;

5) чем тяжелее и напряженнее работа, тем ближе по времени к началу смены (или к обеденному перерыву для второй половины рабочего дня) должны быть введены регламентированные перерывы;

6) во второй половине рабочего дня, в связи с более выраженным утомлением, количество перерывов на отдых должно быть больше, чем в первой половине смены;

7) перерыв на обед, длительностью 40–60 мин, целесообразно предоставлять в середине рабочего дня или с отклонением от нее в пределах до одного часа;

8) характер заполнения перерыва (активный или пассивный отдых, использование физических и психостимулирующих средств рекреации) зависит от вида трудовой деятельности.

Физиологические принципы профилактики перенапряжений опорно-двигательного аппарата. Основными *этиологическими факторами* развития перенапряжения и связанных с ними заболеваний нервно-мышечного и костно-суставного аппарата человека являются чрезмерные по интенсивности физические нагрузки (количество совершаемых за смену движений пальцев рук, величины усилий развиваемых мышцами, вес поднимаемого груза) и нерациональная, вынужденная рабочая поза. Следовательно, оздоровительные мероприятия, направленные на предупреждение развития *перетуомления* и *перенапряжения*, должны обеспечивать следующее:

1) ограничение *верхнего предела энергозатрат* при глобальной, региональной или локальной мышечной работе в течение 7–8 часов соответственно 4,2; 2,8 и 1,7 ккал/мин;

2) уменьшение числа движений пальцев рук (менее 80 000 за смену) и статических напряжений мышц (менее 15 % максимальной произвольной силы);

3) снижение величин динамических напряжений мышечного аппарата при выполнении рабочих операций;

4) рациональную организацию режимов труда и отдыха с регламентированными перерывами для выполнения рекреационных процедур, ускоряющих процессы восстановления (например, массаж, гидромассаж, электростимуляция мышц);

5) организацию труда в пределах оптимальной рабочей зоны для позы стоя и сидя;

6) использование рабочей мебели, соответствующей антропометрическим характеристикам человека;

7) смену рабочих поз и исключение их однообразия.

Принципы профилактики зрительного утомления и перенапряжения. Снижение зрительного переутомления достигается реализацией следующих рекомендаций:

1) устранить пульсации освещенности рабочего места, постоянную смену полей зрения, резкие световые и цветовые контрасты, сильную освещенность, слепящие поверхности;

2) при работе с дисплеями необходимо регламентировать яркость фоновое свечения экрана, яркость и контрастность изображения на экране, цвет свечения экрана и высвечивания информации, частоту мельканий изображений, ширину линий. По своему усмотрению операторы должны иметь возможность изменять наклон корпуса, высоту пульта с клавиатурой, высоту экрана, расстояние от экрана до глаз, наклон экрана;

3) с целью предотвращения развития перенапряжения органов зрения необходимо соблюдать правильный режим труда и отдыха, включающий распорядок и продолжительность рабочего дня, введение регламентированных перерывов в работе, сеансов релаксации, выполнение упражнений для глаз соблюдение рекомендаций по организации активного отдыха;

4) проведение окулистами отбора лиц на работу, требующую напряжения органов зрения.

Принципы профилактики отрицательных последствий труда в условиях монотонии. Мероприятия, способствующие ограничению развития *монотонии*, должны быть направлены на повышение уровня

активности ЦНС и обеспечение работающих лиц оптимальной информационной и двигательной нагрузками. Речь идет об использовании большого комплекса организационно-технических и психофизиологических мер. Среди них первостепенное значение имеют:

1) организация работ таким образом, чтобы производственные операции имели смысловую и структурную завершенность и продолжались не менее 30 с, а межоперационные микропаузы составляли не менее 15 % оперативного времени;

2) внезапные ускорения темпа работы на 5–10 % по 1–2 мин 2–3 раза в час;

3) периодическая смена заданного темпа и ритма работы на относительно свободный;

4) укрупнение производственных операций, освоение смежных операций и их чередование;

5) изменение скорости движения конвейера в соответствии с динамикой работоспособности человека;

6) внедрение режимов работы и отдыха, способствующих уменьшению ощущения монотонии;

7) использование в качестве средств, повышающих уровень бодрствования, производственной гимнастики, музыкальных передач, дополнительной интересной информации;

8) профотбор и профориентация лиц для работы в условиях монотонного труда.

Принципы оптимизации умственного труда и труда, вызывающего нервно-психическое напряжение. Рекомендации, ориентированные на повышение продуктивности умственного труда и снижение нервно-психического напряжения, заключаются в следующем

1) поддерживать свои профессиональные знания на уровне, достаточном для решения любых возникающих во время работы задач;

2) поддерживать умеренный и постоянный уровень производственной нагрузки;

3) соблюдать ритмичность в работе;

4) создавать условия для формирования положительных эмоций и возможности для быстрого снятия отрицательных;

5) перерывы на отдых должны быть заполнены деятельностью, снимающей психоэмоциональное напряжение (физическая активность, психологическая разгрузка, специальные психогигиенические процедуры);

б) во внеурочное время 3–4 раза в неделю по 30–40 мин выполнять физические упражнения с интенсивностью в пределах 70–75 % от индивидуальной максимальной частоты сердечных сокращений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Физиология является теоретической основой таких практических дисциплин как психология, педагогика, медицина, производственная санитария и гигиена труда и медико-биологические основы безопасности жизнедеятельности.

Данное пособие позволяет изучить основные физиологические процессы и их изменения в процессе выполнения трудовой деятельности. Данные, представленные в пособии являются основополагающими в дальнейшем обучении студентов по специальностям 280102 – Безопасность технологических процессов и производств, 280103 – Защита в чрезвычайных ситуациях, 280104 – Пожарная безопасность. Знания, полученные при изучении данной дисциплины, позволят оценить степень воздействия производственных факторов на организм человека и разработать профилактические мероприятия по ограничению негативного влияния.

Библиографический список

1. *Храмцов, Б.А.* Физиология человека: учеб. пособие / Б.А. Храмцов, В.В. Янишин, О.А. Рыбка. – Белгород: Изд-во БГТУ им. В.Г. Шухова, 2005. – 228 с.
2. *Агаджанян, Н.А.* Экологическая физиология человека/ Н.А. Агаджанян, А.Г. Марачев, Г.А. Бобков. – М.: Изд. Фирма «КРУК», 1998. – 416 с.
3. *Кузина, С.И.* Нормальная физиология: конспект лекций/ С.И. Кузина, С.С. Фирсова. – М.: Эксмо, 2006. – 158 с.
4. Физиология человека: учеб. / под ред. Е.К. Аганяц. – М.: Советский спорт, 2005. – 334 с.
5. Физиология человека. В 3-х т.: (учебник) / под ред. Р.Шмидта, Г. Тевса; пер. с англ. Н.Н. Алипова, Н.Ю. Алексеенко и др. – М.: Мир.
6. *Солодков, А.С.* Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная: учеб. / А.С. Солодков, Е.Б. Сологуб – М.: Terra-Спорт, Олимпия Пресс, 2001. – 520 с.
7. *Федюкович, Н.И.* Анатомия и физиология человека: учеб. пособ. / Н.И. Федюкович. – 2-е изд. – Ростов н/Д: изд-во: «Феникс», 2003 – 416 с.
8. Руководство Р 2.1.013–94. Гигиена труда. Гигиенические критерии оценки условий труда по показателям вредности и опасности факторов производственной среды, тяжести и напряженности трудового процесса. Госкомстатэпиднадзор России, М., 1994, 187 с.

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Введение в физиологию.....	4
1.1. Краткая история физиологии.....	4
1.2. Методы физиологических исследований.....	5
1.3. Основные разделы физиологии.....	9
Глава 2. Клетки. Ткани. Организм как единое целое.....	12
2.1. Клетки.....	12
2.2. Ткани.....	15
2.3. Органы и системы органов. Организм как единое целое.....	21
Глава 3. Физиология нервной системы.....	23
3.1. Основные функции ЦНС.....	23
3.2. Физиология нервной клетки.....	23
3.3. Нервные центры, их свойства.....	27
3.4. Основные рефлекторные центры нервной системы.....	30
3.5. Вегетативная нервная система.....	34
3.6. Лимбическая нервная система.....	37
Глава 4. Сенсорные (афферентные) системы.....	38
4.1. Общая характеристика деятельности сенсорных систем.....	38
4.2. Зрительная сенсорная система.....	46
4.3. Слуховая сенсорная система.....	58
4.4. Вестибулярная сенсорная система.....	62
4.5. Двигательная сенсорная система.....	66
4.6. Висцеральная, болевая, температурная, тактильная, обонятельная и вкусовая сенсорные системы.....	69
Глава 5. Физиология нервно-мышечного аппарата.....	73
5.1. Строение нервно-мышечного аппарата.....	73
5.2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна.....	75
5.3. Работа мышцы и ее механическая эффективность.....	77
5.4. Мышечная сила.....	81
5.5. Мышечная выносливость.....	86
Глава 6. Физиология кроветворения.....	90
6.1. Состав, объем и функции крови.....	90
6.2. Физико-химические свойства крови.....	92
6.3. Форменные элементы крови.....	94
6.4. Защитные реакции крови.....	97
6.5. Группы крови. Резус-фактор.....	99
6.6. Регуляция системы крови.....	100
Глава 7. Физиология кровообращения.....	102
7.1. Сердце и его физиологические функции.....	103
7.2. Фазы сердечного цикла.....	107

7.3. Систолический и минутный объемы крови.....	108
7.4. Основные сведения о гемодинамике.....	109
7.5. Кровяное давление.....	111
7.6. Регуляция деятельности сердца.....	114
7.7. Регуляция функционального состояния сосудов.....	117
Глава 8. Физиология дыхания.....	118
8.1. Внешнее дыхание.....	119
8.2. Вентиляция легких.....	123
8.3. Обмен газов в легких и их перенос кровью.....	126
8.4. Регуляция дыхания.....	129
8.5. Дыхание при физической работе.....	131
Глава 9. Физиология пищеварения.....	135
9.1. Общая характеристика пищеварительных процессов.....	135
9.2. Пищеварение в полости рта.....	137
9.3. Пищеварение в желудке.....	138
9.4. Пищеварение в кишечнике.....	141
9.5. Всасывание продуктов переваривания пищи.....	145
9.6. Печень и ее функции.....	146
9.7. Влияние мышечной работы на деятельность пищеварительных органов.....	148
Глава 10. Обмен веществ и энергии.....	149
10.1. Сущность обмена веществ и энергии.....	149
10.2. Обмен белков и его регуляция.....	150
10.3. Обмен углеводов и его регуляция.....	151
10.4. Обмен липидов и его регуляция.....	153
10.5. Обмен воды и минеральных солей.....	155
10.6. Витамины.....	156
10.7. Обмен энергии.....	156
Глава 11. Теплообмен.....	163
11.1. Пойкилотермия и гомойотермия.....	163
11.2. Температурные «оболочка» и «ядро» тела.....	164
11.3. Температурные зоны внешней среды.....	166
11.4. Механизмы теплопродукции.....	166
11.5. Механизмы теплоотдачи.....	168
11.6. Центральная регуляция теплообмена.....	169
11.7. Особенности теплообмена при мышечной работе.....	170
Глава 12. Физиология выделения.....	172
12.1. Общая характеристика выделительных процессов.....	172
12.2. Основные функции почек и структура мочеобразовательных единиц.....	172
12.3. Механизм мочеобразования в почке и его регуляция.....	174
12.4. Мочевыведение.....	178

12.5. Выделительная функция потовых желез.....	179
12.6. Влияние мышечной работы на функции выделения.....	180
Глава 13. Внутренняя секреция.....	181
13.1. Общая характеристика желез внутренней секреции.....	181
13.2. Надпочечники.....	182
13.3. Половые железы.....	187
13.4. Поджелудочная железа.....	189
13.5. Щитовидная железа.....	189
13.6. Околощитовидные железы. Вилочковая железа. Эпифиз.....	191
13.7. Гипофиз.....	192
Глава 14. Физиология труда.....	194
14.1. Основные понятия в физиологии труда.....	194
14.2. Классификация форм трудовой деятельности.....	196
14.3. Физиологические закономерности трудовой деятельности человека.....	197
14.4. Изменения физиологических функций при физическом труде.....	197
14.5. Изменения физиологических функций при умственном труде.....	203
14.6. Физиологическая характеристика труда в условиях зрительного напряжения.....	204
14.7. Физиологическая характеристика функционального состояния человека в процессе монотонного труда.....	205
14.8. Гипокинезия человека в процессе трудовой деятельности и ее отрицательные последствия.....	207
14.9. Характеристика тяжести и напряженности труда.....	208
14.10. Физиологические механизмы формирования трудовых навыков	210
14.11. Работоспособность и утомление.....	211
14.12. Физиологические основы рациональной организации трудовых процессов.....	213
Заключение.....	217
Библиографический список.....	218

Учебное издание

Дивиченко Ирина Владимировна
Рыбка Оксана Александровна

Физиология человека

Учебное пособие

Подписано в печать 29.12.08. Формат 60×84/16. Усл.печ.л. 12,9. Уч-изд.л. 13,9.

Тираж 50 экз.

Заказ

Цена

Отпечатано в Белгородском государственном технологическом университете
им. В.Г. Шухова

308012, г. Белгород, ул. Костюкова, 46