

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Полоцкий государственный университет»

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
для студентов специальности 1-03 02 01
«Физическая культура»

В двух частях

Часть 1

Составление и общая редакция
Н. И. Апрасюхиной

Новополоцк 2007

УДК 612(075.8)
ББК 28.903я73
Ф 50

Рекомендован к изданию методической комиссией
спортивно-педагогического факультета

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

И. М. ПРИЩЕПА, д-р биол. наук, профессор,
зав. кафедрой анатомии, физиологии и валеологии
УО «ВГУ им. П. М. Машерова»;
А. Н. ИЛЬНИЦКИЙ, канд. мед. наук, доцент

Физиология человека : учеб.-метод. комплекс для студ спец. 1-03 02 01
Ф 50 “Физическая культура”. В 2 ч. Ч. 1 / сост. и общ. ред. Н. И. Апрасюхиной. –
Новополоцк : ПГУ, 2007. – 288 с.
ISBN 978-985-418-514-9 (Ч. 1)
ISBN 978-985-418-513-2

Представлен полный лекционный курс по дисциплине «Физиология», содержание которого соответствует Государственному образовательному стандарту и учебной программе, а также материалы для самостоятельной подготовки студентов: вопросы для коллоквиума, самоконтроля, тестовые задания.

Предназначен для студентов специальности 1-03 02 01 «Физическая культура», преподавателей и тренеров.

УДК 612(075.8)
ББК 28.903я73

ISBN 978-985-418-514-9 (Ч. 1)
ISBN 978-985-418-513-2

© Апрасюхина Н. И., составление, 2007
© Оформление. УО «ПГУ», 2007

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
РАБОЧАЯ ПРОГРАММА	6
МОДУЛЬ 0. Введение в физиологию	13
Лекция 1. Физиология и ее значение	13
Лекция 2. Общие закономерности физиологии и ее основные понятия	21
Лекция 3. Физиология возбудимых тканей	24
Материалы для самостоятельной подготовки	35
МОДУЛЬ 1. Общая физиология ЦНС	37
Лекция 4. Нервная система. Структура и функции ЦНС	37
Лекция 5. Механизмы связи между нейронами	42
Лекция 6. Координация деятельности ЦНС	48
Материалы для самостоятельной подготовки	54
МОДУЛЬ 2. Частная физиология ЦНС	57
Лекция 7. Функции спинного мозга и подкорковых отделов головного мозга	57
Лекция 8. Функции спинного мозга и подкорковых отделов головного мозга (окончание)	62
Материалы для самостоятельной подготовки	67
МОДУЛЬ 3. Физиология вегетативной нервной системы	69
Лекция 9. Вегетативная нервная система	69
Материалы для самостоятельной подготовки	75
МОДУЛЬ 4. Интегративные функции ЦНС	77
Лекция 10. Функции коры больших полушарий	77
Лекция 11. Функции коры больших полушарий (окончание)	82
Лекция 12. Высшая нервная деятельность (ВНД)	86
Лекция 13. Высшая нервная деятельность (ВНД) (окончание)	90
Материалы для самостоятельной подготовки	95
МОДУЛЬ 5. Нервно-мышечный аппарат	98
Лекция 14. Физиология мышц	98
Лекция 15. Физиология мышц (окончание)	104
Лекция 16. Морфофункциональные основы мышечной силы	108
Материалы для самостоятельной подготовки	117
МОДУЛЬ 6. Роль ЦНС в регуляции соматических функций	118
Лекция 17. Произвольные движения	118
Лекция 18. Роль различных отделов ЦНС в регуляции движений	124
Материалы для самостоятельной подготовки	129
МОДУЛЬ 7. Физиология сенсорных систем	130
Лекция 19. Общая физиология сенсорных систем	130
Лекция 20. Зрительная сенсорная система	136
Лекция 21. Слуховая сенсорная система. Вестибулярная сенсорная система	144
Лекция 22. Двигательная сенсорная система. Сенсорные системы кожи, вкуса и обоняния	152
Материалы для самостоятельной подготовки	163

МОДУЛЬ 8. Физиология эндокринной системы	167
Лекция 23 – 24. Гормональная регуляция физиологических функций	167
Материалы для самостоятельной подготовки	182
МОДУЛЬ 9. Физиология системы крови и кровообращения	185
Лекция 25. Физиология системы крови	185
Лекция 26. Физико-химические свойства плазмы крови	192
Лекция 27. Физиология кровообращения	200
Лекция 28. Движение крови по сосудам (гемодинамика)	205
Материалы для самостоятельной подготовки	213
МОДУЛЬ 10. Физиология дыхания	220
Лекции 29 – 30. Физиология дыхания	220
Материалы для самостоятельной подготовки	228
МОДУЛЬ 11. Физиология пищеварения	231
Лекции 31 – 32. Физиология пищеварения	231
Материалы для самостоятельной подготовки	244
МОДУЛЬ 12. Обмен веществ и энергии	248
Лекция 33. Обмен веществ	248
Лекция 34. Обмен энергии	253
Материалы для самостоятельной подготовки	257
МОДУЛЬ 13. Тепловой обмен	260
Лекция 35. Тепловой обмен	260
Материалы для самостоятельной подготовки	266
МОДУЛЬ 14. Физиология выделительной системы	267
Лекция 36. Характеристика выделительных процессов	267
Материалы для самостоятельной подготовки	275
РЕЙТИНГОВАЯ СИСТЕМА ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ СТУДЕНТОВ	278
ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ	280
ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ К ЭКЗАМЕНАМ	282
ЛИТЕРАТУРА	286

ВВЕДЕНИЕ

Современные требования к высшему образованию предусматривают пересмотр многих образовательных технологий, переход от формирования знаний, умений и навыков к развитию личности творческой.

В основе современного образования лежит профессионально-творческая направленность обучения, ориентированность его на развитие аспекта самообразовательной деятельности. «Настоящее образование есть только самообразование, и оно начинается только с той минуты, когда человек, распроставшись со всеми школами, делается настоящим хозяином своего времени и своих знаний» (Д. И. Писарев). Именно самообразование учит использовать весь свой творческий потенциал в профессиональной деятельности.

С точки зрения системного обеспечения учебного процесса в высшем учебном заведении создание эффективного учебно-методического комплекса по «Физиологии человека» с применением модульной технологии обучения имеет сегодня, в условиях реформирования образования, большое значение.

Физиология – одна из наиболее важных дисциплин в цикле биологических наук, знание основ которой крайне необходимо для научного обоснования целого ряда других дисциплин, связанных с практической деятельностью преподавателя физического воспитания и тренера, таких как общая гигиена и гигиена физических упражнений, спортивная медицина, лечебная физическая культура, теория и методика физического воспитания.

При разработке данного УМК ставились следующие задачи: изложить учебный материал на высоком научном уровне, доказательно, интересно, доступно; способствовать формированию интереса к учебной дисциплине; поднять уровень знаний и активизировать познавательную деятельность студентов; научить мыслить студентов научно, творчески; повысить роль самостоятельной деятельности студентов в процессе обучения.

Учебно-методический комплекс, предназначенный для студентов специальности 1-03 02 01 «Физическая культура», позволит решить проблему студентов-спортсменов, которые из-за большой тренировочной и соревновательной деятельности не могут регулярно посещать аудиторские занятия и при подготовке к экзаменам испытывают определенные трудности. УМК окажет большую помощь студентам заочной формы обучения, для которых самостоятельная подготовка является основной формой получения знаний.

РАБОЧАЯ ПРОГРАММА

1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ, ЕЕ МЕСТО В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ

1.1. Цель преподавания дисциплины

Дать представление об общих основах физиологии, изучить закономерности функционирования организма и его частей, органов, клеток. Изучить причины, закономерности и течение жизненных процессов, законы реагирования организма и его частей на внешнюю среду, закономерности поведения целостного организма в процессе онтогенеза.

1.2. Задачи изучения дисциплины

Состоят в познании свойств, форм проявления и механизмов регуляции функций при разных состояниях организма и в различных условиях внешней среды, в изучении взаимодействия живых организмов с окружающей средой и их поведения в различных условиях.

1.3. Виды занятий и формы контроля

Виды занятий, формы контроля знаний	Д		З	
	П	С	П	С
Курс	2		2,3	
Семестр	III, IV		IV, V	
Лекция, ч	72		18	
Экзамен (семестр)	III, IV		IV, V	
Зачет (семестр)				
Практические (семинарские), ч	72		20	
Лабораторные занятия, ч				
Расчетно-графические работы (семестр)				
Контрольные работы (семестр)			V	
Курсовая работа (семестр/ ч)				
Курсовой проект (семестр/ ч)				
Управляемая самостоятельная работа, ч				

Примечание. Используемые сокращения: Д – дневная форма обучения, З – заочная форма обучения, П – полный срок обучения, С – сокращенный срок обучения

2. СОДЕРЖАНИЕ КУРСА

2.1. Лекционный курс

Наименование разделов и тем лекций, их содержание	Количество часов			
	Д		З	
	П	С	П	С
1	2	3	4	5
I семестр				
1. Введение. Физиология и ее значение. Предмет и основные задачи физиологии. История физиологии. Развитие методов физиологических исследований. Физиология целостного организма	2		2	
2. Общие закономерности физиологии и ее основные понятия. Основные физиологические категории. Нервная и гуморальная регуляция функций	2			
3. Физиология возбудимых тканей. Биоэлектрическая активность живых клеток. Основные функциональные характеристики возбудимых тканей. Мембранный потенциал. Возникновение возбуждения. Механизмы проведения возбуждения вдоль нервных волокон	2		2	
4. Общая физиология ЦНС. Структура и функции ЦНС. Центральная и периферическая нервная системы. Основные функции ЦНС. Нейрон как основная структурная и функциональная единица ЦНС. Типы нейронов. Функции нейронов	2		2	
5. Общая физиология ЦНС. Механизмы связи между нейронами. Структура и функции синапсов. Особенности проведения возбуждения в ЦНС. Рефлекторная дуга. Нервные центры	2			
6. Общая физиология ЦНС. Принципы координационной деятельности ЦНС. Торможение в ЦНС. Явления конвергенции и дивергенции. Принцип доминанты	2			
7. Частная физиология ЦНС. Спинной мозг. Задний и средний мозг. Нейронная организация. Рефлекторная деятельность. Проводниковая функция спинного мозга. Функции продолговатого и среднего мозга	2			
8. Частная физиология ЦНС. Мозжечок. Промежуточный мозг. Нейронная организация. Функции мозжечка. Влияние мозжечка на моторные функции. Таламус. Роль гипоталамуса в регуляции выделения гормонов и терморегуляции	2			
9. Физиология вегетативной нервной системы (ВНС). Функциональная организация ВНС. Функции симпатической и парасимпатической нервной систем. Вегетативная иннервация тканей и органов. Значение различных отделов мозга в регуляции вегетативных функций	2			
10. Функции коры больших полушарий. Корковые нейроны. Функциональное значение различных корковых полей	2			
11. Функции коры больших полушарий. Парная деятельность и доминирование полушарий. Электрическая активность коры. ЭЭГ. Гематоэнцефалический барьер	2			

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5
12. Высшая нервная деятельность. Различия безусловных и условных рефлексов. Условия образования и разновидности условных рефлексов. Внешнее и внутреннее торможение условных рефлексов	2			
13. Высшая нервная деятельность. Динамический стереотип. Типы высшей нервной деятельности. 1 и 2 сигнальные системы. Механизмы памяти	2			
14. Физиология нервно-мышечной системы. Функции и свойства поперечнополосатых мышц. Двигательные единицы. Мышечные волокна, их типы. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна.	2		2	
15. Физиология нервно-мышечной системы. Одиночное и тетаническое сокращение. Электромиография. Морфофункциональные основы мышечной силы. Композиция мышц	2			
16. Физиология нервно-мышечной системы. Тонус мышц. Режимы и типы мышечного сокращения. Энергетика мышечного сокращения	2			
17. Произвольные движения. Общая схема управления движениями. Роль различных отделов ЦНС в регуляции позно-тонических реакций	2			
18. Произвольные движения. Роль различных отделов ЦНС в регуляции движений. Нисходящие моторные системы	2			
Итого за семестр	36		8	
II семестр				
1. Физиология сенсорных систем. Общий план организации и функции сенсорных систем. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов. Свойства рецепторов	2		2	
2. Физиология сенсорных систем. Зрительная сенсорная система. Фоторецепция. Функциональные характеристики зрения. Слуховая сенсорная система. Функции наружного, среднего и внутреннего уха. Физиологический механизм восприятия звука	2			
3. Физиология сенсорных систем. Вестибулярная сенсорная система. Функционирование вестибулярного аппарата. Двигательная сенсорная система. Функции проприорецепторов. Сенсорные системы кожи, внутренних органов, вкуса и обоняния	2			
4. Физиология сенсорных систем. Обработка сенсорной информации в проводниковых отделах. Обработка информации на корковом уровне. Значение деятельности сенсорных систем в спорте	2			
5. Гормональная регуляция физиологических функций. Общая характеристика эндокринной системы. Функции желез внутренней секреции (гипофиза, надпочечников, щитовидной, половых и т.д.)	2		2	
6. Гормональная регуляция физиологических функций. Изменения эндокринных функций при различных состояниях. Гормоны и двигательная активность. Регуляция функций эндокринных желез	2			

Окончание таблицы

1	2	3	4	5
7. Система крови. Состав, объем и функции крови. Форменные элементы крови, их функции. Физико-химические свойства плазмы крови. Гомеостаз	2		2	
8. Система крови. Свертывание и переливание крови. Группы крови. Резус-фактор. Иммуниетет. Регуляция системы крови	2			
9. Кровообращение. Сердце и его физиологические свойства. Биоэлектрическая активность сердца. ЭКГ	2			
10. Кровообращение. Гемодинамика. Артериальное давление. Регуляция сердца и сосудов при мышечной деятельности	2		2	
11. Дыхание. Структура дыхательных путей. Обмен газов. Легочные объемы. Утилизация кислорода в тканях	2		2	
12. Дыхание. Дыхательный центр. Рефлекторная регуляция дыхания. Регуляция дыхания при мышечной работе	2			
13. Пищеварение. Общая характеристика пищеварительных процессов. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта (ЖКТ)	2			
14. Пищеварение. Всасывание в различных отделах ЖКТ. Пищеварение при мышечной деятельности	2			
15. Обмен веществ и энергии. Структура обмена веществ. Обмен белков, углеводов, жиров. Водный и минеральный обмен. Витамины	2			
16. Обмен веществ и энергии. Обмен энергии. Основной обмен. Основные энергетические системы. Энергетические затраты в покое и при физических нагрузках. Регуляция обмена веществ и энергии	2			
17. Терморегуляция. Температура тела человека и изо-термия. Механизмы теплообразования. Механизмы теплоотдачи. Регуляция теплообмена	2			
18. Выделение. Структура и функции почек. Процесс мочеобразования и его регуляция. Потоотделение. Выделительные процессы при мышечной деятельности	2			
Итого за семестр	36		10	
Всего за год	72		18	

2.2. Практические занятия

Наименование разделов и тем практических занятий, их содержание	Количество часов			
	Д		З	
	П	С	П	С
1	2	3	4	5
I семестр				
1. Физиология и ее значение. Единство организма с окружающей средой. Ознакомление с оборудованием, применяемым при физиологических исследованиях. Изучение микроскопа	2			

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5
2. Общие закономерности физиологии и ее основные понятия. Основные физиологические реакции живого организма. Раздражимость. Возбудимость. Основные свойства и функциональные характеристики возбудимых тканей	2			
3. Физиология возбудимых тканей. Действие различных раздражителей на нервно-мышечный препарат лягушки. Опрос по теме	2		2	
4. Общая физиология ЦНС. Структура и функции ЦНС. Изучение микроскопического строения нервной ткани. Типы нейронов. Основные функции ЦНС	2			
5. Общая физиология ЦНС. Механизмы связи между нейронами. Структура и функции синапсов. Рефлекторная дуга	2			
6. Общая физиология ЦНС. Принципы координационной деятельности ЦНС. Пресинаптическое и постсинаптическое торможение. Опрос по теме	2			
7. Частная физиология ЦНС. Спинной мозг. Стволовые структуры мозга. Исследование некоторых рефлекторных реакций человека: сухожильных (коленного, локтевого, ахиллова) и защитных (мигательного, надбровного, зрачкового). Изучение ориентировочного рефлекса	2			
8. Частная физиология ЦНС. Функции мозжечка, промежуточного мозга, подкорковых ядер. Рефлексы промежуточного мозга. Влияние мозжечка на моторные функции. Изучение координации движений. Пальценосовая проба. Опрос по теме	2			
9. Физиология вегетативной нервной системы. Изучение вегетативных рефлексов. Ортостатическая проба. Проба Ашнера	2			
10. Функции коры больших полушарий. Определение индивидуального профиля асимметрии	2			
11. Функции коры больших полушарий. Электрические явления в коре больших полушарий. Проверочная работа по теме	2			
12. Высшая нервная деятельность (ВНД). Выработка условных рефлексов и дифференцированного торможения на световой и звуковой раздражители	2			
13. Высшая нервная деятельность. Оценка логического мышления. Торможение условных рефлексов. Опрос по теме	2			
14. Физиология нервно-мышечного аппарата. Изучение микроскопического строения мышечной ткани. Строение мышечных волокон. Миофибриллы	2		2	
15. Физиология нервно-мышечного аппарата. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна. Определение тонуса скелетных мышц	2			
16. Физиология нервно-мышечного аппарата. Электромиограмма. Режимы работы мышц. Опрос по теме	2			

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5
17. Произвольные движения. Общие принципы управления движениями. Рефлексы положения, статические и статокINETические рефлексы	2			
18. Произвольные движения. Определение временных характеристик движения верхних конечностей у человека. Проверочная работа по теме	2			
Итого за семестр	36		4	
II семестр				
1. Сенсорные системы. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов	2		2	
2. Сенсорные системы. Исследование показателей зрительной сенсорной системы: адаптация рецепторов; аккомодация глаза; бинокулярное зрение; определение остроты зрения; определение ближней и дальней точек ясного видения. Определение остроты слуха; костная и воздушная проводимость звука; определение направления звука	2		2	
3. Сенсорные системы. Исследование функциональной устойчивости вестибулярного аппарата. Функции проприорецепторов. Исследование порогов мышечно-суставной чувствительности	2			
4. Сенсорные системы. Определение вкусовой чувствительности языка. Определение порога обонятельных раздражений. Проверочная работа по теме	2			
5. Гормональная регуляция. Функции гормонов гипофиза, щитовидной железы, надпочечников и др. Влияние инсулина на уровень сахара в крови	2		2	
6. Гормональная регуляция. Гормональная регуляция мышечной деятельности. Проверочная работа по теме	2			
7. Система крови. Изучение микроскопического строения клеточных элементов крови человека (микропрепараты крови), их функций	2		2	
8. Система крови. Изучение изменения содержания сахара в крови и кислотно-щелочного состояния крови с помощью метода тест-полоски. Опрос по теме	2			
9. Кровообращение. Регистрация частоты пульса у человека в покое и после физической нагрузки. Определение МОК. Анализ сердечного ритма, ЧСС с помощью метода ЭКГ в покое и под влиянием физической нагрузки	2		2	
10. Кровообращение. Определение артериального давления в покое и при выполнении функциональной пробы по Н. М. Амосову. Определение систолического объема крови по формуле Старра. Проверочная работа по теме	2			

Окончание таблицы

1	2	3	4	5
11. Дыхание. Подсчет дыхательных движений в покое. Минутный объем дыхания. Исследование объемов легких методом спирометрии	2		2	
12. Дыхание. Подсчет жизненной емкости легких с помощью формул. Опрос по теме	2			
13. Пищеварение. Исследование слюноотделения у человека. Изучение действия ферментов слюны на крахмал	2		2	
14. Пищеварение. Действие желудочного сока на белки. Регуляция пищеварения. Проверочная работа по теме	2			
15. Обмен веществ и энергии. Расчет основного обмена по таблицам	2		2	
16. Обмен веществ и энергии. Определение энергетических затрат по формулам. Опрос по теме	2			
17. Тепловой обмен. Теплообмен при мышечной работе разной мощности	2			
18. Выделение. Исследование потоотделения у человека (проба Минора). Исследование мочи у человека	2			
Итого за семестр	36		16	
Всего за год	72		20	

Модуль 0

ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ

Лекция 1

ФИЗИОЛОГИЯ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ

1. Предмет и основные задачи физиологии человека.
2. Исторический обзор развития физиологии человека.
3. Развитие методов физиологических исследований.
4. Физиология целостного организма.

1. Предмет и основные задачи физиологии человека

Слово «физиология» происходит от двух греческих слов: *физис* – природа и *логос* – наука. Физиология – наука о жизнедеятельности целостного организма и его отдельных частей: клеток, органов, функциональных систем. Физиология изучает механизмы осуществления различных функций живого организма (рост, размножение, питание, дыхание и т.д.), их связь между собой, регуляцию и приспособление к внешней среде, происхождение и становление в процессе эволюции и индивидуального развития особи. В теле человека имеются сотни органов, но каждый из них является частью целостной системы организма и служит его нуждам.

Естественно, что гармоничное сочетание деятельности всех частей этого сложного «хозяйства» возможно только при надежном управлении, осуществляемом нервной системой.

Физиология человека неразрывно связана с другими науками. Она синтезирует конкретные сведения, полученные анатомией, гистологией, цитологией, молекулярной биологией, биохимией, биофизикой и другими науками, объединяя их в единую систему знаний об организме. Таким образом, физиология является наукой, осуществляющей **системный подход**, т.е. исследование организма и всех его элементов как систем. Системный подход ориентирует исследователя на выявление многообразных типов связей сложного объекта и сведение их в единую теоретическую картину. В свою очередь, физиология является теоретической основой медицины, психологии, педагогики, социологии, теории и методики физвоспитания.

Физиология и медицина неотделимы. Врач оценивает тяжесть заболевания по степени функциональных нарушений, т.е. по величине отклонения от нормы ряда физиологических функций. Функциональные (физиологические) исследования являются основой клинической диагностики, а также методом оценки эффективности лечения и прогноза заболеваний. Устанавливая степень нарушения физиологических функций, врач ставит перед собой задачу вернуть эти функции к норме.

Однако значение физиологии для медицины этим не ограничивается.

Изучение функций различных органов и систем позволило моделировать эти функции с помощью различных приборов и аппаратов, созданных руками человека. Так были сконструированы искусственная почка, искусственное сердце, аппараты искусственного кровообращения, создан аппарат для электростимуляции сердца, для управляемого искусственного дыхания и т.д. На основе законов физиологии мозга разработаны методики ряда сложнейших нейрохирургических операций.

Изучение физиологии необходимо для научного обоснования и создания условий здорового образа жизни, предупреждающего заболевания, научной организации труда в современном производстве. Физиология позволила разработать научное обоснование различных режимов индивидуальных тренировок и спортивных нагрузок, лежащих в основе современных спортивных достижений. Она помогает обосновать и обеспечить все необходимое для жизни и работы человека в различных экстремальных условиях (в условиях предельно высоких или низких температур, различных часовых поясов и т.д.).

В процессе развития физиологической науки из общей физиологии выделились различные ее частные разделы: физиология труда, физиология спорта, авиакосмическая физиология, возрастная физиология и т.п. На стыке физиологии и технических наук родилась новая наука – бионика.

Физиология представляет собой теоретическую основу физиологии спорта. Знания физиологии помогают педагогу и тренеру в процессах спортивного отбора и спортивной ориентации, в прогнозировании успешности соревновательной деятельности спортсмена, в рациональном построении тренировочного процесса, в обеспечении индивидуализации физических нагрузок и открывают возможности использования функциональных резервов организма.

Физиология описывает основные закономерности деятельности организма людей разного возраста и пола, различные функциональные состояния, механизмы работы отдельных органов и систем организма и их взаимодействия. Ее практическое значение состоит в научном обосновании

возрастных этапов развития организма человека, индивидуальных особенностей отдельных людей, механизмов проявления их физических и умственных способностей. Физиология обосновывает пути профилактики функциональных нарушений и сохранение здоровья.

Основные задачи физиологии:

- изучение физиологических процессов;
- изучение регулирующей и интегрирующей роли нервной системы в организме;
- формирование представления об организме как о целостной системе; и др.

2. Исторический обзор развития физиологии человека

С древнейших времен человек стремился познать тайны своего существования и окружающей его природы. В чем сущность жизни? Как устроено тело человека? Для чего служат те или иные органы? Что такое человеческий разум, дающий ему чудесную власть над силами природы? Эти вопросы в течение многих столетий волнуют человека.

Самые начальные научные представления о строении и жизни человеческого тела появились в древности (Древний Египет, Древний Китай, Древняя Индия).

Большой интерес представляют труды великого греческого ученого **Гиппократ** (4 – 5 до н.э.), которого называют отцом медицины. Долгое время его знания использовались для лечения больных.

Ошибочное представление **Аристотеля** (4 в. до н.э.), высказанное почти 2 300 лет тому назад о том, что кровь и теплота образуются в сердце, держалось в науке около 20 веков.

Знаменитый древнеримский врач **Клавдий Гален** (2 в. н.э.) в классическом труде «О частях человеческого тела» дал первое анатомо-физиологическое описание целостного организма. Ввел в медицину вивисекционные эксперименты на животных. Показал, что анатомия и физиология – основа научной диагностики и лечения. Обобщил представления античной медицины в виде единого учения, оказавшего большое влияние на развитие естествознания вплоть до 15 – 16 вв. Учение Галена было канонизировано церковью и господствовало в медицине в течение многих веков.

Галену удавалось наблюдать за работой сердца больного, у которого была разрушена значительная часть грудной клетки, а сердце билось прямо под кожей. Можно было ощущать живое бьющееся сердце человека, но изучить его работу Галену не удалось. Не знал также великий врач значе-

ния сердца в кровообращении. Он считал, что кровь проходит через перегородку в сердце, поступает в артерию и расходуется всеми органами без остатка. Он не имел представления о кругообороте крови.

С именем профессора Падуанского университета **А. Везалия** (1514 – 1564) связаны успехи анатомии своего времени. Везалий создал первую анатомию, основанную на точном изучении строения человеческого тела. Указал на ошибки своих предшественников, в т.ч. и Галена. Труды Везалия помогли **Мигуэлю Сервету** в 1553 году открыть малый круг кровообращения.

Величайшим для человечества было открытие **Уильяма Гарвея**. **У. Гарвей** (1578 – 1657) – английский врач, основатель современной физиологии и эмбриологии. Описал большой и малый круги кровообращения. В труде «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» (1628) изложил учение о кровообращении, опровергавшее представления, господствовавшие со времен Галена. Так же как и открытие Галилея, лекции которого он слушал, так и открытие Гарвея было настоящим подвигом. Надо было обладать большим мужеством, чтобы выступить против того, что было освящено церковью. И. П. Павлов писал, что труд Гарвея не только редкой ценности плод его ума, но и подвиг его смелости и самоотверженности.

Гарвей установил, что сердце является двигателем крови. Кровь по венам притекает к сердцу, а по артериям оттекает от него. Гарвей подошел к убеждению о проницаемости крови через «поры тела», возможности возвращения ее к сердцу после совершения полного кругооборота, подобного тому, как в природе существует круговое движение планет вокруг Солнца. В то время не был еще изобретен микроскоп, наука не знала о капиллярах, открытие Гарвея было предвидением, которое в дальнейшем было подтверждено и развито другими учеными. Значительно позже, после открытия микроскопа, **Антоний Левенгук** и **Марцелло Мальпиги** независимо друг от друга открыли капилляры, установили замкнутость кровеносного русла, о чем Гарвей мог только предполагать.

Однако на протяжении 2-х веков после открытия кровообращения Гарвеем развитие физиологии происходило медленно. Можно перечислить сравнительно немного основополагающих работ 17 – 18 вв. Кроме открытия капилляров, – это формулировка принципа рефлекторной деятельности нервной системы (**Р. Декарт**), измерение величины кровяного давления (**С. Хелс**), формулировка закона сохранения материи (**М. Ломоносов**). Работами гениального русского ученого **М. В. Ломоносова** и немецкого физика **Г. Гельмгольца** о трехкомпонентной природе цветного зрения, от-

крытием «животного электричества», т.е. способности живых тканей генерировать электрические потенциалы (**Л. Гальвани**), отмечен 18 век.

19 век ознаменован величайшими открытиями в области физиологии человека и животных. 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 ЦНС («сеченовского торможения») и разработка физиологических основ психических процессов человека в знаменитой книге «Рефлексы головного мозга». И. М. Сеченов показал, что мышление человека закономерно формируется под влиянием окружающих условий и мозг представляет собой орган, накапливающий и отражающий эти влияния.

Наследником идей И. М. Сеченова стал **И. П. Павлов** (1849 – 1936), который, проводя экспериментальные исследования физиологических механизмов, лежащих в основе психической деятельности и поведенческих реакций, первым проник в основные тайны работы высших отделов мозга. Изучая процессы жизнедеятельности в организме в условиях естественного поведения животного, Павлов обратил внимание на важную роль психических факторов, влияющих на все физиологические процессы. Он заметил, что слюна, желудочный сок и другие пищеварительные соки начинают выделяться у животного не только в момент еды, а задолго до еды, при виде еды, звуке шагов служителя, который кормит животное. Павлов обратил внимание на то, что аппетит является столь же мощным сокоотделительным агентом, как и сама еда. Аппетит, желание и т.п. – все это психические явления, до Павлова физиологами они не изучались. Павлов же увидел, что игнорировать эти явления нельзя. Поэтому он начал изучать поведение животного объективно, сопоставляя те или иные воздействия на организм с ответными реакциями организма. Этот объективный метод позволил выявить законы, которые послужили основой новой науки – физиологии высшей нервной деятельности. Эта наука много дала для понимания сущности механизмов психической деятельности человека.

Продолжателем дела И. М. Сеченова был и **Н. Е. Введенский**, который проводил исследования механизмов возбуждения и торможения. Им создано представление о физиологической лабильности как скоростной характеристике возбуждения. В дальнейшем это направление было продолжено его учеником **А. А. Ухтомским**, который создал учение о доминанте как об основном принципе деятельности ЦНС.

Крупный вклад в развитие физиологии внесли и другие выдающиеся отечественные физиологи: академик **Л. А. Орбели** – основатель эволюцион-

ной физиологии, **В. В. Парин** – космической физиологии, **П. А. Анохин** – учения о функциональной системе. Физиологические основы поведения человека, роль сочетанных рефлексов были разработаны **В. М. Бехтеревым**.

В области физиологии мышечной деятельности следует отметить основателя отечественной физиологии спорта проф. **А. Н. Крестовникова** и многих других видных ученых: **Е. К. Жукова, Н. В. Зимкина, А. С. Мозжухина** и др.

3. Развитие методов физиологических исследований

Физиология родилась как наука экспериментальная. Все данные она получает путем непосредственного исследования процессов жизнедеятельности организма животных и человека. Родоначальником экспериментальной физиологии был знаменитый английский врач У. Гарвей.

В общей форме физиология использует три методических приема: наблюдение, острый опыт и хронический эксперимент.

3.1. Наблюдение как метод физиологического исследования

Сравнительно медленное развитие экспериментальной физиологии на протяжении двух столетий после работ У. Гарвея объясняется низким уровнем производства и развития естествознания, а также трудностями исследования физиологических процессов путем их обычного наблюдения. Обычное наблюдение было и остается причиной многочисленных ошибок ввиду того, что экспериментатор должен проводить опыт, видеть и запоминать множество сложных процессов и явлений. Т.к. физиологические процессы представляют собой динамические явления, которые непрерывно развиваются и изменяются, наблюдение представляет собой трудную задачу.

Важной вехой в развитии физиологии было введение метода графической регистрации артериального давления немецким ученым Карлом Людвигом в 1843 г. Метод графической регистрации ознаменовал новый этап в физиологии.

Чрезвычайно важное направление в развитии физиологии было ознаменовано открытием «животного электричества». Было установлено, что живые ткани взаимодействуют между собой, используя «электрический язык». Понять этот язык удалось значительно позже, после изобретения физических приборов, улавливающих биоэлектрические потенциалы. Одним из первых таких приборов был простой телефон, при помощи которо-

го Н. Е. Введенский открыл ряд важнейших физиологических свойств нервов и мышц. Нидерландский ученый В. Эйтховен изобрел струнный гальванометр – прибор, позволивший зарегистрировать электрокардиограмму (ЭКГ). Графическая регистрация биоэлектрических потенциалов послужила основой важнейшего раздела науки – электрофизиологии, важным шагом в развитии которой стало использование электронных усилителей. Советский ученый В. В. Правдич-Неминский впервые зарегистрировал биотоки головного мозга – получил электроэнцефалограмму (ЭЭГ). Этот метод был усовершенствован немецким ученым Г. Бергером. В настоящее время ЭКГ, ЭЭГ, как и графическая запись электрических потенциалов мышц (ЭМГ), нервов и других возбудимых органов и тканей широко применяются в клинике.

Существенной вехой в развитии физиологии было введение метода электрического раздражения органов и тканей (Э. Дюбуа-Реймон, 19 в.). В современной медицине нашли применение электронные стимуляторы, используемые для электрической стимуляции сердца (восстановление нормального ритма и функций), скелетных мышц, участков головного мозга (при помощи вживленных электродов) и т.п.

Язык электрических сигналов – не самый универсальный в организме. Наиболее распространенным является химическое взаимодействие процессов жизнедеятельности. Поэтому возникла область химии, изучающая эти процессы, – физиологическая химия, которая превратилась сегодня в самостоятельную науку – биохимию, изучающую молекулярные механизмы физиологических процессов. В физиологии широко применяются физические методы (биофизика), а также другие методы, заимствованные из других наук. Широко используют метод меченных атомов.

Значительное продвижение вперед в физиологии сегодня связано с использованием радиоэлектронной техники. Разработано огромное количество регистрирующих устройств, которые позволяют записать на осциллографе очень многие физиологические процессы. В ряде приборов используются дополнительные воздействия на организм (ультразвуковые или электромагнитные волны, высокочастотные электрические колебания и т.д.).

3.2. Метод острого эксперимента

С начала зарождения и до 80-х годов 19 в. физиология оставалась наукой аналитической. Она расчленяла организм на отдельные органы и системы и изучала их деятельность изолированно. Основным методическим приемом были эксперименты на изолированных органах или так на-

зываемые острые опыты. При этом, чтобы получить доступ к какому-либо внутреннему органу или системе, нужно было заниматься вивисекцией (живосечением). Мучились животные, нарушался нормальный ход физиологических явлений, нельзя было понять сущность физиологических процессов, протекающих в естественных условиях, в норме, в условиях целостного организма.

3.3. Метод хронического эксперимента

Величайшей заслугой русской науки в истории физиологии стало то, что один из самых талантливых ее представителей, И. П. Павлов, нашел способ, позволявший заглянуть в глубь организма, не нарушая его целостности. Это был метод хронического эксперимента, который заключался в том, что на животном предварительно проводилась сложная операция, позволявшая получить доступ к тому или иному внутреннему органу, прорезывалось «окошечко» в полый орган, вживлялась фистульная трубка или выводился наружу и подшивался к коже проток железы. Сам опыт начинался много дней спустя, когда рана заживала, животное выздоравливало и по характеру течения физиологических процессов практически ничем не отличалось от здорового. Благодаря наложенной фистуле можно было длительно наблюдать течение тех или иных физиологических процессов в естественных условиях поведения.

4. Физиология целостного организма

Павловская методика хронического эксперимента создала принципиально новую науку – физиологию целостного организма, которая смогла выявить влияние внешней среды на физиологические процессы, обнаружить изменения функций различных органов и систем для обеспечения жизни организма в различных условиях.

С появлением современных технических средств исследования процессов жизнедеятельности стало возможным изучать без предварительных хирургических вмешательств функции многих органов не только у животных, но и у человека. Хронический эксперимент как методический прием в ряде разделов физиологии оказался вытесненным современными методами бескровного эксперимента. Но значение методики Павлова и в настоящее время огромно. Созданная И. П. Павловым новая методология позволила развиваться физиологии как синтетической науке с присущим ей системным подходом.

Целостный организм неразрывно связан с окружающей его внешней средой, и поэтому, как писал еще И. М. Сеченов, в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Физиология целостного организма изучает не только внутренние механизмы саморегуляции физиологических процессов, но и механизмы, обеспечивающие непрерывное взаимодействие и неразрывное единство организма с окружающей средой.

Лекция 2

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И ЕЕ ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

1. Основные физиологические категории.
2. Гомеостаз.
3. Нервные и гуморальные механизмы регуляции функций.

1. Основные физиологические категории

Живые организмы представляют собой открытые системы, т.е. неразрывно связанные с внешней средой.

К числу закономерностей, совокупность которых характеризует жизнь, относятся:

- самообновление;
- саморегуляция (авторегуляция);
- самовоспроизведение.

Перечисленные закономерности обуславливают **основные атрибуты жизни** (основные свойства живого организма): обмен веществ, раздражимость (возбудимость), подвижность, размножение, наследственность, поддержание гомеостаза, приспособляемость (адаптивность).

Процесс обмена веществ у всех живых организмов, начиная от самых примитивных и кончая самым сложным – человеческим организмом, является одной из главных основ жизни. Он осуществляется сложнейшими химическими соединениями, которые называются белками. Ф. Энгельс писал, что «жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка».

Происходящие в организме физиологические процессы сводятся, в конечном счете, к обеспечению обмена веществ и его регуляции в соответствии

с потребностями организма, которые определяются условиями его жизни. Для отправления этих функций существуют многочисленные специальные органы, находящиеся в непрерывном и очень сложном взаимодействии.

По словам английского ученого Д. Уолда «самая сложная машина из всех, какие когда-либо создавал человек – ну, скажем, электронный мозг – не более чем детская игрушка по сравнению с самым простым из живых существ». Человек же, как известно, это самое сложное из живых существ. Каждая из ста триллионов клеток организма человека отличается чрезвычайно сложной структурой, способностью к самоорганизации и многостороннему взаимодействию с другими клетками. Клетка же представляет собой лишь одну из сравнительно элементарных подсистем в сложной иерархии систем, формирующих живой организм.

Нормальное функционирование организма и каждого отдельного элемента системы (в т.ч. и каждой клетки) возможно благодаря непрерывному обмену информацией между элементами (и между клетками).

2. Гомеостаз

Внутренняя среда организма, в которой живут все его клетки, – это кровь, лимфа, межтканевая жидкость. Ее характеризует относительное постоянство – гомеостаз различных показателей, т.к. любые ее изменения приводят к нарушению функций клеток и тканей организма, особенно высокоспециализированных клеток центральной нервной системы. К таким постоянным показателям гомеостаза относятся температура внутренних органов тела, сохраняемая в пределах 36 – 37 °С, кислотно-основное равновесие крови, характеризующееся величиной $pH = 7,4 - 7,35$, осмотическое давление крови (7,6 – 7,8 атм), концентрация гемоглобина в крови – 120 – 140 г/л и др.

Гомеостаз представляет собой не статическое явление, а динамическое равновесие. Способность сохранять гомеостаз в условиях постоянного обмена веществ и значительных колебаний факторов внешней среды обеспечивается комплексом регуляторных реакций организма. Эти регуляторные процессы поддержания динамического равновесия получили название гомеокинеза.

Степень сдвига показателей гомеостаза при существенных колебаниях условий внешней среды или при тяжелой работе у большинства людей очень невелика. Например, длительное изменение pH крови всего на 0,1 – 0,2 может привести к смертельному исходу. Однако в общей популяции имеются отдельные индивиды, обладающие способностью переносить

гораздо большие сдвиги показателей внутренней среды. У высококвалифицированных спортсменов-бегунов в результате большого поступления молочной кислоты из скелетных мышц в кровь во время бега на средние и длинные дистанции рН крови может снижаться до величин 7,0 и даже 6,9. Лишь несколько человек в мире оказались способными подняться на высоту порядка 8 800 м над уровнем моря (на вершину Эвереста) без кислородного прибора, т.е. существовать и двигаться в условиях крайнего недостатка кислорода в воздухе и, соответственно, в тканях организма. Эта способность определяется врожденными особенностями человека – так называемой его генетической нормой реакции, которая даже для достаточно постоянных функциональных показателей организма имеет широкие индивидуальные различия.

3. Нервные и гуморальные механизмы регуляции функций

Обмен информацией в живых организмах происходит посредством прямого (контактного) взаимодействия между клетками, в результате транспорта веществ с тканевой жидкостью, лимфой и кровью (гуморальная связь – от лат. *гумор* – жидкость), а также при передаче от клетки к клетке биоэлектрических потенциалов, что представляет самый быстрый способ передачи информации в организме. У многоклеточных организмов развилась специальная система, обеспечивающая восприятие, передачу, хранение, переработку и воспроизведение информации, закодированной в электрических сигналах. Это – нервная система, достигшая у человека наивысшего развития.

Таким образом, **регуляция различных функций у высокоорганизованных животных и человека осуществляется, в основном, двумя путями: гуморальным (через кровь, лимфу и тканевую жидкость) и нервным.**

Возможности гуморальной регуляции ограничены тем, что она действует сравнительно медленно и не может обеспечить срочных ответов организма (быстрых движений, мгновенной реакции на экстренные раздражители). Кроме того, гуморальным путем происходит широкое вовлечение различных органов и тканей в реакцию. В отличие от этого, с помощью нервной системы возможно **быстрое и точное управление** различными отделами целостного организма, доставка сообщений точному адресату.

Оба эти механизма тесно связаны, однако **ведущую роль в регуляции функций играет нервная система.**

Нервная система человека функционирует как сложное кибернетическое устройство, равного которому нет ни в природе, ни в технике. Непре-

рывно получая колоссальный поток информации, поступающий от внутренних органов, сосудов, аппарата движения и из внешней среды – через органы чувств, – она регулирует и согласовывает деятельность всех органов в интересах всего организма в целом. Нервная система регулирует весь режим его внутренней жизни в соответствии с условиями внешней среды.

В регуляции функционального состояния органов и тканей принимают участие особые вещества – **нейропептиды**, выделяемые гипофизом и нейронами спинного и головного мозга. Известно около сотни подобных веществ, которые, не вызывая сами возбуждения клеток, могут заметно изменять их функциональное состояние. Они влияют на сон, процессы обучения и памяти, на мышечный тонус, вызывают обездвижение или обширные судороги мышц, обладают обезболивающим и наркотическим эффектом. Концентрация нейропептидов в крови у спортсменов может превышать средний уровень у нетренированных лиц в 6 – 8 раз, повышая эффективность соревновательной деятельности. Чрезмерные тренировочные занятия вызывают истощение нейропептидов и срыв адаптации спортсмена к физическим нагрузкам.

Лекция 3

ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

1. Биоэлектрическая активность живых клеток. Основные функциональные характеристики возбудимых тканей.
2. Мембранный потенциал. Природа потенциала покоя.
3. Калий-натриевый насос мембраны.
4. Потенциал действия. Ионный механизм возникновения потенциала действия.
5. Проведение возбуждения.

1. Биоэлектрическая активность живых клеток.

Основные функциональные характеристики возбудимых тканей

Чтобы понять природу биоэлектрических явлений, т.е. сигналов, при помощи которых нервная система осуществляет передачу информации, необходимо прежде всего рассмотреть некоторые стороны общей физиологии так называемых **возбудимых тканей**, к которым относятся **нервная, мышечная и железистая** ткань.

Все живые клетки обладают раздражимостью, т.е. способностью под влиянием определенных факторов внешней или внутренней среды, так на-

зываемых раздражителей, переходить из состояния физиологического покоя в состояние активности. Однако термин возбудимые клетки применяются лишь по отношению к нервным, мышечным и секреторным клеткам, способным в ответ на действие раздражителя генерировать электрические потенциалы.

Рассмотрим основные функциональные характеристики возбудимых тканей: возбудимость, проводимость и лабильность.

Возбудимость – свойство возбудимых тканей отвечать на раздражение специфическим процессом возбуждения. Этот процесс включает электрические, ионные, химические и тепловые изменения, а также специфические проявления: в нервных клетках – импульсы возбуждения, в мышечных – сокращение или напряжение, в железистых – выделение определенных веществ (секретов). Для нервной и мышечной ткани характерна также способность передавать активное состояние соседним участкам – т.е. **проводимость** (способность проводить возбуждение).

Возбудимые ткани характеризуются двумя основными нервными процессами – возбуждением и торможением. **Торможение** – это активная задержка процесса возбуждения. Взаимодействие этих двух процессов обеспечивает координацию нервной деятельности в целостном организме.

Различают местное (локальное) возбуждение и распространяющееся. Местное возбуждение представляет незначительные изменения в поверхностной мембране клеток, а распространяющееся – связано с передачей импульса возбуждения вдоль нервной или мышечной ткани. Для измерения возбудимости пользуются определением **порога**, т.е. минимальной величины раздражения, при которой возникает распространяющееся возбуждение. Величина порога зависит от функционального состояния ткани и от особенностей раздражителя, которым может быть любое изменение внешней среды (электрическое, тепловое, механическое и пр.). Чем выше порог, тем ниже возбудимость, и наоборот. Возбудимость может повышаться в процессе выполнения физических упражнений (например, под влиянием разминки, в ходе вработывания) и снижаться при утомлении, развитии перетренированности.

Лабильность – скорость протекания процесса возбуждения в нервной и мышечной тканях (лат. *лабилис* – подвижный). Понятие лабильности, или функциональной подвижности, было выдвинуто Н. Е. Введенским в 1892 г. В качестве одной из мер лабильности Введенский предложил максимальное количество волн возбуждения (электрических потенциалов действия), которое может воспроизводиться тканью в 1 с в соответствии с ритмом раздражения. Лабильность характеризует скоростные свойства

ткани. Она может повышаться под влиянием раздражений, тренировки, особенно у спортсменов при развитии качества быстроты.

Первые данные о существовании биоэлектрических явлений («животное электричество») были получены в конце 18 в. при изучении природы электрического разряда, наносимого некоторыми рыбами при защите и нападении. Итальянский ученый Луиджи Гальвани установил наличие электрических потенциалов в нервной и мышечной тканях. Однако первые прямые измерения потенциалов в живых тканях стали возможны только после изобретения гальванометров. Систематическое исследование потенциалов в мышцах и нервах в состоянии покоя и возбуждения было начато в 1848 г. Э. Дюбуа-Реймоном. Дальнейшие успехи в изучении биоэлектрических явлений были тесно связаны с усовершенствованием техники регистрации быстрых колебаний электрического потенциала (струнные, катодные, шлейфные осциллографы) и методов их отведения от одиночных возбудимых клеток. Качественно новый этап в изучении электрических явлений в живых тканях – 40 – 50 гг. 20 в. С помощью внутриклеточных микроэлектродов удалось произвести прямую регистрацию электрических потенциалов клеточных мембран.

В основе колебаний электрических потенциалов лежат обратимые изменения проницаемости клеточной мембраны для определенных ионов. В свою очередь изменение проницаемости является следствием открывания и закрывания существующих в клеточной мембране ионных каналов под влиянием действующего раздражителя.

Энергия, используемая при генерации электрических потенциалов, запасена в покоящейся клетке в виде градиентов концентраций ионов Na^+ , Ca^{2+} , K^+ , Cl^- по обе стороны поверхностной мембраны. Указанные градиенты создаются и поддерживаются работой специализированных молекулярных устройств, так называемых мембранных ионных насосов. Последние используют для своей работы энергию обмена веществ, выделяющуюся при ферментативном расщеплении универсального клеточного донатора энергии – аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

Изучение электрических потенциалов, сопровождающих процессы возбуждения и торможения в живых тканях, имеет важное значение как для понимания природы этих процессов, так и для выявления характера нарушений деятельности возбудимых клеток при различных видах патологии.

2. Мембранный потенциал. Природа потенциала покоя

Термином «мембранный потенциал» (потенциал покоя) принято называть трансмембранную разность потенциалов, существующую между цитоплазмой и окружающим клетку наружным раствором (между внешней и внутренней поверхностью мембраны). Когда клетка (волокно) находится в состоянии физиологического покоя, ее внутренний потенциал отрицателен по отношению к наружному, условно принимаемому за нуль. У различных клеток мембранный потенциал варьирует от -50 до -90 мВ.

Чтобы измерить потенциал покоя и проследить его изменения, вызываемые тем или иным воздействием на клетку, применяют технику внутриклеточных микроэлектродов.

Как только микроэлектрод прокалывает поверхностную мембрану клетки, луч осциллографа сразу же отклоняется от своего исходного (нулевого) положения, обнаруживая тем самым существование разности потенциалов между поверхностью и содержимым клетки. Дальнейшее продвижение микроэлектрода внутри протоплазмы на положении луча осциллографа не сказывается. Это свидетельствует о том, что потенциал действительно локализуется на клеточной мембране.

Существует множество факторов, меняющих потенциал покоя клеток: приложение электрического тока, изменение ионного состава среды, воздействие токсинов, нарушение кислородного снабжения ткани и т.д. Во всех тех случаях, когда внутренний потенциал уменьшается (становится менее отрицательным), говорят о **деполяризации** мембраны, противоположный сдвиг потенциала (увеличение отрицательного заряда внутренней поверхности клеточной мембраны) называют **гиперполяризацией**.

Природа потенциала покоя. Еще в 1896 г. В. Ю. Чаговец высказал гипотезу об ионном механизме электрических потенциалов в живых клетках. В 1902 г. Ю. Бернштейном была разработана мембранно-ионная теория, которую модифицировали и экспериментально обосновали английские ученые А. Ходжкин, А. Хаксли и Б. Кац (1949 – 1952). Согласно указанной теории **наличие электрических потенциалов в живых клетках обусловлено неравенством концентрации ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- внутри и вне клетки и различной проницаемостью для них поверхностной мембраны.**

Известно, что содержимое нервного волокна богато K^+ и органическими анионами (практически не проникающими через мембрану) и бедно Na^+ и Cl^- . Концентрация K^+ в цитоплазме нервных и мышечных клеток в 40 – 50 раз выше, чем в наружном растворе, и если бы мембрана в покое была проницаема только для этих ионов, то потенциал покоя соответствовал бы равновесному калиевому потенциалу

$$E_{\text{K}} = -97,5 \text{ мВ},$$

рассчитанному по формуле Нернста.

Чтобы понять, каким образом возникает этот потенциал, рассмотрим следующий модельный опыт (рис. 1). Представим сосуд, разделенный искусственной полупроницаемой мембраной. Стенки пор этой мембраны заряжены электроотрицательно, поэтому они пропускают только катионы и непроницаемы для анионов. В обе половины сосуда налит солевой раствор, содержащий ионы K^+ , однако их концентрация в правой части сосуда выше, чем в левой. Вследствие этого концентрационного градиента ионы

K^+ начинают диффундировать из правой половины сосуда в левую, принося туда свой положительный заряд. Это приводит к тому, что непроницающие анионы начинают скапливаться у мембраны в правой половине

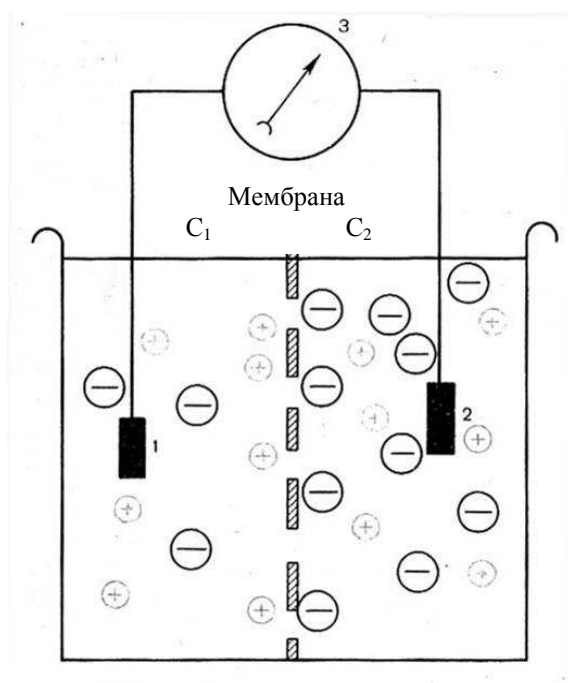


Рис. 1. Возникновение разности потенциалов на искусственной мембране, разделяющей растворы K_2SO_4 разной концентрации (C_1 и C_2)

сосуда. Своим отрицательным зарядом они электростатически будут удерживать K^+ у поверхности мембраны в левой половине сосуда. В результате мембрана поляризуется, и между двумя ее поверхностями создается разность потенциалов, соответствующая равновесному калиевому потенциалу (E_K).

Предположение о том, что в состоянии покоя мембрана нервных и мышечных волокон избирательно проницаема для K^+ , и что именно их диффузия создает потенциал покоя, было подтверждено А. Ходжкиным с сотрудниками в 1962 г. в опытах на изолированных гигантских аксонах кальмара. Из волокна диаметром около 1 мм осторожно выдавливали

цитоплазму и спавшуюся оболочку заполняли искусственным солевым раствором. Когда концентрация K^+ в растворе была близка к внутриклеточной, между внутренней и наружной сторонами мембраны устанавливалась разность потенциалов, близкая к значению нормального потенциала покоя (-50 – -70 мВ), и волокно проводило импульсы. Такие опыты показали, что градиент концентрации K^+ действительно является основным фактором, определяющим величину потенциала покоя нервного волокна. Однако покаяющаяся мембрана проницаема не только для K^+ , но (правда, в значительно меньшей степени) и для Na^+ . Диффузия этих положительно заряженных ионов внутрь клетки уменьшает абсолютную величину внутреннего отрицательного потенциала клетки, создаваемого диффузией K^+ . Поэтому потенциал покоя волокон (-50 – -70 мВ) менее отрицателен, чем рассчитанный по формуле Нернста.

Ионы Cl^- в нервных волокнах не играют существенной роли в образовании потенциала покоя, т.к. проницаемость для них покаяющейся мембраны относительно мала. В отличие от этого в скелетных мышечных волокнах

проницаемость мембраны для ионов хлора сравнима с калиевой, и поэтому диффузия Cl^- внутрь клетки увеличивает значение потенциала покоя.

Таким образом, мембрана в состоянии покоя поляризована, т.е. имеется определенная разность потенциалов по обе стороны мембраны, называемая потенциалом покоя. Она равна для нейрона примерно -70 мВ, для мышечного волокна – -90 мВ.

3. Калий-натриевый мембраны

Несмотря на то что потоки K^+ и Na^+ через мембрану в покое малы, разность концентраций этих ионов внутри клетки и вне ее должна была бы в конечном итоге выровняться, если бы в клеточной мембране не существовало особого молекулярного устройства – калий-натриевого насоса, которое обеспечивает выведение (выкачивание) из цитоплазмы проникающих в нее Na^+ и введение (нагнетание) в цитоплазму K^+ (рис. 2).

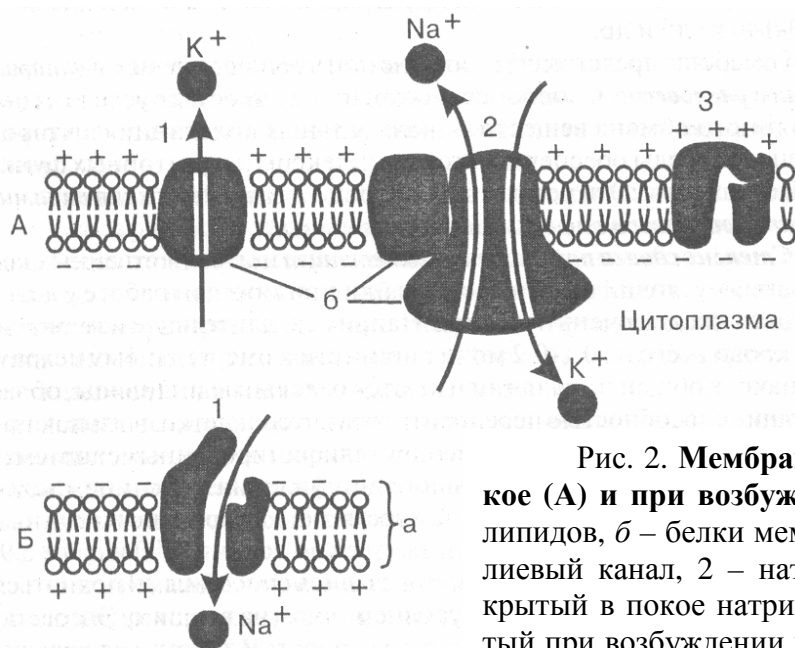


Рис. 2. Мембрана возбудимых клеток в покое (А) и при возбуждении (Б): *a* – двойной слой липидов, *b* – белки мембраны. На А: 1 – ионный калиевый канал, 2 – натрий-калиевый насос, 3 – закрытый в покое натриевый канал. На Б: 1 – открытый при возбуждении натриевый канал, 2 – вхождение ионов натрия в клетку и смена зарядов на наружной и внутренней стороне мембраны

Натриевый насос перемещает K^+ и Na^+ против их концентрационных градиентов, т.е. совершает определенную работу. Непосредственным источником энергии для этой работы является богатое энергией (макроэргическое) соединение – аденозинтрифосфат (АТФ), являющееся универсальным источником энергии живых клеток. Расщепление АТФ производится ферментом АТФ-азой, локализованной в поверхностной мембране клетки.

Роль АТФ в механизме активного транспорта Na^+ и K^+ прямо доказана в опытах на гигантских нервных волокнах кальмара. Было установлено, что путем введения внутрь волокна АТФ можно временно восстановить работу калий-натриевого насоса, нарушенную ингибитором дыхательных ферментов цианидом.

Первоначально полагали, что натриевый насос электронейтрален, т.е. число обмениваемых ионов Na^+ и K^+ равно. В дальнейшем выяснилось, что на каждые три иона натрия, выводимые из клетки, в клетку поступает только два иона калия. Это означает, что калий-натриевый насос электрогенен: **он создает на мембране разность потенциалов, суммирующуюся с потенциалом покоя.**

Таким образом, в формировании потенциала покоя натриевый насос играет двоякую роль:

- создает и поддерживает трансмембранный градиент концентраций Na^+ и K^+ ;
- генерирует разность потенциалов, суммирующуюся с потенциалом, создаваемым диффузией K^+ по концентрационному градиенту.

4. Потенциал действия.

Ионный механизм возникновения потенциала действия

Потенциалом действия (ПД) называют быстрое колебание мембранного потенциала, возникающее при возбуждении нервных, мышечных и некоторых других клеток. В его основе лежат изменения ионной проницаемости мембраны. Амплитуда ПД мало зависит от силы вызывающего его раздражителя, важно лишь, чтобы эта сила была не меньше некоторой критической величины, которая называется **порогом раздражения**. Возникнув в месте раздражения, ПД распространяется вдоль нервного или мышечного волокна, не изменяя своей амплитуды.

В естественных условиях ПД генерируются в нервных волокнах при раздражении рецепторов или возбуждении нервных клеток. **Распространение ПД по нервным волокнам обеспечивает передачу информации в нервной системе.** Достигнув нервных окончаний, ПД вызывают секрецию химических веществ (медиаторов), обеспечивающих передачу сигнала на мышечные или нервные клетки. В мышечных клетках ПД инициируют цепь процессов, вызывающих сократительный акт. Ионы, проникающие в цитоплазму во время генерации ПД, оказывают регулирующее влияние на метаболизм клетки и, в частности, на процессы синтеза белков, составляющих ионные каналы и ионные насосы.

В ПД выделяют следующие фазы (рис. 3):

- деполяризации;
- реполяризации.

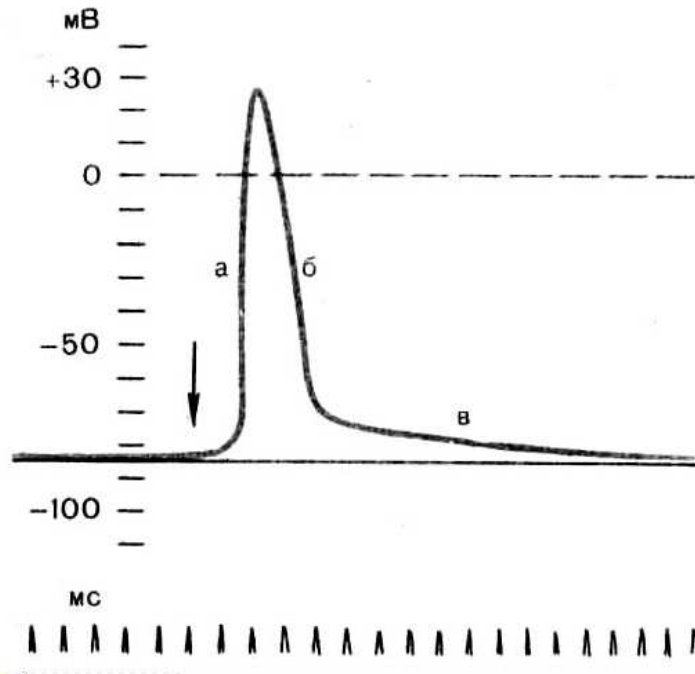


Рис. 3. Потенциал действия скелетного мышечного волокна, зарегистрированный с помощью внутриклеточного микроэлектрода: а – фаза деполяризации, б – фаза реполяризации, в – фаза следовой деполяризации (отрицательный следовой потенциал). Момент нанесения раздражения показан стрелкой

Установлено, что во время восходящей фазы (фазы деполяризации) происходит не просто исчезновение потенциала покоя (как это первоначально предполагали), а возникает разность потенциалов обратного знака: внутреннее содержимое клетки становится заряженным положительно по отношению к наружной среде, иными словами, происходит **реверсия мембранного потенциала**. Во время нисходящей фазы (фазы реполяризации) мембранный потенциал возвращается к своему исходному значению. Если рассмотреть пример записи ПД в скелетном мышечном волокне лягушки (см. рис. 3), то видно, что в момент достижения пика мембранный потенциал составляет +30 – +40 мВ. Длительность пика ПД у различных нервных и мышечных волокон варьирует от 0,5 до 3 мс, причем фаза реполяризации продолжительнее фазы деполяризации.

Изменения мембранного потенциала, следующие за пиком потенциала действия, называют **следовыми потенциалами**. Различают два вида следовых потенциалов – следовую деполяризацию и следовую гиперполяризацию.

Ионный механизм возникновения ПД. Как отмечалось, в состоянии покоя проницаемость мембраны для калия превышает ее проницаемость для натрия. Вследствие этого поток K^+ из цитоплазмы во внешний раствор превышает противоположно направленный поток Na^+ . Поэтому наружная сторона мембраны в покое имеет положительный потенциал по отношению к внутренней.

При действии на клетку раздражителя проницаемость мембраны для Na^+ резко повышается и становится примерно в 20 раз больше проницаемости для K^+ . Поэтому поток Na^+ из внешнего раствора в цитоплазму начинает превышать направленный наружу калиевый ток. Это приводит к изменению знака (реверсии) мембранного потенциала: внутренняя сторона мембраны в месте возбуждения становится заряженной положительно по отношению к ее наружной поверхности. Указанное изменение мембранного потенциала соответствует восходящей фазе ПД (**фазе деполяризации**).

Повышение проницаемости мембраны для Na^+ продолжается лишь очень короткое время. Вслед за этим проницаемость мембраны для Na^+ вновь понижается, а для K^+ возрастает. Процесс, ведущий к понижению ранее увеличенной натриевой проницаемости мембраны, назван **натриевой инактивацией**. В результате инактивации поток Na^+ внутрь цитоплазмы резко ослабляется. Увеличение же калиевой проницаемости вызывает усиление потока K^+ из цитоплазмы во внешний раствор. В итоге этих двух процессов и происходит реполяризация мембраны: внутреннее содержимое клетки вновь приобретает отрицательный заряд по отношению к наружной стороне мембраны. Этому изменению потенциала соответствует нисходящая фаза ПД (**фаза реполяризации**). Опыты на гигантских нервных волокнах кальмара позволили получить подтверждение правильности натриевой теории возникновения ПД.

ПД возникает при деполяризации поверхностной мембраны. Небольшие величины деполяризации приводят к открыванию части натриевых каналов и незначительному проникновению ионов Na внутрь клетки. Эти реакции являются подпороговыми и вызывают лишь местные изменения на мембране (**локальный ответ**). При увеличении силы раздражения, когда достигнут порог возбудимости, изменения мембранного потенциала достигают **критического уровня деполяризации (КУД)**. Например, величина потенциала покоя равна -70 мВ, КУД = -50 мВ. Чтобы вызвать возбуждение, надо деполяризовать мембрану до -50 мВ, т.е. на -20 мВ снизить ее исходный потенциал покоя. Только при достижении КУД наблюдается резкое изменение мембранного потенциала, которое регистрируется в виде ПД. Таким образом, **основное условие возникновения потенциала действия** –

это снижение мембранного потенциала до критического уровня депolarизации.

В основе рассмотренных изменений ионной проницаемости мембраны при генерации ПД лежат процессы открывания и закрывания специализированных ионных каналов в мембране, обладающих двумя важнейшими свойствами:

- избирательностью (селективностью) по отношению к определенным ионам;
- электровозбудимостью, т.е. способностью открываться и закрываться в ответ на изменения мембранного потенциала.

Так же как ионные насосы, ионные каналы образованы макромолекулами белков, пронизывающими липидный бислой мембраны.

Активный и пассивный ионный транспорт. В процессе восстановления после ПД работа калий-натриевого насоса обеспечивает «откачку» излишних ионов натрия наружу и «накачивание» потерянных ионов калия внутрь, благодаря чему нарушенное при возбуждении неравенство концентраций Na^+ и K^+ по обе стороны мембраны восстанавливается. На работу этого механизма тратится около 70 % необходимой клетке энергии.

Таким образом, в живой клетке существует две системы движения ионов через мембрану.

Один из них осуществляется по градиенту концентрации ионов и не требует затраты энергии (**пассивный ионный транспорт**). Он ответствен за возникновение потенциала покоя и ПД и ведет в конечном итоге к выравниванию концентрации ионов по обе стороны клеточной мембраны.

Второй осуществляется против концентрационного градиента. Он состоит в «выкачивании» ионов натрия из цитоплазмы и «нагнетании» ионов калия внутрь клетки. Этот тип ионного транспорта возможен лишь при условии затраты энергии обмена веществ. Его называют **активным ионным транспортом**. Он ответствен за поддержание постоянства разности концентраций ионов между цитоплазмой и омывающей клетку жидкостью. Активный транспорт – результат работы натриевого насоса, благодаря которому восстанавливается исходная разность ионных концентраций, нарушающаяся при каждой вспышке возбуждения.

5. Проведение возбуждения

Нервный импульс (потенциал действия) обладает способностью распространяться вдоль по нервным и мышечным волокнам.

В нервном волокне потенциал действия является очень сильным раздражителем для соседних участков волокна. Амплитуда потенциала действия обычно в 5 – 6 раз превышает пороговую величину деполяризации. Это обеспечивает высокую скорость и надежность проведения.

Между зоной возбуждения (имеющей на поверхности волокна отрицательный заряд и на внутренней стороне мембраны – положительный) и соседним невозбужденным участком мембраны нервного волокна (с обратным соотношением зарядов) возникают электрические токи – так называемые **местные токи**. В результате развивается деполяризация соседнего участка, увеличение его ионной проницаемости и появление потенциала действия. В исходной же зоне возбуждения восстанавливается потенциал покоя. Затем возбуждением охватывается следующий участок мембраны и т.д. Таким образом, **с помощью местных токов происходит** распространение возбуждения на соседние участки нервного волокна, т.е. **проведение нервного импульса**. По мере проведения **амплитуда потенциала действия не уменьшается**, т.е. возбуждение не затухает даже при большой длине нерва.

В процессе эволюции с переходом от безмякотных нервных волокон к мякотным (покрытым миелиновой оболочкой) произошло существенное повышение скорости проведения нервного импульса. Для безмякотных волокон характерно непрерывное проведение возбуждения, которое охватывает последовательно каждый соседний участок нерва. Мякотные же нервы почти полностью покрыты изолирующей миелиновой оболочкой. Ионные токи в них могут проходить только в оголенных участках мембраны – перехватах Ранвье, лишенных этой оболочки. При проведении нервного импульса потенциал действия перескакивает от одного перехвата к другому и может охватывать даже несколько перехватов. Такое проведение получило название **сальтоторного** (лат. *сальто* – прыжок). При этом повышается не только скорость, но и экономичность проведения. Возбуждение захватывает не всю поверхность мембраны волокна, а лишь небольшую ее часть. Следовательно, меньше энергии тратится на активный транспорт ионов через мембрану при возбуждении и в процессе восстановления.

Скорость проведения в разных волокнах различна. Более толстые нервные волокна проводят возбуждение с большей скоростью: у них расстояния между перехватами Ранвье больше и длиннее скачки. Наибольшую скорость проведения имеют двигательные и проприоцептивные афферентные нервные волокна – до 100 м/с. В тонких симпатических нерв-

ных волокнах (особенно в немиелинизированных волокнах) скорость проведения мала – порядка 0,5 – 15 м/с.

Во время развития потенциала действия мембрана полностью теряет возбудимость. Это состояние называют полной невозбудимостью, или **абсолютной рефрактерностью**. За ним следует **относительная рефрактерность**, когда потенциал действия может возникать лишь при очень сильном раздражении. Постепенно возбудимость восстанавливается до исходного уровня.

Законы проведения возбуждения в нервах:

1. Проведение импульсов возможно лишь при условии анатомической и физиологической целостности волокна.
2. Двустороннее проведение: при раздражении нервного волокна возбуждение распространяется по нему и в центробежном, и в центростремительном направлениях.
3. Изолированное проведение: в периферическом нерве импульсы распространяются по каждому волокну изолированно, т.е. не переходя с одного волокна на другое и оказывая действие только на те клетки, с которыми контактируют окончания данного нервного волокна.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Что изучает физиология?
2. С какими науками тесно связана физиология?
3. Расскажите о связи физиологии и медицины.
4. Какую роль в развитии физиологии сыграли труды древнеримского врача Клавдия Галена?
5. Кто является основоположником современной экспериментальной физиологии? Какое выдающееся научное открытие он сделал?
6. Назовите ученых 17 – 18 вв., которые внесли вклад в развитие физиологии.
7. Какова роль русских и советских ученых в развитии физиологии?
8. Перечислите основные методы физиологических исследований.
9. Опишите преимущества метода хронического эксперимента.
10. Что изучает физиология целостного организма?
11. Назовите основные закономерности, характеризующие жизнь.
12. Что Вы понимаете под:
 - самообновлением;
 - саморегуляцией;
 - самовоспроизведением организмов?
13. Дайте определение гомеостаза.

14. Назовите основные пути регуляции различных функций у высокоорганизованных животных и человека.
15. Кем и когда было открыто «животное электричество»?
16. Какие ткани относятся к возбудимым? Почему они так называются?
17. Назовите основные функциональные характеристики возбудимых тканей.
18. Что называют порогом возбудимости?
19. От каких факторов зависит величина порога?
20. Что такое лабильность? Кем было выдвинуто понятие лабильности, какие свойства возбудимых тканей оно характеризует?
21. Что называют мембранным потенциалом (потенциалом покоя)?
22. Чем обусловлено наличие электрических потенциалов в живых клетках?
23. В каких случаях говорят о деполяризации (или гиперполяризации) клеточной мембраны?
24. Какую роль в формировании потенциала покоя играет калий-натриевый насос мембраны?
25. Что называют потенциалом действия? Какова его роль в нервной системе?
26. Что лежит в основе возникновения потенциала действия?
27. Охарактеризуйте фазы потенциала действия.
28. Что называют реверсией мембранного потенциала?
29. Опишите ионный механизм возникновения потенциала действия.
30. Что понимают под натриевой инактивацией?
31. Что такое критический уровень деполяризации?
32. Какими свойствами обладают ионные каналы клеточной мембраны?
33. Охарактеризуйте два типа ионного транспорта в клетке:
 - пассивный;
 - активный.

Модуль 1

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦНС

Лекция 4

НЕРВНАЯ СИСТЕМА. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ ЦНС

1. Структура и функции ЦНС. Функции нейронов.
2. Нейрон как основная структурная и функциональная единица ЦНС.
3. Типы нейронов.
4. Рефлекторная деятельность ЦНС. Объединение нейронов в нервные центры.

1. Структура и функции ЦНС. Функции нейронов

Мы уже неоднократно говорили о том, что главную регуляторную функцию в организме высших животных и человека осуществляет нервная система.

Нервную систему подразделяют на периферическую (нервные волокна и узлы) и центральную. К центральной нервной системе (ЦНС) относят спинной и головной мозг.

Основными функциями ЦНС являются:

- объединение всех частей организма в единое целое и их регуляция;
- управление состоянием и поведением организма в соответствии с условиями внешней среды и его потребностями.

Все важнейшие поведенческие реакции человека осуществляются с помощью ЦНС.

Таким образом, **ЦНС координирует деятельность всех органов и систем, обеспечивает эффективное приспособление организма к изменениям окружающей среды, формирует целенаправленное поведение.**

Эти сложнейшие и жизненно важные задачи решаются с помощью нервных клеток (нейронов) – основных структурных элементов ЦНС, специализированных на **восприятии (рецепторная функция нейронов), обработке (интегративная функция) и передаче информации на другие нейроны или рабочие органы (эффекторная функция)** и объединенных в специфически организованные нейронные цепи и центры, составляющие различные функциональные системы мозга.

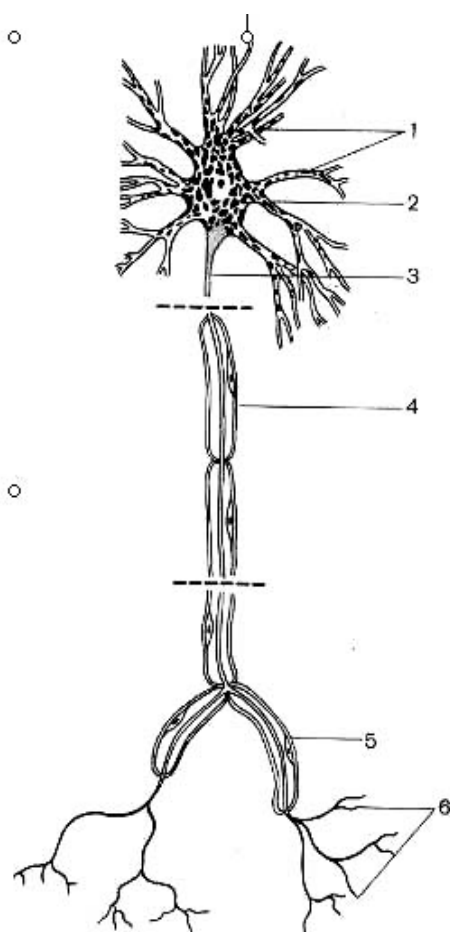
У высших животных и человека ведущим отделом ЦНС является кора больших полушарий. Она управляет наиболее сложными функциями в жизнедеятельности человека – психическими процессами (сознанием, мышлением, речью, памятью и др.).

Объединение нервных клеток осуществляется с помощью **синаптических** соединений, важнейшей функцией которых является обеспечение перехода электрических сигналов с одного нейрона на другой.

Таким образом, в основе современного представления о структуре и функциях ЦНС лежит нейронная теория, рассматривающая мозг как результат функционального объединения отдельных клеточных элементов – **нейронов**.

Большую роль в развитии нейронной теории сыграли исследования испанского нейрогистолога Р. Кахала и английского физиолога Ч. Шеррингтона. Окончательно структура нервных клеток была изучена с помощью электронного микроскопа.

2. Нейрон как основная структурная и функциональная единица ЦНС



Нервная система построена из двух типов клеток: нервных и глиальных, причем число последних в 8 – 9 раз превышает число нервных. Однако именно нейроны обеспечивают все многообразие процессов, связанных с передачей и обработкой информации. Глия представляет собой особый вид соединительной ткани. Она выполняет опорную, защитную роль в ЦНС и участвует в обеспечении питания нервных клеток.

В каждой нервной клетке выделяют четыре основных элемента: **тело (или сому), дендриты, аксон и пресинаптическое окончание аксона** (рис. 4).

Каждый из этих элементов выполняет определенную функцию.

Рис. 4. Нервная клетка (схема):

1 – дендриты; 2 – тело клетки; 3 – аксонный холмик; 4 – аксон; 5 – коллатераль аксона; 6 – пресинаптические окончания аксона

В теле нейрона происходит основной синтез макромолекул, которые затем могут транспортироваться в дендриты и аксон. Мембрана тела нейрона покрыта синапсами, и поэтому сома играет важную роль в восприятии и интеграции сигналов, поступающих от других нейронов. **Здесь происходят основные процессы переработки информации.**

От тела клетки берут начало **дендриты и аксон**. В большинстве случаев дендриты сильно разветвляются, из-за чего их суммарная поверхность значительно превосходит поверхность тела клетки. Это создает условия для размещения на дендритах большого числа синапсов. Таким образом, **именно дендритам принадлежит ведущая роль в восприятии нейроном информации.** Мембрана дендритов, как и мембрана тела нейронов, содержит значительное число белковых молекул, выполняющих функцию химических рецепторов, обладающих специфической чувствительностью к определенным химическим веществам (медиаторам).

Основной функцией **аксона** является **проведение нервного импульса – потенциала действия**. Способность ПД распространяться без ослабления обеспечивает эффективное проведение сигнала по всей длине аксона, которая у некоторых нейронов достигает полутора метров. Таким образом, **основная задача аксона – проводить сигналы на большие расстояния, связывая нейроны друг с другом и с исполнительными органами.**

Особенно высокой возбудимостью обладает начальная часть аксона и расширение в месте его выхода из тела клетки – **аксонный холмик** нейрона. Именно в этом сегменте клетки возникает нервный импульс.

Окончание аксона специализировано на передаче сигнала на другие нейроны (или клетки исполнительных органов). В нем содержатся специальные органеллы: **синаптические пузырьки**, или **везикулы**, содержащие химические медиаторы. Мембрана пресинаптических окончаний аксона в отличие от самого аксона снабжена специфическими рецепторами, способными реагировать на различные медиаторы.

3. Типы нейронов

Количество отростков, выходящих из тела нейрона, может значительно варьировать. В зависимости от этого различают **уни-, би- и мультиполярные нейроны**.

В зависимости от выполняемых функций нейроны подразделяются на три основных типа: **афферентные, эфферентные и промежуточные**.

Афферентные нейроны (чувствительные, или центростремительные) передают информацию от рецепторов в ЦНС. Тела этих нейронов расположены вне ЦНС – в спинномозговых узлах и в узлах черепных нервов. Афферентные нейроны имеют длинный отросток – дендрит, который контактирует на периферии с воспринимающим образованием – рецептором или сам образует рецептор, а также второй отросток – аксон, входящий через задние рога в спинной мозг.

Эфферентные нейроны (центробежные) связаны с передачей нисходящих влияний от вышележащих этажей нервной системы к нижележащим или из ЦНС к рабочим органам. Для эфферентных нейронов характерны разветвленная сеть коротких отростков – дендритов и один длинный отросток – аксон.

Промежуточные нейроны (интернейроны, или вставочные) – это, как правило, более мелкие клетки, осуществляющие связь между различными (в частности, афферентными и эфферентными) нейронами. Они передают нервные влияния в горизонтальном направлении (например, в пределах одного сегмента спинного мозга) и в вертикальном (например, из одного сегмента спинного мозга в другие – выше или ниже лежащие сегменты). Благодаря многочисленным разветвлениям аксона промежуточные нейроны могут одновременно возбуждать большое число других нейронов.

4. Рефлекторная деятельность ЦНС. Объединение нейронов в нервные центры

Взаимодействие нервных клеток составляет основу целенаправленной деятельности нервной системы и прежде всего осуществления рефлекторных актов. Как уже было сказано, принцип рефлекторной деятельности нервной системы был выдвинут еще в 17 в. французским философом и математиком Р. Декартом. Сам термин «рефлекс» был предложен в 18 в. чешским физиологом Й. Прохазкой.

Рефлекс – это ответная реакция организма на действие внешнего или внутреннего раздражителя при обязательном участии ЦНС. **Морфологической основой таких реакций является рефлекторная дуга (нервный путь рефлекса)**, включающая пять звеньев:

- рецептор – специализированное образование, воспринимающее определенный вид воздействий внешней или внутренней среды;
- афферентный (чувствительный) нейрон (или нейроны), проводящий сигнал, возникающий в рецепторе, в нервный центр;

- вставочный нейрон (или нейроны), представляющий собой центральную часть рефлекторной дуги (или нервный центр) указанного рефлекса;
- эфферентный нейрон, по аксону которого сигнал доходит до эффектора;
- эффектор (рабочий орган), отвечающий на раздражение, – мышца или железа.

Таким образом, рефлекторная дуга состоит из афферентной, центральной и эфферентной частей, связанных между собой с помощью синаптических соединений.

Поскольку возникновение афферентных импульсов связано с активацией специфических рецепторов, **совокупность рецепторов, раздражение которых вызывает определенный рефлекс, называют рецептивным полем рефлекса.**

Следует отметить, что раздражение одних и тех же рецепторов не всегда вызывает один и тот же тип рефлекторного ответа, а могут отмечаться различные рефлексы в зависимости от того, к каким центральным структурам импульсы поступают по первичным афферентным нейронам.

Наиболее простые рефлекторные дуги включают всего две нервные клетки, однако множество рефлекторных дуг в организме состоят из значительного количества разнообразных нейронов, расположенных в различных отделах ЦНС. Выполняя ответные реакции, нервные центры посылают команды к рабочему органу (например, скелетной мышце) через эфферентные пути, которые играют роль так называемых каналов прямой связи. В свою очередь, в ходе осуществления рефлекторного ответа или после него рецепторы, находящиеся в рабочем органе, и другие рецепторы тела посылают в ЦНС информацию о результате действия. Афферентные пути этих сообщений – каналы обратной связи. Полученная информация используется нервными центрами для управления дальнейшими действиями, т.е. прекращением рефлекторной реакции, ее продолжением или изменением. Следовательно, основу целостной рефлекторной деятельности составляет не отдельная рефлекторная дуга, а замкнутое рефлекторное кольцо, образованное прямыми и обратными связями нервных центров с периферией.

Сложность и многообразие задач, выполняемых нервной системой, приводит к высокой специализации отдельных нейронов, и не только отдельных нейронов, но и нейронных объединений – нервных центров, деятельность которых связана с осуществлением различных функций.

Таким образом, **нервным центром называют совокупность нервных клеток, необходимых для осуществления какой-либо функции.**

Функционирование ЦНС в целом осуществляется благодаря деятельности значительного числа таких центров, объединенных с помощью синаптических контактов.

В соответствии с выполняемой функцией можно выделить различные чувствительные центры, двигательные центры, центры вегетативных функций и т.д. Например, в продолговатом мозге находится дыхательный центр, сосудодвигательный центр и т.д.

Лекция 5

МЕХАНИЗМЫ СВЯЗИ МЕЖДУ НЕЙРОНАМИ

1. Структура и функции синапсов. Возбуждающие и тормозные синапсы.
2. Особенности проведения возбуждения в ЦНС (через нервные центры).

1. Структура и функции синапсов.

Возбуждающие и тормозные синапсы

Взаимодействие нейронов между собой (и с эффекторными органами) происходит через специальные образования – синапсы (греч. – *контакт*). Они образуются, в основном, концевыми разветвлениями нейрона на теле или 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. Особенно много синапсов в высших отделах нервной системы и именно у нейронов с наиболее сложными функциями.

Синапс – морфофункциональное образование ЦНС, которое обеспечивает передачу сигнала с нейрона на другой нейрон или с нейрона на эффекторную клетку (мышечное волокно, секреторную клетку).

Синапсы классифицируют:

- по конечному эффекту (по характеру воздействия на последующую нервную клетку) – **тормозные и возбуждающие**;
- по механизму передачи сигнала – **электрические** (посредством ионов), **химические** (посредством медиаторов), **смешанные**.

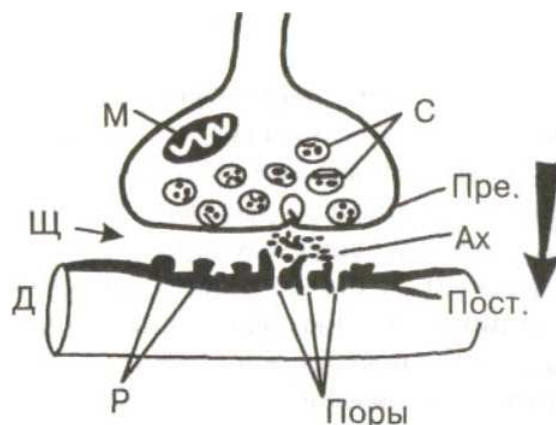
В структуре синапса различают три элемента (рис. 5):

- пресинаптическую мембрану, образованную утолщением мембраны конечной веточки аксона;

- синаптическую щель между нейронами;
- постсинаптическую мембрану – утолщение прилегающей поверхности следующего нейрона.

Рис. 5. Схема синапса:

Пре. – пресинаптическая мембрана, Пост. – постсинаптическая мембрана, С – синаптические пузырьки, Щ – синаптическая щель, М – митохондрии, Ах – ацетилхолин, Р – рецепторы и поры (Поры) дендрита (Д) следующего нейрона; стрелка – одностороннее проведение возбуждения



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 (в некоторых клетках спинного мозга, в вегетативных узлах), норадреналин (в окончаниях симпатических нервных волокон, в гипоталамусе), некоторые аминокислоты и другие вещества. Приходящие в окончания аксона нервные импульсы вызывают опорожнение синаптических пузырьков и выведение медиатора в синаптическую щель.

В возбуждающих синапсах медиаторы (например, ацетилхолин) связываются со специфическими макромолекулами постсинаптической мембраны и вызывают ее деполяризацию. Эта деполяризация получила определенное название: **возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП)**. Для возбуждения нейрона необходимо, чтобы ВПСП достиг КУД. Для этого величина деполяризационного сдвига мембранного потенциала должна составлять не менее 10 мВ. Действие медиатора очень кратковременно (1 – 2 мс), после чего он или расщепляется на неэффективные компоненты (например, ацетилхолин расщепляется ферментом холинэстеразой на холин и уксусную кислоту), или поглощается обратно пресинаптическими окончаниями (например, норадреналин).

В тормозящих синапсах содержатся тормозные медиаторы (например, гамма-аминомасляная кислота). Их действие на постсинаптическую мембрану вызывает усиление выхода ионов калия из клетки, что приводит к гиперполяризации мембраны – регистрируется **тормозящий постсинап-**

тический потенциал (ТПСП). В результате нервная клетка оказывается заторможенной. Возбудить ее труднее, чем в исходном состоянии. Для этого понадобится более сильное раздражение, чтобы достичь критического уровня деполяризации.

На мембране тела и дендритов нервной клетки находятся как возбуждающие, так и тормозящие синапсы.

При одновременном влиянии как возбуждающих, так и тормозящих синапсов происходит алгебраическое суммирование (т.е. взаимное вычитание) их эффектов. При этом **возбуждение нейрона возникнет лишь в том случае, если сумма возбуждающих постсинаптических потенциалов окажется больше суммы тормозящих.** Это превышение должно составлять определенную пороговую величину (около 10 мВ). Только в этом случае появляется потенциал действия клетки. Следует отметить, что, 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 передача его на следующий нейрон или рабочий орган, т.е. осуществляется эффекторная функция нейрона. **Нервный импульс является основным средством связи между**

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

2. Особенности проведения возбуждения в ЦНС (через нервные центры)

Свойства нервных центров в значительной мере связаны с особенностями проведения нервных импульсов через синапсы, связывающие различные нервные клетки.

Нервным центром, как было сказано выше, называют совокупность нервных клеток, необходимых для осуществления какой-либо функции. Эти центры отвечают соответствующими рефлекторными реакциями 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 (гуморальные влияния). В целостном организме имеется строгое согласование – координация их деятельности.

Проведение возбуждения в ЦНС имеет некоторые особенности.

1. **Одностороннее проведение возбуждения.** Проведение волны возбуждения от одного нейрона к другому через синапс происходит в большинстве нервных клеток химическим путем – с помощью медиатора, а медиатор содержится лишь в пресинаптической части синапса и отсутствует в постсинаптической мембране. Поэтому **проведение нервных влияний возможно лишь 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 или вегетативным нейронам.

2. Большое значение в деятельности нервной системы имеет другая особенность проведения возбуждения через синапсы – **замедленное проведение.** Затрата времени на процессы, происходящие от момента подхода нервного импульса к пресинаптической мембране до появления в постсинаптической мембране потенциалов, называется **синаптической задержкой.** В большинстве центральных нейронов она составляет около 0,3 мс. После этого требуется еще время на развитие возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) и потенциала действия. Весь процесс передачи нервного импульса (от потенциала действия одной клетки до потенциала действия следующей клетки) через один синапс занимает примерно 1,5 мс. При утомлении, охлаждении и ряде других воздействий длительность синаптической задержки возрастает. Если же для осуществления какой-либо реакции требуется участие большого числа нейронов (многих сотен и даже тысяч), то суммарная величина задержки проведения по нервным центрам может составить десятые доли секунды и даже целые секунды.

При рефлекторной деятельности общее время от момента нанесения внешнего раздражения до появления ответной реакции организма — так называемое скрытое, или латентное, время рефлекса определяется в основном длительностью проведения через синапсы. *Величина латентного времени рефлекса служит важным показателем функционального состояния нервных центров. Измерение латентного времени простой двигательной реакции человека на внешний сигнал широко используется в практике для оценки функционального состояния ЦНС.*

3. **Суммация возбуждения.** В ответ на одиночную афферентную волну, идущую от рецепторов к нейронам, в пресинаптической части синапса освобождается небольшое количество медиатора. При этом в постсинап-

тической мембране нейрона обычно возникает ВПСП – небольшая местная деполяризация. Для того чтобы общая по всей мембране нейрона величина ВПСП достигала критического уровня возникновения потенциала действия, требуется суммация на мембране клетки многих подпороговых ВПСП. Лишь в результате такой суммации возбуждения возникает ответ нейрона. Различают **пространственную** и **временную суммацию** (рис. 6).

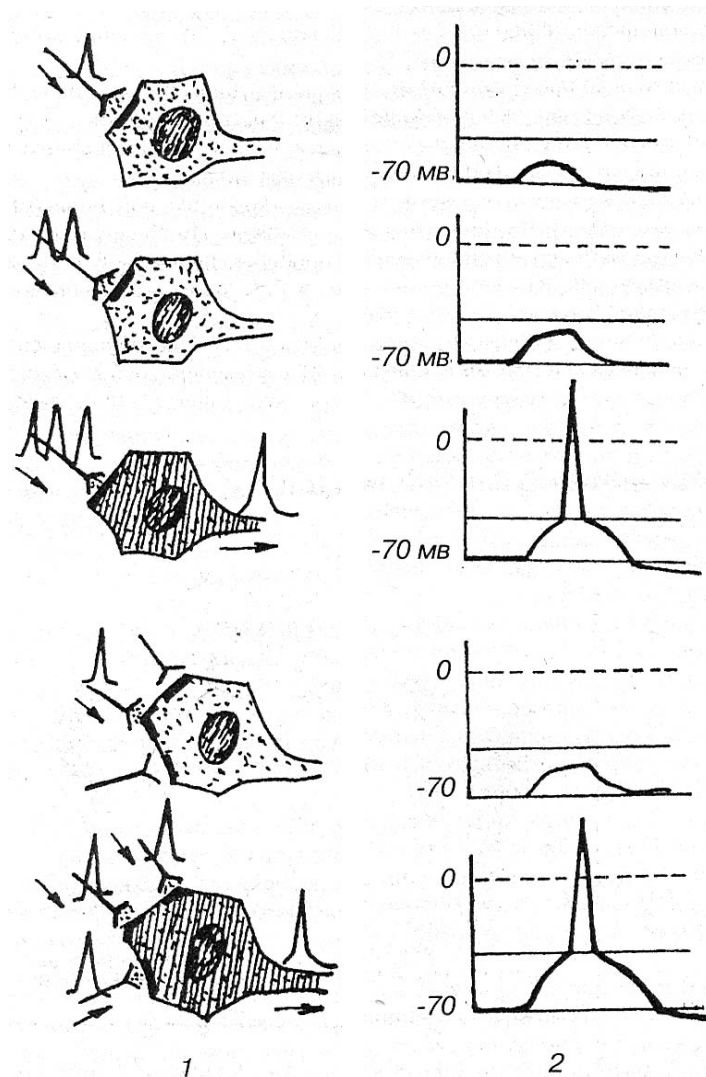


Рис. 6. **Временная и пространственная суммация на уровне нейрона:**
 1 – приход импульсов к нервной клетке; 2 – формирование биопотенциала

Пространственная суммация наблюдается в случае одновременного поступления нескольких импульсов в один и тот же нейрон по разным нервным волокнам. Возбуждения, приходящие в точку В, А, С нейрона (даже если они подпороговые) при одновременном появлении у данного

нейрона могут привести к его возбуждению при условии, что суммированный ВПСП достигает КУД.

Временная суммация происходит при активации одного и того же афферентного пути серией последовательных раздражений. Если с определенным интервалом к нейрону в точку А приходят импульсы, они вызывают в этой области генерацию ВПСП. Если эти ВПСП не достигают критического уровня деполяризации, то ПД не возникает. Если же частота следования импульсов достаточно большая и ВПСП нейрона от предыдущих раздражений не успевают затухать, то последующие ВПСП накладываются друг на друга, пока деполяризация мембраны нейрона не достигнет критического уровня для возникновения потенциала действия. Т.е. в этом месте происходит **суммация ВПСП**, при достижении ВПСП КУД возникает потенциал действия, нейрон возбуждается.

Таким способом даже слабые раздражения через некоторое время могут вызывать ответные реакции организма, например, чихания и кашля в ответ на слабые раздражения слизистой оболочки дыхательных путей.

4. Трансформация и усвоение ритма. Характер ответного разряда нейрона зависит не только от свойств раздражителя, но и от функционального состояния самого нейрона (его мембранного заряда, возбудимости, лабильности). **Нервные клетки обладают свойством изменять частоту передающихся импульсов, т.е. свойством трансформации ритма.**

При высокой возбудимости нейрона (например, после приема кофеина) может возникать **учащение импульсации** (мультипликация ритма), а при низкой возбудимости (например, при утомлении) происходит **урежение ритма**, т.к. несколько приходящих импульсов должны суммироваться, чтобы наконец достичь порога возникновения потенциала действия. Эти изменения частоты импульсации могут усиливать или ослаблять ответные реакции организма на внешние раздражения.

При ритмических раздражениях активность нейрона может настроиться на ритм приходящих импульсов, т.е. наблюдается явление **усвоения ритма** (А. А. Ухтомский, 1928). Развитие усвоения ритма обеспечивает синхронизацию активности многих нервных центров при управлении сложными двигательными актами, особенно это важно для поддержания темпа циклических упражнений.

5. Следовые процессы. После окончания действия раздражителя активное состояние нервной клетки или нервного центра обычно продолжается еще некоторое время. Длительность следовых процессов различна:

небольшая в спинном мозге (несколько секунд или минут), значительно больше в центрах головного мозга (десятки минут, часы или даже дни) и очень большая в коре больших полушарий (до нескольких десятков лет).

Поддерживать явное и кратковременное состояние возбуждения в нервном центре могут импульсы, циркулирующие по замкнутым цепям нейронов. Значительно сложнее по природе длительно сохраняющиеся скрытые следы. Предполагают, что длительное сохранение в нервной клетке следов со всеми характерными свойствами раздражителя основано на изменении структуры составляющих клетку белков и на перестройке синаптических контактов.

Непродолжительные импульсные последействия (длительностью до 1 ч) лежат в основе так называемой **кратковременной памяти**, а длительные следы, связанные со структурными и биохимическими перестройками в клетках, – в основе формирования **долговременной памяти**.

Лекция 6

КООРДИНАЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦНС

1. Значение процесса торможения в ЦНС.
2. Постсинаптическое и пресинаптическое торможение.
3. Явления иррадиации и концентрации. Другие принципы координационной деятельности ЦНС. Принцип доминанты.

Координация (дословно) – упорядочение, взаимосвязь, согласование. Координация – это объединение действий в единое целое. **Управление!**

Процессы координации деятельности ЦНС основаны на согласовании двух главных нервных процессов – возбуждения и торможения. **Торможение является активным нервным процессом**, который предупреждает или угнетает возбуждение.

1. Значение процесса торможения в ЦНС

Явление торможения в нервных центрах (или центрального торможения) было впервые открыто И. М. Сеченовым в 1862 г., обнаружившим возникновение торможения спинальных центров лягушки при раздражении структур головного мозга. Значение этого процесса было рассмотрено им в книге «Рефлексы головного мозга» (1863).

Опуская лапку лягушки в кислоту и одновременно раздражая некоторые участки головного мозга (например, накладывая кристаллик поваренной соли на область промежуточного мозга), И. М. Сеченов наблюдал резкую задержку и даже полное отсутствие «кислотного» рефлекса спинного мозга (отдергивание лапки). Отсюда он сделал заключение, что **одни нервные центры могут существенно изменять рефлекторную деятельность в других центрах, в частности, вышележащие нервные центры могут тормозить деятельность нижележащих.** Описанный опыт вошел в историю физиологии под названием сеченовское торможение.

Реципрокный (антагонистический) характер возбуждающих и тормозных влияний в ЦНС показан учеником И. М. Сеченова Н. Е. Введенским и подробно проанализирован английским нейрофизиологом Ч. Шеррингтоном. Важным шагом к выяснению природы центрального торможения оказалось **выявление самостоятельного значения торможения для работы нервных центров. Торможение нельзя свести ни к утомлению нервных центров, ни к их перевозбуждению. Торможение – самостоятельный нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в подавлении другого возбуждения.**

Тормозные процессы – необходимый компонент в координации нервной деятельности.

Во-первых, **процесс торможения ограничивает распространение возбуждения на соседние нервные центры, чем способствует его концентрации в необходимых участках нервной системы.**

Во-вторых, возникая в одних нервных центрах параллельно с возбуждением других нервных центров, процесс торможения тем самым **выключает деятельность ненужных в данный момент органов.**

В-третьих, развитие торможения в нервных центрах предохраняет их от чрезмерного перенапряжения при работе, т.е. **играет охранительную роль.**

2. Постсинаптическое и пресинаптическое торможение

Процесс торможения, в отличие от возбуждения, не может распространяться по нервному волокну – это всегда местный процесс в области синаптических контактов. По месту возникновения различают пресинаптическое и постсинаптическое торможение. Особенно широкое распространение в ЦНС имеет постсинаптическое торможение.

Постсинаптическое торможение – это тормозные эффекты, возникающие в постсинаптической мембране. Чаще всего этот вид торможения

связан с наличием в ЦНС специальных тормозных нейронов. Они представляют собой особый тип вставочных нейронов, у которых окончания аксонов выделяют тормозной медиатор, в качестве которых могут быть гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин и др.

Нервные импульсы, подходя к тормозным нейронам, вызывают в них такой же процесс возбуждения, как и в других нервных клетках. В ответ по аксону тормозной клетки распространяется обычный потенциал действия. Однако, в отличие от других нейронов, окончания аксона при этом выделяют не возбуждающий, а тормозной медиатор. В результате тормозные клетки тормозят те нейроны, на которых оканчиваются их аксоны.

К специальным тормозным нейронам относятся **клетки Рэншоу** в спинном мозге, **клетки Пуркинье** мозжечка, **корзинчатые клетки** в промежуточном мозге и др. Большое значение, например, тормозные клетки имеют при регуляции деятельности мышц-антагонистов: приводя к расслаблению мышц-антагонистов, они облегчают тем самым одновременное сокращение мышц-агонистов (рис. 7).

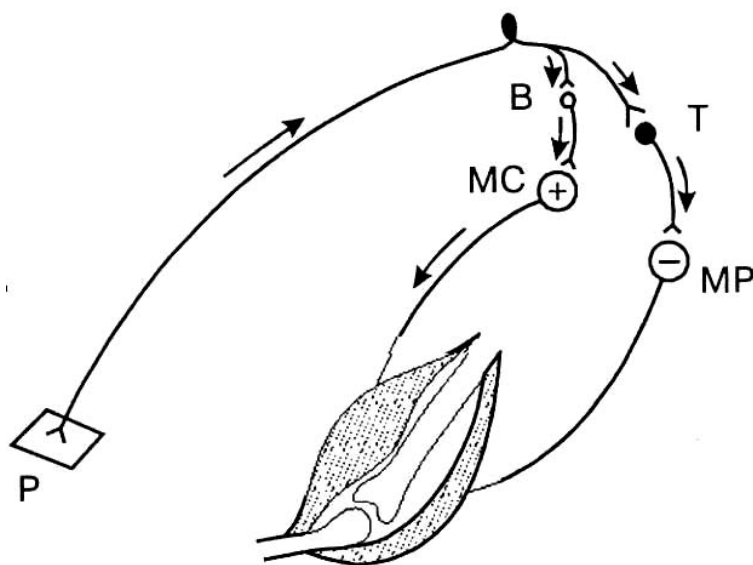


Рис. 7. Участие тормозной клетки в регуляции мышц-антагонистов:

В и Т – возбуждающий и тормозной нейроны; (+) – возбуждение мотонейрона мышцы-сгибателя (МС), (-) – торможение мотонейрона мышцы-разгибателя (МР); Р – кожный рецептор

Клетки Рэншоу участвуют в регуляции уровня активности отдельных мотонейронов спинного мозга. При возбуждении мотонейрона импульсы поступают по его аксону к мышечным волокнам и одновременно по коллатерали аксона – к тормозной клетке Рэншоу. Аксоны последней

«возвращаются» к этому же нейрону, вызывая его торможение. Чем больше возбуждающих импульсов посылает мотонейрон на периферию (а значит, и к тормозной клетке), тем сильнее это возвратное торможение (разновидность постсинаптического торможения). Такая замкнутая система действует как **механизм саморегуляции нейрона**, предохраняя его от чрезмерной активности.

Клетки Пуркинье мозжечка своими тормозными влияниями на клетки подкорковых ядер и стволовых структур участвуют в регуляции тонуса мышц.

Корзинчатые клетки в промежуточном мозге являются как бы воротами, которые пропускают или не пропускают импульсы, идущие в кору больших полушарий от различных областей тела.

Пресинаптическое торможение возникает еще в пресинаптическом звене путем угнетения процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями. В этом случае **свойства постсинаптической мембраны не подвергаются каким бы то ни было изменениям**.

Пресинаптическое торможение наиболее часто выявляется в структурах мозгового ствола и особенно спинного мозга. Как и постсинаптическое, осуществляется оно посредством специальных тормозных вставочных нейронов. Структурной основой пресинаптического торможения являются аксо-аксонные синапсы, т.е. окончание аксона тормозного нейрона образует синапс на окончании аксона возбуждающей нервной клетки (рис. 8).

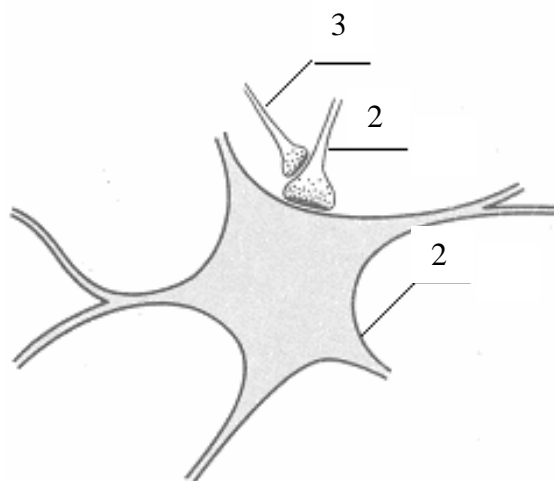


Рис. 8. Схема организации синапсов, участвующих в пресинаптическом торможении: 1 – нервная клетка, 2 – аксон возбуждающего нейрона, 3 – аксон тормозного нейрона

Импульсы в пресинаптической части аксона тормозного нейрона высвобождают медиатор, который вызывает чрезмерно сильную деполяризацию мембраны окончаний аксона возбуждающего нейрона (как предпола-

гают, за счет увеличения проницаемости их мембраны для Cl^-). Считают, что указанная деполяризация вызывает уменьшение амплитуды ПД, проходящего в возбуждающее окончание, что в свою очередь уменьшает количество высвобождаемого им медиатора, вследствие чего амплитуда ВПСП падает. Таким образом блокируется передача возбуждения.

Этот вид торможения ограничивает поток афферентных импульсов к нервным центрам, выключая посторонние для основной деятельности влияния.

3. Явления иррадиации и концентрации.

Другие принципы координационной деятельности ЦНС.

Принцип доминанты

1. **Конвергенция, или принцип общего конечного пути.** Схождение различных путей проведения нервных импульсов к одной и той же нервной клетке носит название конвергенции.

2. **Дивергенция.** Способность нейрона устанавливать многочисленные синаптические связи с различными нервными клетками носит название дивергенции. Благодаря процессу дивергенции одна и та же нервная клетка может участвовать в различных нервных реакциях и контролировать большое число других нейронов, что приводит к иррадиации возбуждения.

3. **Явления иррадиации и концентрации.** При раздражении одного рецептора возбуждение может в принципе распространяться в ЦНС в любом направлении и на любую нервную клетку. Это происходит благодаря многочисленным взаимосвязям нейронов одной рефлекторной дуги с нейронами других рефлекторных дуг. **Распространение процесса возбуждения на другие нервные центры называют явлением иррадиации.**

Чем сильнее афферентное раздражение и чем выше возбудимость окружающих нейронов, тем больше нейронов охватывает процесс иррадиации. Процессы торможения ограничивают иррадиацию и способствуют концентрации возбуждения в исходном пункте ЦНС.

Процесс иррадиации играет важную положительную роль при формировании новых реакций организма (ориентировочных реакций, условных рефлексов). Чем больше активизируется различных нервных центров, тем легче отобрать из их числа наиболее нужные для последующей деятельности центры. Благодаря иррадиации возбуждения между различными

нервными центрами возникают новые функциональные взаимосвязи – условные рефлексы. На этой основе возможно, например, формирование новых двигательных навыков.

Вместе с тем, иррадиация возбуждения может оказать отрицательное воздействие на состояние и поведение организма, нарушая тонкие взаимоотношения между возбужденными и заторможенными нервными центрами и вызывая нарушения координации движений.

4. Принцип доминанты.

Исследуя особенности межцентральных отношений, А. А. Ухтомский обнаружил, что если в организме животного осуществляется сложная рефлекторная реакция, например, повторяющиеся акты глотания, то электрическое раздражение моторных центров не только перестает вызывать в этот момент движение конечностей, но и усиливает протекание начавшейся цепной реакции глотания, которая оказалась главенствующей.

Такой господствующий очаг возбуждения в ЦНС, определяющий текущую деятельность организма, А. А. Ухтомский (1923) обозначил термином **доминанта**.

Речь идет о том, что среди рефлекторных актов, которые могут быть выполнены в данный момент времени, имеются рефлексы, реализация которых представляет наибольший интерес для организма, т.е. они в данный момент времени самые важные. Поэтому эти рефлексы реализуются, а другие – менее важные – тормозятся.

Центры, участвующие в реализации доминантных рефлексов, Ухтомский назвал **доминантным очагом возбуждения**. Этот «очаг» обладает рядом важных свойств:

- он стойкий (его сложно затормозить);
- этот очаг тормозит другие потенциальные доминантные очаги;

Отчего же именно данный очаг является доминантным?

Доминирующий очаг может возникнуть при повышенном уровне возбудимости нервных клеток, который создается различными гуморальными и нервными влияниями. Т.е. это определяется состоянием организма, например, гормональным фоном. **У голодного животного и человека доминантными рефлексами являются пищевые.**

Доминирующий очаг подавляет деятельность других центров, оказывая сопряженное торможение.

Объединение большого числа нейронов в одну доминантную систему происходит путем взаимного сонатраивания на общий темп активности, т.е. путем усвоения ритма. Одни нервные клетки снижают свой бо-

лее высокий темп деятельности, а другие – повышают низкий темп до некоторого среднего, оптимального ритма. Доминанта может надолго сохраняться в скрытом, следовом состоянии (**потенциальная доминанта**). При возобновлении прежнего состояния или прежней внешней ситуации доминанта может снова возникнуть (**актуализация доминанты**). Например, в предстартовом состоянии активизируются все те нервные центры, которые входили в рабочую систему во время предыдущих тренировок, и, соответственно, усиливаются функции, связанные с работой. Мысленное выполнение физических упражнений или представление движений также воспроизводит рабочую доминанту, что обеспечивает тренирующий эффект представления движений и является основой так называемой идеомоторной тренировки. При полном расслаблении (например, при аутогенной тренировке) спортсмены добиваются устранения рабочих доминант, что ускоряет процессы восстановления.

Как фактор поведения доминанта связана с высшей нервной деятельностью и психологией человека. **Доминанта является физиологической основой акта внимания.** При наличии доминанты многие влияния внешней среды остаются вне нашего внимания, но зато более интенсивно улавливаются и анализируются те, которые нас особенно интересуют. Таким образом, **доминанта является мощным фактором отбора биологически и социально наиболее значимых раздражений.**

5. Принцип обратной связи.

Осуществляется эта связь за счет потока импульсов с рецепторов.

6. Принцип субординации, или соподчинения.

Нижележащий отдел ЦНС подчиняется указаниям вышележащего отдела.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. На какие отделы подразделяют нервную систему?
2. К ЦНС относят
3. Назовите основные функции ЦНС.
4. Как Вы понимаете выражение «нейрон-структурная и функциональная единица нервной системы»?
5. Каковы основные функции нейронов?
6. В чем заключается:
 - рецепторная;
 - интегративная;
 - эффекторная функция нейронов?

7. Назовите функции глиальных клеток.
8. Охарактеризуйте основные структурные элементы нервной клетки и их функции.
9. Дайте классификацию нейронов по количеству отростков.
10. Какие типы нейронов Вы знаете?
11. Как происходит взаимодействие нейронов между собой и с эффекторными органами?
12. Что такое синапс? Как он устроен?
13. Как называются химические вещества, с помощью которых происходит передача нервных импульсов?
14. Приведите примеры: возбуждающих; тормозных медиаторов.
15. Опишите механизм действия медиатора в возбуждающих; тормозных синапсах.
16. Назовите особенности проведения возбуждения в ЦНС.
17. Что такое рефлекс?
18. Из каких частей состоит рефлекторная дуга? Что такое нервные центры?
19. На чем основаны процессы координации деятельности ЦНС?
20. Кем и когда было открыто явление торможения в ЦНС?
21. В чем состоит значение процесса торможения в ЦНС?
22. Чем отличается процесс торможения от процесса возбуждения?
23. Какие виды торможения Вы знаете?
24. Назовите специальные тормозные нейроны.
25. Укажите особенности постсинаптического и пресинаптического торможения.
26. Перечислите принципы координационной деятельности ЦНС.
27. Кем и когда был открыт принцип доминанты?
28. Какими свойствами обладает доминантный очаг возбуждения?
29. Дайте определение доминанты.
30. Распространение процесса возбуждения на другие нервные центры называют явлением
31. Схождение различных путей проведения нервных импульсов к одной и той же нервной клетке носит название
32. Способность нейрона устанавливать многочисленные синаптические связи с различными нервными клетками называется

Тесты

1. Функцией нервной системы является:
 - а. регуляция работы органов и систем органов;
 - б. осуществление связи организма с внешней средой;
 - в. согласование деятельности разных органов и систем органов;
 - г. а + б + в.

2. Укажите неверный ответ.
Периферическая нервная система представлена:
 - а. нервными узлами;
 - б. нервными сплетениями;
 - в. нервными волокнами (аксонами) и их окончаниями;
 - г. нервными центрами.

3. Нейрон состоит:
 - а. из тела;
 - б. из дендритов;
 - в. из длинного отростка – аксона;
 - г. из аксонных окончаний;
 - д. а + б + в + г.
4. Функция восприятия нервного импульса осуществляется:
 - а. телом;
 - б. аксоном;
 - в. дендритами.
5. Передача нервного импульса с нейрона осуществляется:
 - а. в синапсе;
 - б. в теле;
 - в. в дендрите.
6. Серое вещество мозга образовано скоплением:
 - а. отростков нейронов;
 - б. тел нейронов;
 - в. концевых частей аксонов.
7. Центростремительными называются нейроны, которые проводят нервный импульс:
 - а. от рецептора в ЦНС;
 - б. из ЦНС к рабочему органу;
 - в. от одной нервной клетки к другой.
8. Отметьте неверный ответ.
Вставочными называются нейроны, которые:
 - а. полностью расположены в ЦНС;
 - б. передают нервный импульс с одного нейрона на другой;
 - в. передают нервный импульс на рабочий орган.
9. Центробежными называются нейроны, проводящие нервный импульс:
 - а. из ЦНС к рабочему органу;
 - б. от рецептора в ЦНС;
 - в. от одного нейрона на другой в пределах ЦНС.
10. Наибольшая скорость проведения нервного импульса характерна для волокон:
 - а. соматической нервной системы;
 - б. вегетативной нервной системы;
 - в. одинакова для а и б.

Модуль 2

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦНС

Лекция 7

ФУНКЦИИ СПИННОГО МОЗГА И ПОДКОРКОВЫХ ОТДЕЛОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА

1. Спинной мозг. Нейронная организация. Функции спинного мозга.
2. Функции заднего мозга.
3. Функции среднего мозга.

1. Спинной мозг. Нейронная организация. Функции спинного мозга

В ЦНС различают более древние сегментарные отделы (спинной, продолговатый и средний мозг, регулирующие функции отдельных частей тела, лежащих на том же уровне) и эволюционно более молодые надсегментарные (промежуточный мозг, мозжечок и кора больших полушарий) отделы нервной системы (рис. 9).

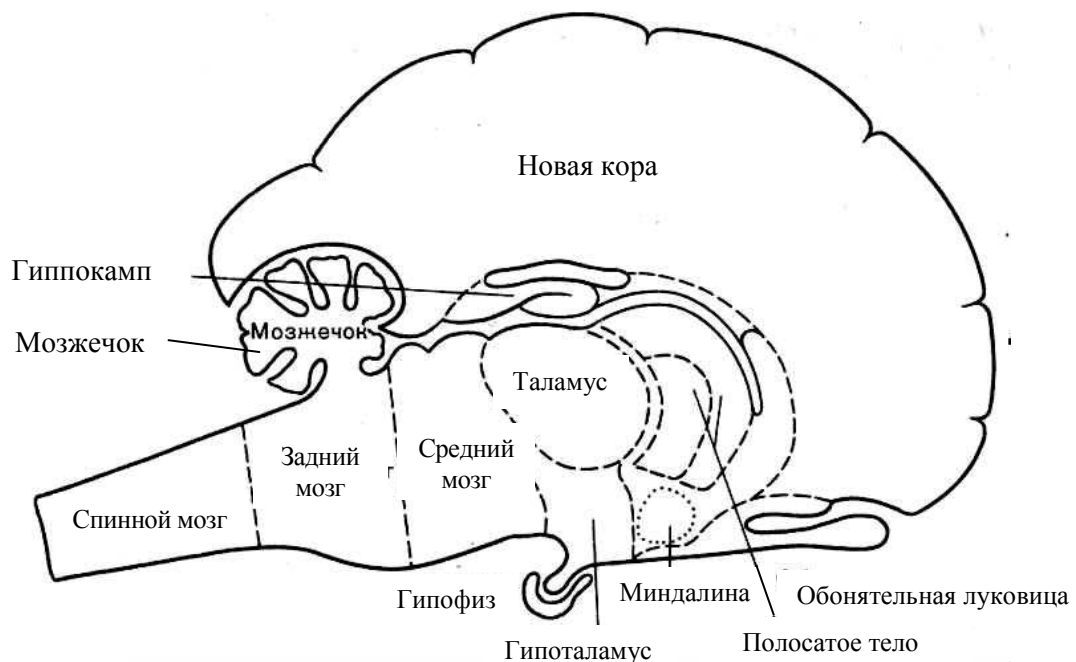


Рис. 9. Основные отделы центральной нервной системы (схема)

Надсегментарные отделы не имеют непосредственных связей с органами тела, а управляют их деятельностью через нижележащие сегментарные отделы.

Спинальный мозг является низшим и наиболее древним отделом ЦНС.

Спинальный мозг характеризуется выраженным сегментарным строением, отражающим сегментарное строение тела позвоночных. От каждого спинномозгового сегмента отходят две пары передних (вентральных) и задних (дорсальных) корешков (рис. 10).

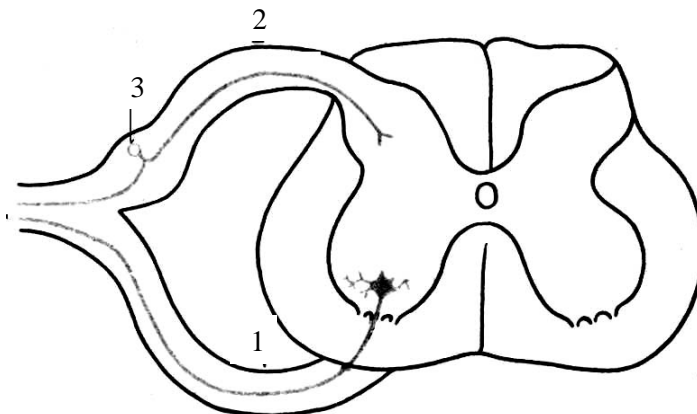


Рис. 10. Передние (1) и задние (2) корешки спинного мозга (схема),
3 – спинномозговой узел

Дорсальные корешки формируют афферентные входы, вентральные – эфферентные выходы спинного мозга. В них проходят аксоны альфа- и гамма-мотонейронов, а также преганглионарных нейронов вегетативной нервной системы (ВНС). После перерезки передних корешков на одной стороне наблюдается полное выключение двигательных реакций, но чувствительность этой стороны тела сохраняется; перерезка задних корешков выключает чувствительность, но не приводит к утрате двигательных реакций мускулатуры. При травме спинного мозга, когда нарушается связь между спинным и головным мозгом, наступает спинальный шок.

На поперечном срезе спинного мозга ясно выделяется центрально расположенное серое вещество, образованное скоплением тел нервных клеток, и окаймляющее его белое вещество, образованное нервными волокнами. В сером веществе различают передние и задние рога, между которыми лежит промежуточная зона. Кроме того, в грудных сегментах различают боковые рога. В составе серого вещества спинного мозга человека насчитывают около 13,5 млн нервных клеток.

Нейронная организация спинного мозга. Все нейронные элементы спинного мозга могут быть подразделены на 4 основные группы:

- эфферентные нейроны;
- вставочные нейроны, составляющие основную массу (97 %) всех нейронов и обеспечивающие сложные процессы координации внутри спинного мозга;
- нейроны восходящих трактов;
- интраспинальные волокна чувствительных афферентных нейронов.

Эфферентные нейроны. Среди мотонейронов спинного мозга выделяют крупные клетки с длинными дендритами – альфа-мотонейроны и мелкие – гамма-мотонейроны. От альфа-мотонейронов отходят наиболее толстые и быстропроводящие волокна двигательных нервов, вызывающие сокращения скелетных мышечных волокон. Тонкие волокна гамма-мотонейронов не вызывают сокращения мышц. Они подходят к проприорецепторам – мышечным веретенам и регулируют их чувствительность.

Благодаря сочетанной активации альфа- и гамма-мотонейронов рецепторы растяжения могут активироваться не только во время растяжения мышц, но и при их сокращении, что важно для обеспечения моторной координации.

Особую группу эфферентных нейронов представляют **преганглионарные нейроны ВНС**, расположенные как в боковых, так и в передних рогах спинного мозга.

Вставочные нейроны спинного мозга представляют довольно разнородную группу нервных клеток, тела, дендриты и аксоны которых находятся в пределах спинного мозга.

Нейроны восходящих трактов также целиком находятся в пределах ЦНС. Тела этих клеток расположены в сером веществе спинного мозга, в то время как их аксоны проецируются к нейронам различных вышележащих образований.

Основными функциями спинного мозга являются рефлекторная и проводниковая.

Рефлекторная функция спинного мозга. В спинном мозге замыкается большое количество рефлекторных дуг, с помощью которых регулируются различные функции организма.

Рефлексы спинного мозга можно подразделить на **двигательные**, осуществляемые альфа-мотонейронами передних рогов, и **вегетативные**, осуществляемые эфферентными клетками боковых рогов.

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 про-

приорецепторов мышц и сухожилий, а также посылает постоянную импульсацию к мышцам, поддерживая мышечный тонус.

К числу наиболее простых относятся сухожильные рефлексy. Они легко вызываются с помощью короткого удара по сухожилию и имеют важное диагностическое значение в неврологической практике, т.к. позволяют оценивать функциональное состояние альфа-мотонейронов по изменению ответных потенциалов мышц при периферических раздражениях. Особенно выражены сухожильные рефлексy в мышцах разгибателей ноги (коленный рефлекс, Н-рефлекс или рефлекс Гофмана) – ответная реакция икроножной мышцы при раздражении большеберцового нерва; и голени (ахиллов рефлекс, Т-рефлекс (тендон – сухожилие) – ответная реакция камбаловидной мышцы при раздражении ахиллова сухожилия. Рефлекторная реакция проявляется в виде резкого сокращения мышцы.

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). Так, центры дефекации и мочеиспускания лежат в нижнем отделе спинного мозга.

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 на периферию. Таким образом, **основная функция спинного мозга у человека – проведение возбуждения от органов к головному мозгу и от него к органам.**

2. Функции заднего мозга

Головной мозг устроен значительно сложнее, чем спинной.

Продолговатый мозг и варолиев мост (в целом – **задний мозг**) являются частью ствола мозга. В заднем мозге сосредоточено управление жизненно важными процессами. Здесь находятся:

1. **большая группа черепномозговых нервов** (от V до XII пары), иннервирующих **кожу, слизистые оболочки, мускулатуру головы и ряд внутренних органов** (сердце, легкие, печень);
2. **центры многих пищеварительных рефлексов** – жевания, глотания, движений желудка и части кишечника, выделения пищеварительных соков;
3. **центры некоторых защитных рефлексов** (чихания, кашля, мигания, слезоотделения, рвоты);

4. **центры водно-солевого и сахарного обмена;**
5. на дне IV желудочка 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. **Удар в продолговатый мозг вызывает сильное нервное возбуждение и паралич животного;**
6. в непосредственной близости от дыхательного центра расположен **сердечно-сосудистый центр**. Его крупные клетки регулируют деятельность сердца и просвет сосудов. Переплетение клеток дыхательного и сердечно-сосудистого центров обеспечивает их тесное взаимодействие;
7. 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** (шейных, лабиринтных).

Это все центры безусловных рефлексов.

Через продолговатый мозг проходят восходящие пути слуховой, вестибулярной, проприоцептивной и тактильной чувствительности. На уровне продолговатого мозга перекрещиваются нервные пути.

Функции центров продолговатого мозга находятся под контролем высших отделов головного мозга.

3. Функции среднего мозга

В состав среднего мозга входят скопления нервных клеток, получивших названия 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).

Четверохолмие выполняет ряд реакций, являющихся **компонентами ориентировочного рефлекса**. Если Вы вдруг ослеплены неожиданно ярким светом, Вы плотно закрываете глаза. В ответ на внезапное раздражение происходит поворот головы и глаз в сторону раздражителя, а у животных – настораживание ушей. Этот рефлекс (по И. П. Павлову, **рефлекс «Что такое?»**) 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) и в организации содружественных двигательных реакций.

Красное ядро среднего мозга выполняет моторные функции – **регулирует тонус скелетных мышц**, вызывая усиление тонуса мышц-сгибателей. Оказывая значительное влияние на тонус скелетных мышц, средний мозг принимает участие в ряде **установочных рефлексов поддержания позы** (выпрямительных – установке тела теменем вверх и др.), прямолинейного движения, вращения тела, приземления, подъема и спуска. Все они возникают при участии органов равновесия и обеспечивают сложную координацию движений в пространстве.

Лекция 8 ФУНКЦИИ СПИННОГО МОЗГА И ПОДКОРКОВЫХ ОТДЕЛОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА (окончание)

1. Функции промежуточного мозга.
2. Неспецифическая система мозга.
3. Функции мозжечка.
4. Базальные ядра.

1. Функции промежуточного мозга

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

Через таламус проходят все афферентные пути (за исключением обонятельных), которые направляются в **соответствующие воспринимающие области коры** (слуховые, зрительные и пр.).

Таламус представляет собой своего рода ворота, через которые в кору поступает основная информация об окружающем нас мире и о состоянии нашего тела. Нервные клетки таламуса, группируясь, образуют большое количество ядер; всего различают до 40 таких образований.

С функциональной точки зрения **ядра таламуса** подразделяются на **специфические и неспецифические**. К **специфическим** относят **переключательные (релейные) ядра** и **ассоциативные**. Через переключательные ядра таламуса передаются афферентные влияния от всех рецепторов тела. **Ассоциативные ядра** получают импульсы от переключательных ядер и **обеспечивают их взаимодействие**.

Нейроны **неспецифических ядер** посылают аксоны диффузно ко всей новой коре, в то время как нейроны специфических ядер образуют связи только с клетками определенных корковых полей. Неспецифические ядра **оказывают** как **активирующие**, так и **тормозящие** влияния на небольшие области коры. Они являются продолжением ретикулярной формации среднего мозга, представляя собой ретикулярную формацию таламуса. Система неспецифических ядер таламуса выполняет функции внутриталамической интегрирующей системы.

Благодаря обширным связям таламус играет важнейшую роль в жизнедеятельности организма. Импульсы, идущие от таламуса в кору, изменяют состояние корковых нейронов и **регулируют ритм корковой активности**. С непосредственным участием таламуса происходит **образование условных рефлексов** и **выработка двигательных навыков, формирование эмоций** человека, его мимики. Таламусу принадлежит большая роль в возникновении ощущений, в частности, ощущения боли. Таламус является **высшим центром болевой чувствительности**. С его деятельностью связывают **регуляцию биоритмов** в жизни человека (суточных, сезонных и др.).

Гипоталамус образован группой небольших ядер, расположенных у основания мозга, вблизи гипофиза. Скопление нейронных образований гипоталамуса подразделяют на преоптическую, переднюю, среднюю, наружную и заднюю группу ядер.

Гипоталамус является **высшим подкорковым центром регуляции вегетативных функций**.

Здесь расположены вегетативные центры:

1. регулирующие **обмен веществ** в организме;
2. терморегуляции, обеспечивающие **поддержание постоянства температуры тела** (у теплокровных). Раздражение задних ядер приводит к гипертермии в результате повышения теплопродукции при интенсификации обменных процессов, а также вследствие дрожи скелетной мускулатуры;
3. регулирующие **нормальный уровень кровяного давления**;
4. поддерживающие **водный баланс**. При недостатке в организме воды появляется чувство жажды вследствие активации определенных гипоталамических зон. В результате резко усиливается потребление воды. Это приспособительная поведенческая реакция, направленная на поддержание водного баланса;
5. регулирующие **чувство голода и насыщения**. При голодании в крови снижается содержание аминокислот, глюкозы, жирных кислот и других веществ. Это приводит к активации определенных

нейронов в гипоталамусе и развитию сложных поведенческих реакций, направленных на утоление голода;

6. связанные с **регуляцией полового поведения**;
7. регулирующие состояния бодрствования и сна;
8. отвечающие за чувства страха, ярости.

Раздражения задних ядер гипоталамуса вызывает усиление симпатических влияний, а передних – парасимпатические эффекты.

Благодаря связи гипоталамуса с гипофизом (гипоталамо-гипофизарная система) осуществляется контроль деятельности желез внутренней секреции. Вегетативные и гормональные реакции, регулируемые гипоталамусом, являются компонентами эмоциональных и двигательных реакций человека.

2. Неспецифическая система мозга

Неспецифическая система занимает срединную часть ствола мозга. Она не связана с анализом какой-либо специфической чувствительности или с выполнением определенных рефлекторных реакций. Импульсы в эту систему поступают через боковые ответвления от всех специфических путей, в результате чего обеспечивается их обширное взаимодействие. Для неспецифической системы характерно расположение нейронов в виде диффузной сети, обилие и разнообразие их отростков. В связи с этим она и получила название **сетевидного образования, или ретикулярной формации**.

Различают два типа влияния неспецифической системы на работу других нервных центров – **активирующее и тормозящее**. Оба типа этих влияний могут быть восходящими (к вышележащим центрам) и нисходящими (к нижележащим центрам). Они служат для **регулирования функционального состояния мозга, уровня бодрствования и регуляции психо-тонических и фазных реакций скелетных мышц**.

3. Функции мозжечка

Мозжечок – это надсегментарное образование, не имеющее непосредственных связей с исполнительными аппаратами. Мозжечок состоит из непарного образования – червя и парных полушарий. *В полушариях мозжечка выделяют верхнюю поверхность, образующую кору мозжечка и скопление нервных клеток – ядра мозжечка. Мозжечок связан с другими отделами ЦНС тремя парами ножек, образованных пучками нервных волокон.*

В коре мозжечка насчитывают более 100 млрд нервных клеток. **Основными нейронами коры мозжечка являются многочисленные клетки Пуркинье**, которые называют еще грушевидными (имеют чрезвычайно разветвленное дендритное дерево). Эти нервные клетки представляют собой наиболее сложно устроенные нейроны мозга. Благодаря обширным связям (на каждой клетке оканчивается до 200 000 синапсов) в них происходит интеграция самых различных сенсорных влияний, в первую очередь, проприоцептивных, тактильных и вестибулярных. Вся информация, приходящая в мозжечок, передается в грушевидные клетки, а те в свою очередь оказывают тормозящее влияние на ядра мозжечка. Таким образом мозжечок может эффективно контролировать значительную часть команд, поступающих в спинной мозг по основным нисходящим трактам. Нарушения двигательной координации (рис. 11) при поражениях мозжечка объясняются тесными связями его с основными структурами ствола мозга, дающими начало трактам, передающим импульсы в спинной мозг, а также с таламусом и соматосенсорной зоной коры больших полушарий.

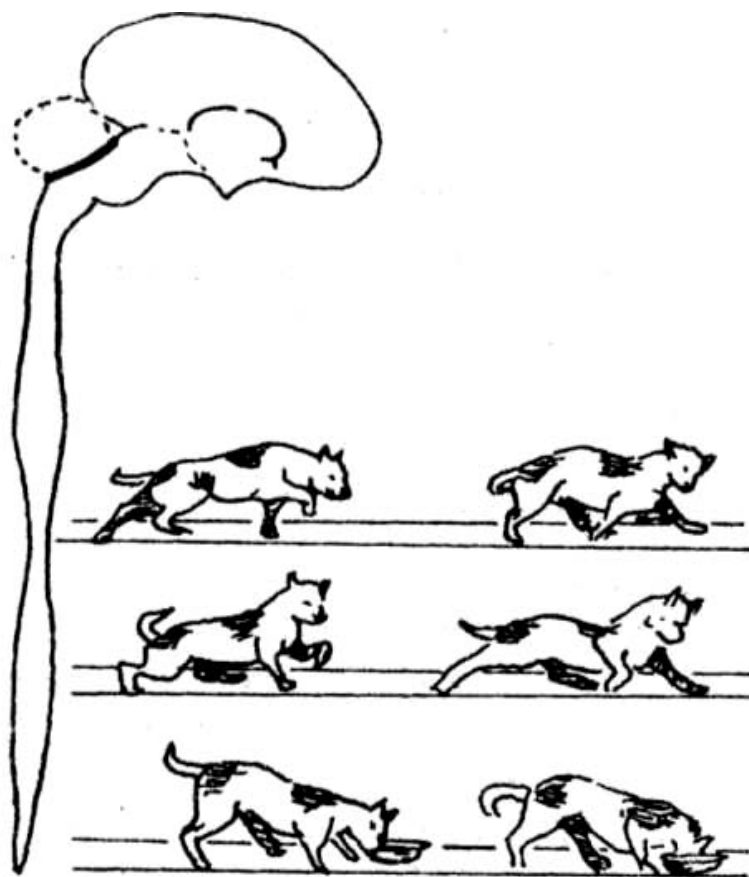


Рис. 11. Безмозжечковое животное: расстройства, обнаруживающиеся при ходьбе, – атаксия, астения, астазия и т.д.

Представительство разных периферических рецепторов в коре мозжечка имеет соматотопическую организацию (греч. *соматос* – тело, *топос* – место), т. е. отражает порядок их расположения в теле человека. Кроме того, этот порядок расположения соответствует такому же порядку расположения представительства участков тела в коре больших полушарий, что облегчает обмен информацией между корой и мозжечком и обеспечивает их совместную деятельность в управлении поведением человека. Правильная геометрическая организация нейронов мозжечка обуславливает его значение в отсчете времени и четком поддержании темпа циклических движений. Функциональная роль мозжечка раскрыта еще не полностью.

Основной функцией мозжечка является регуляция познотонических реакций и координация двигательной деятельности (Л. А. Орбели, 1926).

По анатомическим особенностям (связям коры мозжечка с его ядрами) и функциональному значению мозжечок подразделяют на три продольные зоны:

- **внутреннюю, или медиальную,** – кору червя, функцией которой является регуляция тонуса скелетных мышц, поддержание позы и равновесия тела;
- **промежуточную** – среднюю часть коры полушарий мозжечка, функция которой согласование позных реакций с движениями и коррекция ошибок;
- **боковую, или латеральную,** – кору полушарий мозжечка, которая совместно с промежуточным мозгом и корой больших полушарий участвует в программировании быстрых баллистических движений (бросков, ударов, прыжков и пр.).

4. Базальные ядра

К базальным ядрам относят **полосатое тело**, состоящее из хвостатого ядра и скорлупы, и **бледное ядро**, а в настоящее время причисляют также **миндалевидное тело** (относящееся к вегетативным центрам лимбической системы) и **черную субстанцию среднего мозга**.

Афферентные влияния приходят к базальным ядрам от рецепторов тела через таламус и от всех областей коры больших полушарий. Они почти исключительно поступают в полосатое тело. Эфферентные влияния от него направляются к бледному ядру и далее к стволовым центрам экстрапирамидной системы, а также через таламус обратно к коре.

Базальные ядра участвуют в образовании условных рефлексов и осуществлении сложных безусловных рефлексов (оборонительных, пище-

добывательных и др.). Они обеспечивают необходимое положение тела во время физической работы, а также протекание автоматических ритмических движений (древних автоматизмов).

Бледное ядро выполняет основную **моторную функцию**, а полосатое тело регулирует его активность. В настоящее время выявлено значение хвостатого ядра в контроле сложных психических процессов — внимания, памяти, обнаружении ошибок.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Охарактеризуйте сегментарные и надсегментарные отделы ЦНС.
2. Какой отдел является наиболее древним отделом ЦНС?
3. Дайте характеристику нейронов спинного мозга.
4. Приведите примеры двигательных рефлексов спинного мозга.
5. В чем заключается проводниковая функция спинного мозга?
6. Что такое «спинальный шок»?
7. Какие рефлексы спинного мозга имеют важное диагностическое значение в неврологической практике? И почему?
8. Центры каких жизненно важных рефлексов находятся в продолговатом мозге?
9. В каком отделе головного мозга человека находится дыхательный центр?
10. В каком отделе головного мозга человека находится сердечно-сосудистый центр?
11. Какое значение имеет рефлекс «Что такое?», и с каким отделом головного мозга он связан?
12. Какие безусловные рефлексы связаны:
 - с четверохолмием;
 - с черной субстанцией;
 - с красным ядром среднего мозга?
13. Какие функции выполняет таламус?
14. Ядра таламуса подразделяются на
15. К специфическим ядрам таламуса относят
16. . . . играет важную роль в терморегуляции, обеспечивая поддержание постоянства температуры тела (у теплокровных).
17. Основными нейронами мозжечка являются клетки
18. Назовите функции мозжечка.
19. С какой зоной коры мозжечка связана функция регуляции тонуса скелетных мышц, поддержания позы и равновесия тела?
20. Какие влияния оказывает неспецифическая система мозга на работу других нервных центров?
21. Какие функции выполняет ретикулярная формация?
22. Перечислите базальные ядра и их функции.

Тесты

1. Функциями спинного мозга являются:
 - а. рефлекторная;

- б. проводниковая;
 - в. а + б.
2. От спинного мозга отходят смешанные спинномозговые нервы в количестве:
- а. 30 пар;
 - б. 31 пара;
 - в. 29 пар.
3. Спинномозговые нервы иннервируют:
- а. всю скелетную мускулатуру без исключения;
 - б. скелетную мускулатуру, кроме мышц головы;
 - в. мускулатуру внутренних органов.
4. В продолговатом мозге находятся центры:
- а. дыхательный;
 - б. регуляции сердечной деятельности;
 - в. терморегуляции;
 - г. сосудодвигательный;
 - д. а + б + г.
5. В мозжечке основная масса серого вещества находится:
- а. на его поверхности, образуя кору;
 - б. в более глубоких частях мозжечка;
 - в. в виде отдельных скоплений по всей толще мозжечка.
6. При травме мозжечка наблюдается:
- а. падение мышечного тонуса;
 - б. расстройство движений и изменение походки;
 - в. учащение дыхания;
 - г. а + б.
7. Функцией среднего мозга не является:
- а. осуществление ориентировочных слуховых и зрительных рефлексов;
 - б. регуляция водного и солевого обмена;
 - в. поддержание мышечного тонуса.
8. Центр терморегуляции расположен:
- а. в промежуточном мозге;
 - б. в переднем мозге;
 - в. в среднем мозге.
9. Регуляция сна и бодрствования осуществляется:
- а. таламусом;
 - б. эпифизом;
 - в. гипоталамусом.

Модуль 3

ФИЗИОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Лекция 9 ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА (ВНС)

1. Функциональная организация ВНС.
2. Функции симпатической нервной системы.
3. Функции парасимпатической нервной системы.
4. Вегетативные рефлексы.

1. Функциональная организация ВНС

Все функции организма условно разделяют на соматические, или анимальные (животные), связанные с восприятием внешней информации и деятельностью мышц, и вегетативные (растительные), связанные с деятельностью внутренних органов, – процессы дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения, обмена веществ, роста и размножения.

В соответствии с этим разделением функций различают соматическую и вегетативную нервную системы. Соматическая нервная система обеспечивает экстероцептивные сенсорные и моторные функции организма. **Вегетативная нервная система обеспечивает регуляцию деятельности внутренних органов, сосудов и потовых желез, а также трофическую иннервацию скелетной мускулатуры, рецепторов и самой нервной системы.**

Вегетативной нервной системой называют совокупность эфферентных нервных клеток спинного и головного мозга, а также клеток особых узлов (ганглиев), иннервирующих внутренние органы. Раздражения различных рецепторов тела могут вызвать изменения как соматических, так и вегетативных функций, т.к. афферентные и центральные отделы этих рефлекторных дуг общие. Они различаются лишь своими эфферентными отделами. Характерной особенностью эфферентных путей, входящих в рефлекторные дуги вегетативных рефлексов, является их двухнейронное строение.

Тело первого нейрона находится в ЦНС, его аксон направляется на периферию и оканчивается в том или ином нервном узле. Здесь находится тело второго нейрона, на котором аксон первого нейрона образует синаптическое окончание. Аксон второго нейрона иннервирует соответствующую

щий орган. Волокна первого нейрона называют **преганглионарными**, второго – **постганглионарными**. Т.е. один нейрон ВНС находится в ЦНС, другой – в ганглиях или в иннервируемом органе.

Таким образом, волокна ВНС, направляющиеся из мозга к внутренним органам, обязательно прерываются в периферических вегетативных ганглиях.

Вегетативная нервная система подразделяется на два отдела – симпатический и парасимпатический (рис. 12).

Они отличаются по локализации центров в мозге, по характеру влияний на внутренние органы, а также по локализации ганглиев.

Эфферентные пути симпатической нервной системы начинаются в грудном и поясничном отделах спинного мозга от нейронов его боковых рогов.

Ганглии симпатического отдела ВНС в зависимости от их локализации разделяют на **вертебральные** и **превертебральные**. Вертебральные ганглии расположены по обе стороны позвоночника, образуя два пограничных ствола (их называют также симпатическими цепочками). Превертебральные – распространяются на большем расстоянии от позвоночника, вместе с тем, они находятся в некотором отдалении и от иннервируемых ими органов. К их числу относят солнечное сплетение, верхний и нижний брыжеечные узлы. В них прерываются симпатические преганглионарные волокна, прошедшие без перерыва узлы пограничного ствола.

Передача возбуждения с преганглионарных симпатических волокон на постганглионарные происходит с участием медиатора ацетилхолина, а с постганглионарных волокон на иннервируемые органы – с участием медиатора норадреналина. Исключением являются волокна, иннервирующие потовые железы и расширяющие сосуды скелетных мышц, где возбуждение передается с помощью ацетилхолина.

Эфферентные пути парасимпатической нервной системы начинаются в головном мозге (от некоторых ядер среднего и продолговатого мозга) и в спинном мозге (от нейронов крестцового отдела). Проведение возбуждения в синапсах парасимпатического пути происходит с участием медиатора ацетилхолина. Ганглии парасимпатического отдела ВНС расположены в иннервируемом органе или вблизи от него.

Высшим регулятором вегетативных функций является гипоталамус, который действует совместно с ретикулярной формацией и лимбической системой под контролем коры больших полушарий. Кроме того, нейроны, расположенные в самих органах или в симпатических узлах, могут осуществлять собственные рефлекторные реакции без участия ЦНС – «периферические рефлексы».

2. Функции симпатической нервной системы

Симпатические нервы иннервируют фактически все органы и ткани организма, парасимпатические же нервы, напротив, не иннервируют скелетную мускулатуру, ЦНС, большую часть кровеносных сосудов, матку, потовые железы.

С участием симпатической нервной системы протекают многие важные рефлексы в организме, направленные на обеспечение его деятельного состояния, в том числе – его 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 (обеспечение перераспределения крови), выброс депонированной крови из печени и селезенки, расщепление гликогена до глюкозы в печени (мобилизация углеводных источников энергии), усиление деятельности желез внутренней секреции и потовых желез. Симпатическая нервная система снижает деятельность ряда внутренних органов: в результате сужения сосудов в почках уменьшаются процессы мочеобразования, угнетается секреторная и моторная деятельность органов желудочно-кишечного тракта; предотвращается акт мочеиспускания – расслабляется мышца стенки мочевого пузыря и сокращается его сфинктер.

Повышенная активность организма сопровождается симпатическим рефлексом расширения зрачка. Огромное значение для двигательной деятельности организма имеет трофическое влияние симпатических нервов на скелетные мышцы, улучшающее их обмен веществ и функциональное состояние, снимающее утомление.

Симпатический отдел ВНС не только повышает уровень функционирования организма, но и мобилизует его скрытые функциональные резервы, активизирует деятельность мозга, повышает защитные реакции (иммунные реакции, барьерные механизмы и др.), запускает гормональные реакции. Симпатическая нервная система оказывает влияние на органы чувств, на ЦНС, в частности на рефлекторную функцию продолговатого и среднего мозга, а также на условнорефлекторную деятельность коры больших полушарий. Особенное значение имеет симпатическая нервная система при развитии стрессовых состояний, в наиболее сложных условиях жизнедеятельности. Л. А. Орбели подчеркивал важнейшее значение симпатических влияний для приспособления (адаптации) организма к напряженной работе, к различным условиям внешней среды. Эта функция была им названа **адаптационно-трофической**.

Согласно точки зрения Л. А. Орбели симпатическая нервная система регулирует обмен веществ, трофику и возбудимость всех органов и тканей тела, обеспечивая адаптацию организма к текущим условиям деятельности.

3. Функции парасимпатической нервной системы

Парасимпатическая нервная система осуществляет сужение бронхов, замедление и ослабление сердечных сокращений; сужение сосудов сердца; пополнение энергоресурсов (синтез гликогена в печени и усиление процессов пищеварения); усиление процессов мочеобразования в почках и обеспечение акта мочеиспускания (сокращение мышц мочевого пузыря и расслабление его сфинктера) и др. Парасимпатическая нервная система преимущественно оказывает пусковые влияния: сужение зрачка, бронхов, включение деятельности пищеварительных желез и т.п.

Деятельность парасимпатического отдела вегетативной нервной системы направлена на текущую регуляцию функционального состояния, на поддержание постоянства внутренней среды организма – гомеостаза. Парасимпатический отдел обеспечивает восстановление различных физиологических показателей, резко измененных после напряженной мышечной работы, пополнение израсходованных энергоресурсов. Медиатор парасимпатической системы ацетилхолин, снижая чувствительность адренорецепторов к действию адреналина и норадреналина, оказывает определенное антистрессорное влияние.

Как видим, в большинстве органов, иннервируемых вегетативной нервной системой, раздражение симпатических и парасимпатических волокон вызывает противоположный эффект. Ранее высказывалась гипотеза об антагонизме симпатических и парасимпатических отделов.

В последнее время показано, что взаимоотношения двух отделов вегетативной нервной системы не может быть выражено понятиями «антагонизм» и «синергизм.» Каждая из этих систем выполняет свою роль в организме.

Выделяя регуляцию вегетативных функций, надо отметить, что в целостном организме сенсорные, моторные и вегетативные компоненты тесно связаны между собой.

Соматические компоненты реакций организма, осуществляемые скелетной мускулатурой, в отличие от вегетативных, могут быть произвольно вызваны, усилены или заторможены: они находятся под контролем сознания.

Вегетативные компоненты, как правило, произвольно не контролируются. На этом основании вегетативную нервную систему называют автономной, или произвольной. Однако представление об автономности

вегетативной нервной системы является весьма условным, т.к. кора больших полушарий регулирует деятельность всех органов, иннервированных вегетативной нервной системой и координирует их деятельность в соответствии с текущими потребностями организма.

В зависимости от условий функционирования органов вегетативная нервная система оказывает на них корригирующее и пусковое влияние. Если орган обладает автоматией и непрерывно функционирует, а импульсы, приходящие по симпатическим или парасимпатическим нервам, только усиливают или ослабляют его деятельность, говорят о корригирующем влиянии.

Если же работа органа не является постоянной, а возбуждается импульсами, поступающими по симпатическим и парасимпатическим нервам, говорят о пусковом влиянии вегетативной нервной системы.

4. Вегетативные рефлексy

Через вегетативные симпатические и парасимпатические пути ЦНС осуществляет некоторые вегетативные рефлексy, начинающиеся с различных рецепторов внешней и внутренней среды: **висцеро-висцеральные** (с внутренних органов на внутренние органы, – например, дыхательно-сердечный рефлекс); **дермо-висцеральные** (с кожных покровов – изменение деятельности внутренних органов при раздражении активных точек кожи, например, иглоукалыванием, точечным массажем); с рецепторов глазного яблока – **глазо-сердечный рефлекс Ашнера** (урежение сердцебиений при надавливании на глазные яблоки – парасимпатический эффект); **моторно-висцеральные**, – например, ортостатическая проба (учащение сердцебиения при переходе из положения лежа в положение стоя – симпатический эффект) и др. (рис. 13). Они используются для оценки функционального состояния организма и особенно состояния вегетативной нервной системы (оценки влияния симпатического или парасимпатического ее отдела).

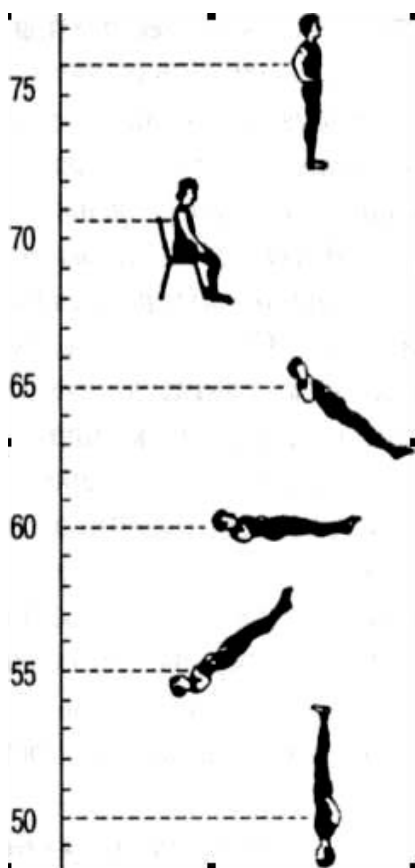


Рис. 13. Вегетативные рефлексy
(Влияние положения тела на частоту сердечных сокращений, по М. Р. Могендович, 1972)

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Охарактеризуйте соматические и вегетативные функции организма.
2. Какую нервную систему называют вегетативной?
3. Что является характерной особенностью эфферентных путей, входящих в рефлекторные дуги вегетативных рефлексов?
4. На какие отделы делится ВНС? Чем они отличаются между собой?
5. Где находятся центры:
 - симпатической;
 - парасимпатической нервной системы?
6. Где расположены ганглии:
 - симпатического;
 - парасимпатического отделов ВНС?
7. Какие нейроны называют:
 - преганглионарными;
 - постганглионарными?
8. Что такое симпатическая цепочка?
9. Проведение возбуждения в синапсах симпатического пути происходит с участием медиатора . . . , парасимпатического – с участием медиатора
10. Высшим подкорковым центром регуляции вегетативных функций является
11. Назовите функции:
 - симпатической;
 - парасимпатической нервной системы.
12. Что понимают под адаптационно-трофической функцией симпатической нервной системы?
13. Парасимпатические нервы не иннервируют
14. Приведите примеры вегетативных рефлексов.

Тесты

- a. Вегетативная нервная система (ВНС) регулирует работу:
 - a. всех внутренних органов;
 - б. скелетной мускулатуры;
 - в. только сердца.
2. Вегетативная нервная система отличается от соматической следующими признаками:
 - a. более тонкими (в 2 – 5 раз) нервными волокнами;
 - б. значительно медленнее проводит нервный импульс;
 - в. на пути от ЦНС к иннервируемому органу располагается вегетативный ганглий;
 - г. а + б + в.
3. Симпатический и парасимпатический отделы принадлежат:
 - a. к соматической;

- б. к вегетативной;
 - в. к центральной нервной системе.
4. Нервные волокна симпатического отдела вегетативной нервной системы выходят из боковых рогов спинного мозга в области:
- а. шейного отдела;
 - б. грудного и поясничного отделов;
 - в. крестцового отдела.
5. Нервные волокна парасимпатического отдела ВНС выходят:
- а. из крестцового отдела спинного мозга;
 - б. из среднего и продолговатого мозга;
 - в. а + б.
6. Ганглии симпатического отдела ВНС расположены:
- а. в виде двух цепочек, идущих вдоль грудного и поясничного отделов позвоночника;
 - б. около иннервируемых органов;
 - в. внутри иннервируемых органов.
7. Ганглии парасимпатического отдела расположены:
- а. около иннервируемых органов;
 - б. внутри иннервируемых органов;
 - в. в виде двух цепочек, идущих вдоль позвоночника;
 - г. а + б.
8. Симпатический и парасимпатический отделы нервной системы оказывают действие на функции органов:
- а. противоположное;
 - б. сходное;
 - в. усиливают действие друг друга.

Модуль 4

ИНТЕГРАТИВНЫЕ ФУНКЦИИ ЦНС

Лекция 10

ФУНКЦИИ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

1. Общая характеристика коры головного мозга.
2. Лимбическая система.
3. Кортиковые нейроны.
4. Функциональное значение различных корковых полей.

1. Общая характеристика коры головного мозга

У высших млекопитающих животных и человека ведущим отделом ЦНС является кора больших полушарий. В структурном отношении кора представляет собой слой серого вещества толщиной 2 – 3 мм, покрывающего весь мозг и, благодаря наличию большого числа складок, имеющего очень большую суммарную поверхность. Так, у человека поверхность коры превышает 1 500 см². Кора содержит, в среднем, около 14 млрд нервных клеток. Общее число образуемых ими синаптических переключений чрезвычайно велико (т.е. для коры характерно обилие межнейронных связей), что обеспечивает сложнейшие процессы обработки и хранения информации. Рост межнейронных связей продолжается, в основном, до 18 лет, а в ряде случаев и далее.

В соответствии с историей развития коры больших полушарий выделяют древнюю, старую и новую кору. Последняя особенно быстро развивалась в процессе эволюции млекопитающих, что проявляется в значительных отличиях между новой корой приматов и более примитивных видов животных.

Древняя (обонятельные луковицы, обонятельные тракты, обонятельные бугорки) и старая (поясная извилина, гиппокамп и миндалина) кора известны под названием обонятельный мозг. Все остальные области относятся к новой коре.

Древняя и старая кора вместе с некоторыми подкорковыми структурами составляют так называемую лимбическую систему.

2. Лимбическая система

Под лимбической системой понимают ряд корковых и подкорковых структур, функции которых связаны с организацией **мотивационно-эмоциональных реакций, процессами памяти и обучения** (*мотивация* – побуждение к действию). Лимбическая система придает информации, поступающей от внутренней среды организма и окружающего мира, то особое значение, которое она имеет для каждого человека и тем самым определяет его целенаправленную деятельность.

Корковые отделы лимбической системы, представляющие ее высший отдел, находятся на нижних и внутренних поверхностях больших полушарий (участки лобной коры, поясная извилина, или лимбическая кора, гиппокамп и др.). К подкорковым структурам лимбической системы относятся гипоталамус, некоторые ядра таламуса, среднего мозга и ретикулярной формации. Между всеми этими отделами имеются прямые и обратные связи, образующие так называемое «лимбическое кольцо».

Лимбическая система участвует в самых разнообразных проявлениях деятельности организма – в регуляции пищевого и питьевого поведения, цикла сон-бодрствование, в процессах формирования памятного следа (отложения и извлечения из памяти), в развитии агрессивно-оборонительных реакций, обеспечивая избирательный характер поведения. Она формирует положительные и отрицательные эмоции со всеми двигательными, вегетативными и гормональными их компонентами. Электрические раздражения различных участков лимбической системы через вживленные электроды (в эксперименте на животных, в клинике при лечении больных) выявили наличие **центров удовольствия**, формирующих положительные эмоции, и **неудовольствия**, формирующих отрицательные эмоции. Изолированное раздражение таких точек в глубоких структурах мозга человека вызывало появление чувства «беспричинной радости», «беспредметной тоски», «безотчетного страха».

3. Корковые нейроны

Нервные элементы коры больших полушарий ориентированы по-слоино, образуя 6 основных слоев (рис. 14).

Основными типами корковых клеток являются пирамидные и звездчатые нейроны.

Звездчатые нейроны связаны с процессами восприятия раздражений и объединением деятельности различных пирамидных нейронов.

Пирамидные нейроны осуществляют эфферентную функцию коры (преимущественно через пирамидный тракт) и внутрикорковые процессы взаимодействия между удаленными друг от друга нейронами. Наиболее крупные пирамидные клетки – **гигантские пирамиды Беца** находятся в передней центральной извилине (в V слое моторной зоны коры). Они превосходят своими размерами пирамидные нейроны всех остальных корковых полей. Их аксоны образуют наиболее быстропроводящие проекции пирамидного тракта, достигая каудальных сегментов спинного мозга. Окончания этих волокон образуют возбуждающие синапсы непосредственно на мотонейронах передних рогов спинного мозга. Т.е. пирамидные нейроны – главные эфферентные нейроны коры.

Функциональной единицей коры является вертикальная колонка взаимосвязанных нейронов. Вытянутые по вертикали крупные пирамидные клетки с расположенными над ними и под ними нейронами образуют функциональные объединения нейронов. Все нейроны вертикальной колонки отвечают на одно и то же афферентное раздражение (от одного и того же рецептора) одинаковой реакцией и совместно формируют эфферентные ответы пирамидных нейронов. По мере надобности вертикальные колонки могут объединяться в более крупные образования, обеспечивая сложные реакции.

4. Функциональное значение различных корковых полей

Афферентные импульсы, направляющиеся в кору больших полушарий, переключаются, в основном, на клетках ядер таламуса и оттуда про-

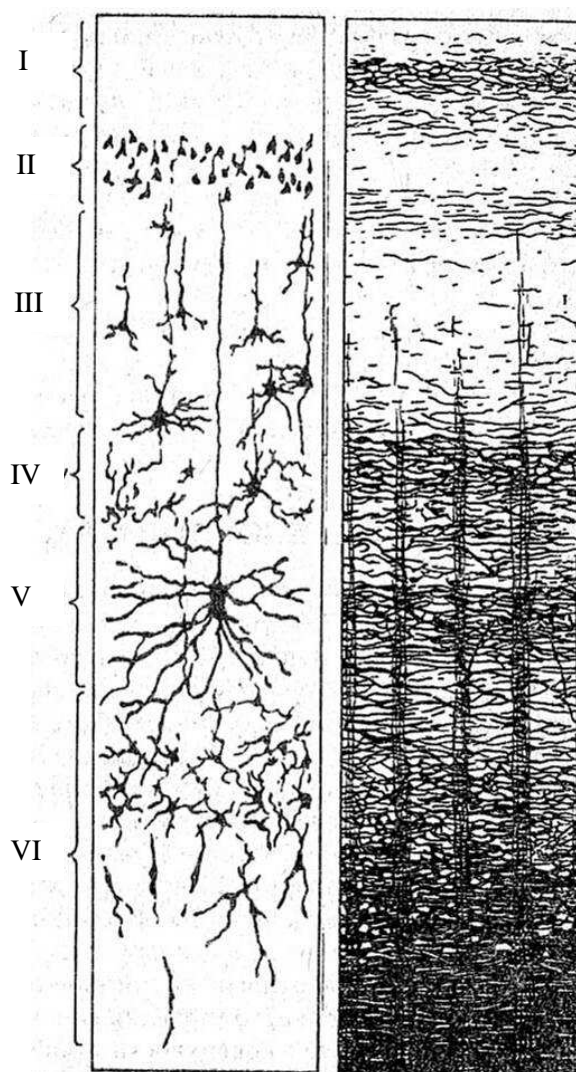


Рис. 14. Расположение нейронов и нервных волокон в коре больших полушарий:
I – VI – номера слоев коры

ещируются в определенные корковые поля (сенсорные зоны коры). По особенностям строения и функциональному значению отдельных корковых участков вся кора подразделяется на три основные группы полей – первичные, вторичные и третичные (рис. 15).

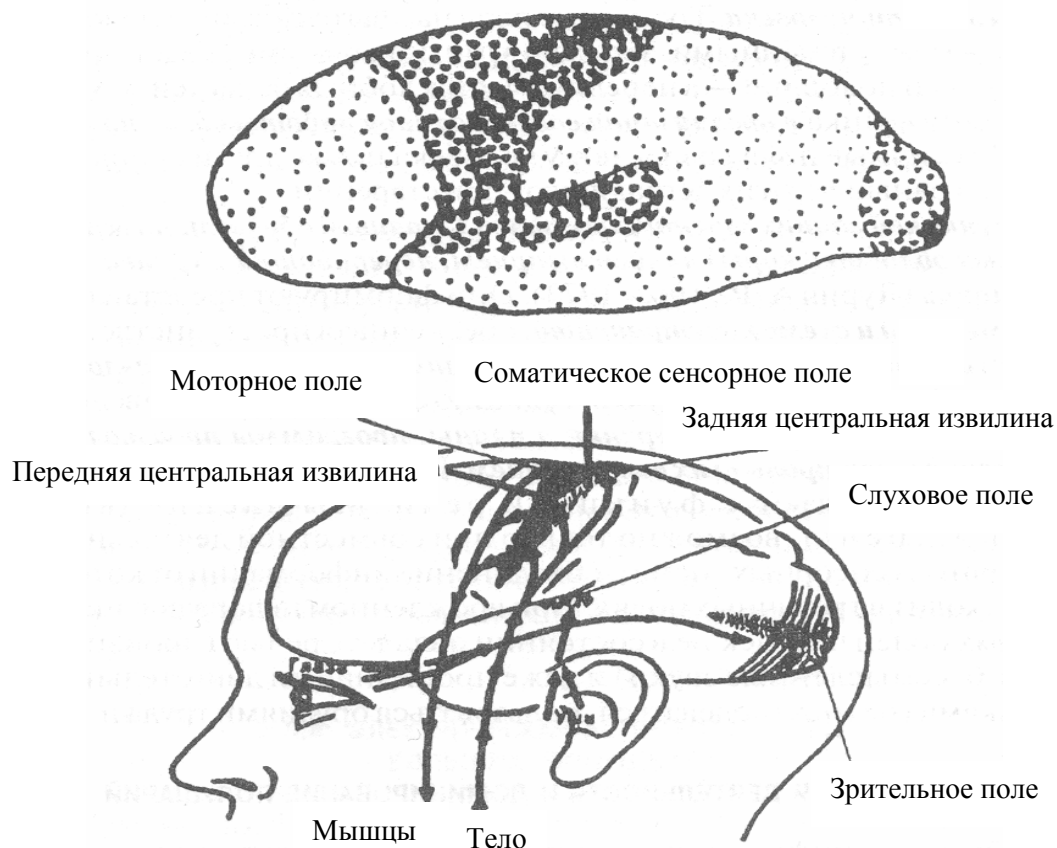


Рис. 15. Первичные, вторичные, третичные поля коры больших полушарий

Первичные поля связаны с органами чувств и органами движения на периферии. В каждом полушарии выделяются первичные зоны представительства различного рода чувствительности. Они обеспечивают возникновение ощущений. К ним относятся, например, поле болевой и мышечно-суставной чувствительности в задней центральной извилине коры (так называемая соматосенсорная зона), зрительное поле в затылочной области, слуховое поле в височной области и моторное поле в передней центральной извилине. В соматосенсорной зоне человека особенно большую поверхность занимает представительство рецепторов кисти рук, голосового аппарата и лица, значительно меньшую – туловища, бедра и голени. Эти различия отражают различия в количестве рецепторных образований, имеющих в коже туловища и наиболее чувствительных участков тела – губах, языке, подушечках пальцев (рис. 16).

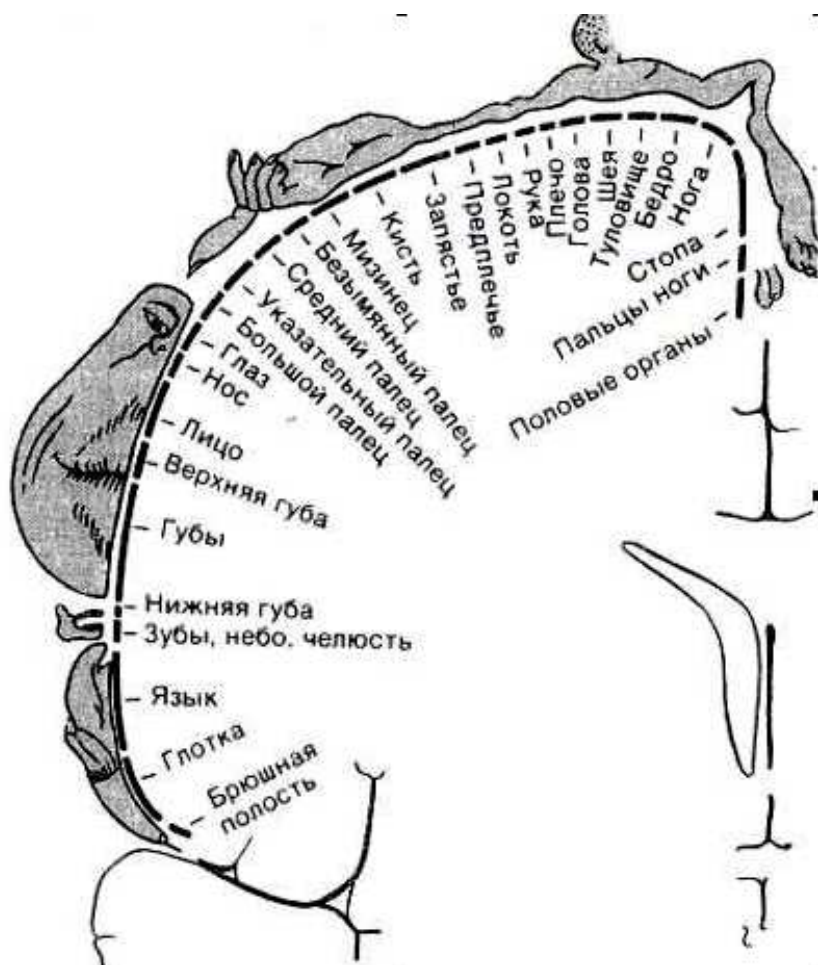


Рис. 16. Соматотопическая организация соматосенсорной зоны коры человека

Для моторной зоны коры характерна также строго топическая организация распределения двигательных функций. Слабое электрическое раздражение определенных точек моторной зоны вызывает движение определенных мышц противоположной половины тела. Как и в случае соматосенсорной зоны мышцы разных частей тела представлены неравномерно. Наиболее представлены мышцы пальцев, лицевая мускулатура, язык.

В первичных полях находятся высокоспециализированные клетки-определители или детекторы, избирательно реагирующие только на определенные раздражения. Например, в зрительной коре имеются нейроны-детекторы, возбуждающиеся только при включении или при выключении света, чувствительные лишь к определенной его интенсивности, к конкретным интервалам светового воздействия, к определенной длине волны и т.д. При разрушении первичных полей коры возникают так называемые корковая слепота, корковая глухота и т.п.

Вторичные поля расположены рядом с первичными. В них происходит осмысливание и узнавание звуковых, световых и других сигналов,

возникают сложные формы обобщенного восприятия. При поражении вторичных полей сохраняется способность видеть предметы, слышать звуки, но человек их не узнает, не помнит значения. Так, например, при электрическом раздражении 17-го поля (первичное поле зрительной сенсорной системы) человек испытывает световые ощущения. Повреждения полей 18 и 19 (вторичных) приводит к нарушению зрительной оценки, так что написанные или напечатанные слова не воспринимаются.

Третичные поля развиты практически только у человека. Это ассоциативные области коры, обеспечивающие высшие формы анализа и синтеза и формирующие целенаправленную поведенческую деятельность человека. Третичные поля находятся в задней половине коры (между теменными, затылочными и височными областями) и в передней половине (в передних частях лобных областей). Их роль особенно велика в организации согласованной работы обоих полушарий. Третичные поля созревают у человека позже других корковых полей и раньше других деградируют при старении.

Функцией задних третичных полей (главным образом, нижнетеменных областей коры) является прием, переработка и хранение информации (А. Р. Лурия, 1962, 1973). Они формируют представление о схеме тела и схеме пространства, обеспечивая пространственную ориентацию движений. Передние третичные поля (переднелобные области) выполняют общую регуляцию сложных форм поведения человека, формируя намерения и планы, программы произвольных движений и контроль за их выполнением. Развитие третичных полей у человека связывают с функцией речи. Мышление (внутренняя речь) возможно только при совместной деятельности различных сенсорных систем, объединение информации от которых происходит в третичных полях. При врожденном недоразвитии третичных полей человек не в состоянии овладеть речью (произносит лишь бессмысленные звуки) и даже простейшими двигательными навыками (не может одеваться, пользоваться орудиями труда и т.п.).

Лекция 11

ФУНКЦИИ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ (окончание)

1. Парная деятельность и доминирование полушарий.
2. Электрическая активность коры больших полушарий.
3. Кровоснабжение мозга и гематоэнцефалический барьер.

1. Парная деятельность и доминирование полушарий

Обработка информации осуществляется в результате парной деятельности обоих полушарий головного мозга. Однако, как правило, одно из полушарий является ведущим – доминантным. У большинства людей с ведущей правой рукой (правшей) доминантным является левое полушарие, а соподчиненным (субдоминантным) – правое полушарие.

Левое полушарие по сравнению с правым имеет более тонкое нейронное строение, большее богатство взаимосвязей нейронов, более концентрированное представительство функций и лучшие условия кровоснабжения. В левом доминантном полушарии находится моторный центр речи (центр Брока), обеспечивающий речевую деятельность, и сенсорный центр речи, осуществляющий понимание слов. Левое полушарие специализировано на тонком сенсомоторном контроле за движениями рук.

У человека различают три формы функциональной асимметрии: моторную, сенсорную и психическую. Как правило, у человека имеются ведущая рука, нога, глаз и ухо. Однако проблема функциональной асимметрии довольно сложна. Например, у человека-правши может быть ведущим левый глаз или левое ухо, сигналы от которых являются главенствующими. При этом в каждом полушарии могут быть представлены функции не только противоположной, но и одноименной стороны тела. В результате этого обеспечивается возможность замещения одного полушария другим в случае его повреждения, а также создается структурная основа для переменного доминирования полушарий при управлении движениями.

Психическая асимметрия проявляется в виде определенной специализации полушарий. Для левого полушария характерны аналитические процессы, последовательная обработка информации, в т.ч. с помощью речи, абстрактное мышление, оценка временных отношений, предвосхищение будущих событий, успешное решение вербально-логических задач. **В правом полушарии** информация обрабатывается целостно, синтетически (без расчленения на детали), с учетом прошлого опыта и без участия речи, преобладает предметное мышление. Эти особенности позволяют связывать с правым полушарием восприятие пространственных признаков и решение зрительно-пространственных задач. Функции правого полушария связаны с прошедшим временем, а левого – с будущим.

2. Электрическая активность коры больших полушарий

Изменения функционального состояния коры отражаются в записи ее электрической активности – электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Современ-

ные электроэнцефалографы усиливают потенциалы мозга в 2 – 3 млн раз и дают возможность исследовать ЭЭГ от многих точек коры одновременно, т.е. изучать системные процессы. Регистрация ЭЭГ производится в виде чернильной записи на бумаге, а также в виде целостной картины на схеме поверхности мозга, т.е. карты мозга (метод картирования) на экране мониторов современных компьютерных систем.

Различают определенные диапазоны частот, называемые ритмами ЭЭГ (рис. 17): в состоянии относительного покоя чаще всего регистрируется **альфа-ритм** (8 – 13 колебаний в 1 с); в состоянии активного внимания – **бета-ритм** (14 колебаний в 1 с и выше); при засыпании, некоторых эмоциональных состояниях – **тета-ритм** (4 – 7 колебаний в 1 с); при глубоком сне, потере сознания, наркозе – **дельта-ритм** (1 – 3 колебания в 1 с).

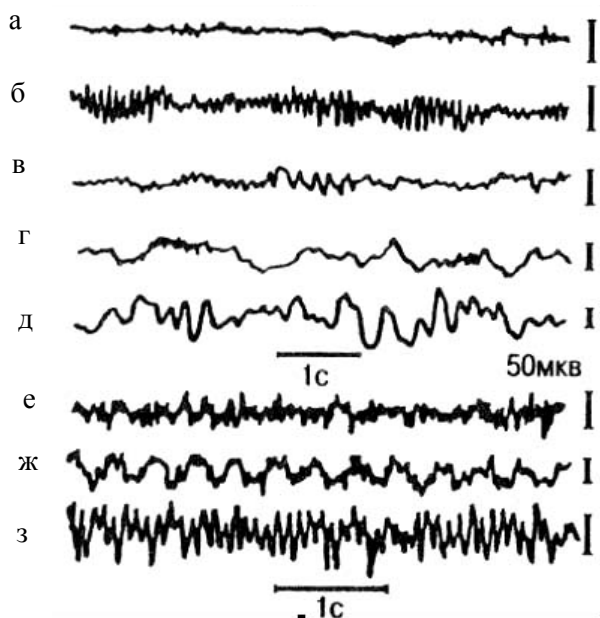


Рис. 17. ЭЭГ затылочной (а – д) и моторной (е – з) областей коры больших полушарий человека при различных состояниях и во время мышечной работы: а – активное состояние, глаза открыты (бета-ритм); б – покой, глаза закрыты (альфа-ритм); в – дремота (тета-ритм); г – засыпание; д – глубокий сон (дельта-ритм); е – непривычная или тяжелая работа – асинхронная частая активность (явление десинхронизации); ж – циклическая работа – медленные потенциалы в темпе движений («меченые ритмы» ЭЭГ); з – выполнение освоенного движения – появление альфа-ритма

В ЭЭГ отражаются особенности взаимодействия корковых нейронов при умственной и физической работе (М. Н. Ливанов, 1972). Отсутствие налаженной координации при выполнении непривычной или тяжелой работы приводит к так называемой десинхронизации ЭЭГ – быстрой асинхронной активности. По мере формирования двигательного навыка в ЭЭГ возникают явления синхронизации ЭЭГ – усиления взаимосвязанности (синхронности и синфазности) электрической активности различных областей коры, участвующих в управлении движениями. При циклической работе появляются медленные потенциалы в темпе выполняемого, воображаемого или предстоящего движения – «меченые ритмы» (Е. Б. Сологуб, 1973).

Помимо фоновой активности в ЭЭГ выделяют отдельные потенциалы, связанные с какими-либо событиями: вызванные потенциалы, возникающие в ответ на внешние раздражения (слуховые, зрительные и др.); по-

тенциалы, отражающие мозговые процессы при подготовке, осуществлении и окончании отдельных двигательных актов – это «**волна ожидания**», или условная негативная волна (Г. Уолтер, 1966), премоторные, моторные и финальные потенциалы и др. Кроме того, регистрируют различные сверхмедленные колебания длительностью от нескольких секунд до десятков минут (в частности, так называемые «омега-потенциалы» и др.), которые отражают биохимические процессы регуляции функций и психической деятельности.

Таким образом, ЭЭГ позволяет судить о функциональном состоянии коры, например, о глубине наркоза, о наличии в определенных ее зонах патологических процессов, что широко используется в клинике для установки диагноза. Так, например, у больных эпилепсией наблюдаются на ЭЭГ судорожные пиковые разряды, остроконечные волны. При диффузных органических поражениях головного мозга, его травмах или коме наблюдаются замедленные и нерегулярные волны и т.д. Местные изменения ЭЭГ часто возникают при опухолях. ЭЭГ все чаще используют в сомнительных случаях для констатации смерти (плоская ЭЭГ).

3. Кровоснабжение мозга и гематоэнцефалический барьер

Непрерывное снабжение головного мозга кровью (*2 сонные и 2 позвоночные артерии образуют артериальный круг большого мозга*) – основное условие его нормальной деятельности. Никакие другие клетки так быстро, как нервные, не перестают функционировать при резком уменьшении кровоснабжения. Причиной этого является большая потребность мозга в кислороде и питательных веществах, в частности, в глюкозе.

Головной мозг потребляет приблизительно 50 мл кислорода в 1 мин, что составляет около 20 % общего потребления кислорода в покое.

Внутри мозга и под его оболочками имеются большие пространства, заполненные спинномозговой жидкостью, или ликвором.

Ликвор – внутренняя среда мозга, поддерживающая его солевой состав и осмотическое давление. Кроме того, ликвор является гидравлической подушкой, создающей надежную механическую защиту нервных клеток. Нарушение циркуляции ликвора ведет к расстройствам деятельности ЦНС.

Ликвор является питательной средой мозга, и с его током удаляются из мозга и поступают в кровь продукты распада, образующиеся в процессе обмена веществ тканей мозга.

Состав ликвора зависит от свойств так называемого гематоэнцефалического барьера. Таким барьером являются стенки капилляров мозга,

разделяющие кровь и ликвор, а также, возможно, некоторые нейроглиальные клетки. Мембраны, разделяющие кровь и ликвор, обладают избирательной проницаемостью, т.е. одни вещества пропускают, другие нет.

Таким образом, для мозга характерно наличие жесткого барьера для многих веществ, находящихся в крови, в т.ч. для гормонов, БАВ, антибиотиков, иммунных тел, соединений йода, солей азотной кислоты и т.д. Легко проходят через барьер в ликвор алкоголь, никотин, хлороформ, алкалоид стрихнин, морфин, столбнячный токсин. Этим, по-видимому, объясняется быстрое действие на нервную систему этих веществ.

Рекомендуют вводить лекарственные вещества, минуя гематоэнцефалический барьер, непосредственно в ликвор при инфекционных заболеваниях мозга, а также при необходимости непосредственного воздействия некоторых химических веществ на ЦНС.

Лекция 12 ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ (ВНД)

1. Основы учения о ВНД.
2. Условия образования и разновидности условных рефлексов.

1. Основы учения о ВНД

Кора больших полушарий и подкорковые образования являются высшим отделом ЦНС позвоночных животных и человека. Функции этого отдела – осуществление сложных рефлекторных реакций, составляющих основу ВНД (поведения) организма. **ВНД – деятельность высших отделов ЦНС, обеспечивающая наиболее совершенное приспособление животных и человека в окружающей среде.** В основе ВНД лежат условные рефлексы и сложные безусловные рефлексы (инстинкты, эмоции и др.).

Впервые представление о рефлекторном характере деятельности высших отделов головного мозга было разработано И. М. Сеченовым в книге «Рефлексы головного мозга» (1863). Идеи Сеченова получили блестящее развитие в трудах И. П. Павлова, открывшего пути объективного экспериментального исследования функций коры больших полушарий, разработавшего метод условных рефлексов и создавшего учение о ВНД.

Развивая идеи И. М. Сеченова о рефлекторной основе поведенческой деятельности целостного организма, И. П. Павлов пришел к мысли, что в изменяющихся условиях внешней среды недостаточно обладать стандартными рефлекторными реакциями, требуется выработка новых рефлексов,

адекватных новым условиям существования. *Впервые об условных рефлексах он заговорил в известной мадридской речи в 1903 г.*

И. П. Павлов показал, что в то время как в нижележащих отделах ЦНС рефлекторные реакции осуществляются врожденными нервными путями, в коре большого мозга нервные связи вырабатываются заново в процессе жизни животных и человека в результате сочетания бесчисленных, действующих на организм и воспринимаемых корой, раздражений.

Открытие этого факта позволило разделить всю совокупность рефлексов в организме на 2 группы: безусловные и условные.

Условные рефлексы – это рефлексы, приобретаемые в течение жизни **на базе безусловных рефлексов** под влиянием определенных факторов окружающей среды. Условные рефлексы по многим признакам отличаются от безусловных (табл. 1).

Таблица 1

Различия условных и безусловных рефлексов

№	Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
1	Врожденные, наследственно передающиеся реакции организма	Приобретенные в процессе индивидуального развития, на основе жизненного опыта реакции
2	Постоянно существующие реакции	Временно существующие реакции, т.е. в зависимости от определенных условий могут выработаться, закрепиться или исчезнуть
3	Видовые рефлексы, т.е. свойственны всем представителям данного вида	Индивидуальные рефлексы, т.е. у одних представителей данного вида могут быть, а у других отсутствуют
4	Имеются готовые рефлекторные дуги	Образуются новые рефлекторные дуги
5	Осуществляются всеми отделами ЦНС (на уровне спинного мозга и ствола мозга)	Осуществляются ведущими отделами ЦНС
6	Отличаются наличием специфического рецептивного поля	Не имеет специфического рецептивного поля. Могут образоваться на любые раздражения любого рецептивного поля

2. Условия образования и разновидности условных рефлексов

Как было сказано выше, условные рефлексы у млекопитающих и человека осуществляются корой больших полушарий (в этом также принимают участие таламический отдел промежуточного мозга и в ряде случаев подкорковые ядра).

И. П. Павловым была разработана **объективная методика** изучения приобретаемых (или условных) рефлексов, которая основывалась на **изоляции обследуемого организма от посторонних раздражений** и на **точ-**

ной регистрации сигнала и ответа на него. Исследования проводились на собаках в звукоизолированных камерах («башнях молчания»), куда подавались дозированные раздражения светом, звуком и пр. (рис. 18). В качестве ответной реакции было выбрано выделение слюны, которая отводилась от одного из слюнных протоков, выведенного на наружную поверхность щеки (**методика фистулы слюнной железы**).

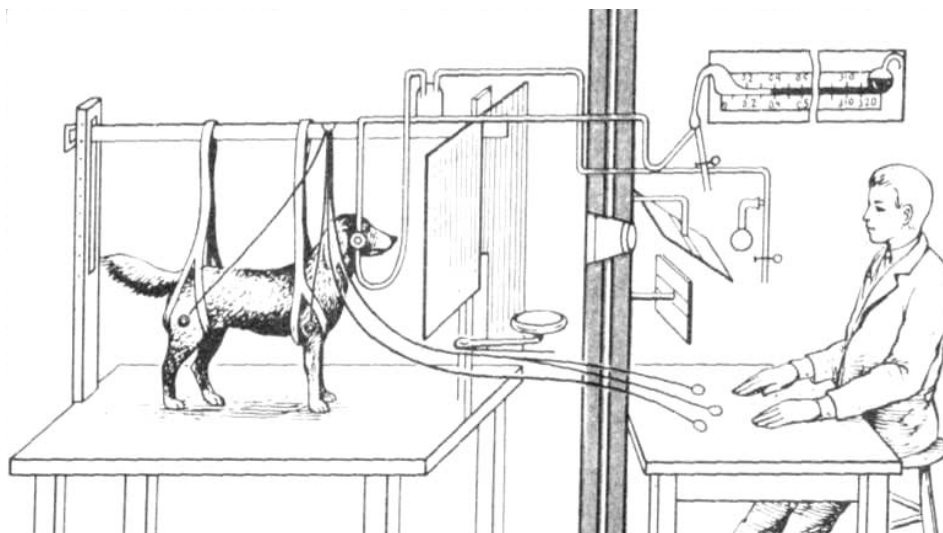


Рис. 18. Схематическое изображение обстановки исследования условных пищевых рефлексов (по И. П. Павлову)

В процессе выработки приобретаемых рефлексов должны соблюдаться следующие условия:

- сочетание любого индифферентного (безразличного, т.е. не относящегося к данному виду деятельности) раздражителя с каким-либо значимым безусловным раздражением (например, пищевым) – **методика безусловного подкрепления**;
- индифферентное раздражение должно предшествовать безусловному, чтобы приобрести сигнальное значение;
- сочетание условного и безусловного раздражителей должно повторяться несколько раз;
- нервные центры, к которым адресованы раздражения, должны быть в состоянии оптимального возбуждения.

Например, после предварительного изолированного действия светового сигнала собаке подавалось подкрепление – мясо-сухарный порошок и регистрировалось выделение слюны. После ряда сочетаний этих сигналов уже одно только включение света вызывало выделение слюны, т.е. был выработан новый рефлекс, **биологический смысл** которого заключался в **подготовке организма к приему пищи**.

Механизм образования условного рефлекса заключался в **формировании новой рефлекторной дуги**, в которой к эфферентной части безусловного рефлекса присоединялось новое афферентное начало рефлекторной дуги, идущее от зрительных путей. Между центрами этих исходных рефлексов (центром слюноотделения и центром зрения) сформировалась новая связь, которую И. П. Павлов назвал **временной связью**, т.к. в случае прекращения подачи пищи после светового сигнала слюнный условный рефлекс исчезал.

Схематично принцип образования условного рефлекса сводится к следующему. При действии условного раздражителя в коре возникает очаг возбуждения. Последующее действие безусловного раздражителя (пищи) сопровождается появлением второго очага возбуждения. Между ними устанавливается временная связь. После нескольких сочетаний условного и безусловного раздражителей она становится более прочной. Благодаря наличию такой связи, действие условного раздражителя без подкрепления безусловным вызывает возникновение двух очагов возбуждения и ответную реакцию, соответствующую безусловному рефлексу.

В ходе **выработки условного рефлекса** наблюдались определенные **фазы** этого процесса:

1. **фаза генерализации** – обобщенное восприятие сигнала, когда условная реакция наблюдалась на любой сходный сигнал, основой чего были процессы **иррадиации возбуждения** в коре больших полушарий;
2. **фаза концентрации возбуждения** – реакция только на конкретный сигнал, что проявлялось за счет вырабатываемого **условного торможения** на посторонние неподкрепляемые сигналы;
3. **фаза стабилизации** – упрочения условного рефлекса.

В дальнейших исследованиях условные рефлексы были выработаны в разнообразных экспериментальных условиях (в том числе в условиях свободного поведения) у различных животных, птиц, рыб, черепах, даже у амёб.

Изучение биопотенциалов коры больших полушарий показало, что условием образования временной связи между изучаемыми корковыми центрами является пространственная синхронизация их электрической активности (М. Н. Ливанов, 1972).

Классификация условных рефлексов. Единой классификации условных рефлексов не существует. Различают различные **разновидности условных рефлексов**:

- **натуральные** – на сигналы, характеризующие безусловные раздражители (например, запах мяса для слюнного рефлекса) и **искусственные** – на посторонние сигналы (например, запах мяты);

- **наличные и следовые** – на условный сигнал, непосредственно предшествующий безусловному подкреплению, и на его следовое влияние;
- **положительные** – с активным проявлением ответной реакции и **отрицательные** – с ее торможением;
- **условные рефлексy на время** – при ритмической подаче условных сигналов ответная реакция появляется через заданный интервал даже при отсутствии очередного сигнала, например, кормление по утрам;
- **условные рефлексy первого порядка** – на один предшествующий условный раздражитель (свет – пища) – и **более высоких порядков**, когда безусловному подкреплению предшествует сочетание двух последовательно подающихся сигналов (свет + звук) – условный рефлекс **второго порядка**, трех сигналов (свет + звук + касалка) – условный рефлекс **третьего** порядка и т.д. У собак вырабатываются, в основном, рефлексy третьего порядка, у обезьян – четвертого, у грудного ребенка – 5 – 6 порядка, у взрослого человека – двадцатого и более порядков. Освоение речи человеком представляет собой формирование огромной цепи условно-условных рефлексов, не требующих специального подкрепления.

Лекция 13

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ (ВНД) (окончание)

1. Торможение условных рефлексов.
2. Типы ВНД.
3. Первая и вторая сигнальная системы.
4. Динамический стереотип.

1. Торможение условных рефлексов

При действии разнообразных посторонних раздражителей условные рефлексy легко подвергаются торможению.

По своему происхождению **торможение условных рефлексов может быть безусловным (врожденным) и условным (выработанным в течение жизни)**. К безусловному торможению относят:

1. **охранительное, или запредельное, торможение.** Чрезмерно сильное или длительное раздражение приводит к противоположному результату – ослаблению, торможению условного рефлекса.

Оно препятствует истощающему действию на нервные клетки чрезмерно сильных и продолжительных раздражений;

2. **внешнее торможение** условных рефлексов посторонними для центров условного рефлекса раздражителями. Всякий новый раздражитель вызывает у животного ориентировочный рефлекс, который тормозит условную реакцию. Например, болевое раздражение резко тормозит пищевые условные рефлексы. Переполнение мочевого пузыря, рвота, половое возбуждение и т.п. вызывают угнетение условных пищевых рефлексов. *Примером может служить также нарушение непрочного двигательного навыка у спортсмена в необычных условиях соревнований.*

Эти виды торможения связаны с врожденными свойствами нервной системы, их не нужно вырабатывать, поэтому их и относят к безусловным.

Условное торможение – внутреннее торможение.

Условное торможение вырабатывается при отсутствии подкрепления условного сигнала. Различают несколько видов условного торможения: угасательное, дифференцировочное, запаздывающее и условный тормоз.

Угасание развивается при повторении условного сигнала без подкрепления. Например, имея прочный слюнный условный рефлекс у собаки на вспышку света и затем применяя свет без подкрепления, можно получить последовательно следующие условные ответы – 10, 8, 6, 4, 5, 2, 0, 0, 0 капель слюны.

Дифференцировочное торможение вырабатывается при подкреплении одного условного сигнала (например, звук с частотой 500 Гц) и отсутствии подкрепления сходных с ним сигналов (звук 1 000, 200 и 100 Гц), на которые первоначально (в период генерализации условного рефлекса) получался условный ответ. Этот вид торможения, в частности, позволяет спортсмену отдифференцировать сокращения ненужных мышц при выработке двигательного навыка, т.е. имеет важное координационное значение. *Процесс воспитания человека сопровождается постоянной дифференцировкой подкрепляемых и осуждаемых обществом поведенческих реакций (что такое «хорошо» и что такое «плохо»).*

Запаздывающее торможение формируется при отдалении на определенный отрезок времени подкрепления от условного сигнала. В этом случае сразу после условного сигнала реакция отсутствует (тормозится), но перед моментом подкрепления обнаруживается.

Условный тормоз. Этот вид торможения вырабатывается на фоне наличного условного рефлекса: если к данному сигналу присоединить новый раздражитель и это сочетание не подкреплять. Например, стук метронома → пища; стук метронома + звонок → без подкрепления. Происхо-

дит торможение. Добавочный раздражитель (звонок) приобретает самостоятельное тормозящее значение: он начинает тормозить условный рефлекс не только на метроном, но и на другие условные раздражители, с которыми раньше не сочетался.

2. Типы ВНД

Исследования условных рефлексов, отражающих свойства нервной системы, выявили различия этих свойств у разных подопытных животных. Оказалось, что у одних собак условные рефлексы вырабатываются быстро и прочно, а у других – с трудом и легко угасают.

Случившееся в 1924 г. в Ленинграде сильное наводнение грозило затопить клетки с подопытными собаками, которые испытали сильный стресс. На следующий день обнаружилось, что у некоторых из них пропали прочно выработанные условные рефлексы, но у других рефлексы сохранились. Это навело И. П. Павлова на мысль о различных **типах нервной системы** у животных. **В качестве основных свойств нервной системы И. П. Павлов рассматривал силу возбуждения и торможения, их уравновешенность и подвижность.**

С учетом этих свойств им были выделены следующие **4 типа высшей нервной деятельности**, которые оказались сходными с 4 темпераментами, выделенными еще Гиппократом в V в. до н. э.

1. **Тип сильный неуравновешенный (холерик).** Характеризуется сильными процессами возбуждения и **более слабыми процессами торможения**, поэтому легко возбуждается и с трудом затормаживает свои реакции.
2. **Тип сильный уравновешенный и высокоподвижный (сангвиник).** Отличается сильными уравновешенными и высокоподвижными процессами возбуждения и торможения. Легко переключается с одной формы деятельности на другую, **быстро адаптируется** к новой ситуации.
3. **Тип сильный уравновешенный инертный (флегматик).** Имеет **сильные и уравновешенные** процессы возбуждения и торможения, но малоподвижный – **медленно переключающийся** с возбуждения на торможение и обратно. С трудом переходит от одного вида деятельности к другому, зато **вынослив при длительной работе**. Медленно, но **прочно адаптируется** к необычным условиям внешней среды.
4. **Тип слабый (меланхолик).** Характеризуется **слабыми процессами возбуждения и торможения**, с некоторым преобладанием

тормозного процесса, **мало адаптивен**, подвержен неврозам. Зато обладает высокой чувствительностью к слабым раздражениям и может их легко дифференцировать.

Описанные типы имеются у животных и человека. Они представляют собой лишь крайние проявления особенностей нервной системы, между которыми может быть значительное число переходных типов.

3. Первая и вторая сигнальные системы

Кроме того, И. П. Павлов выделил **специфически человеческие типы ВНД**, связанные с наличием у человека особой – второй сигнальной системы – **слова видимого, слышимого, написанного, произносимого** – в отличие от первой сигнальной системы, общей для человека и животных, – **непосредственных раздражителей внешней или внутренней среды организма.**

У человека в процессе трудовой деятельности и социального развития появилась, развилась и усовершенствовалась так называемая **вторая сигнальная система**, связанная со словесными сигналами, с речью.

Она формируется у человека в первые годы жизни. Способность понимать, а потом и произносить слова развивается у ребенка в результате ассоциации определенных звуков (слов) со зрительными, тактильными и другими впечатлениями о внешних объектах. Ребенок прикоснулся к горячему предмету: больно – отдернул руку. При этом услышал слова: «горячо», «больно». В другой раз, когда ребенок услышит слово «горячо», он отдергивает руку, не коснувшись еще горячего предмета. Какой же здесь рефлекс? Что же было сигналом к отдергиванию руки? Таким сигналом было слово «горячо», которое обозначило свойство предмета. Все эти слова, связанные с реальным раздражением и событием, запоминаются, и строится система отношений с внешней средой. Для формирования второй сигнальной системы необходимо сочетание словесного обозначения предметов, явлений и людей с конкретными их образами.

Слово, по выражению, И. П. Павлова, **это сигнал сигналов.** Постепенно развивается мозг, особенно, лобные доли полушарий. На базе условных рефлексов у ребенка формируется речь. Ребенок раньше начинает понимать слова, а затем употреблять их. Слово становится раньше условным сигналом, чем условной реакцией, ответом: растет запас слов, развивается мысль, сознание. Слово является основой развития отвлеченного человеческого мышления.

Речь развивается в общении с людьми. Во всех случаях выросшие среди животных люди не обладали речью и сознанием. В 1927 г. в Индии

были найдены две девочки – двух и семи лет. Старшая через 2 года знала всего 6 слов.

Вторая сигнальная система чрезвычайно расширила адаптационные возможности человека. Ее свойствами являются – **обобщение сигналов I и II** сигнальной системы, появление **абстракций** (сложных комплексных понятий – *мужество, ярость, доброта* и пр.), возможность **передачи накопленного опыта** предшествующих поколений последующим (возникновение науки, культуры и пр.). Вторая сигнальная система таким образом **составила основу** письменной и устной речи, появления математических и нотных символов, **абстрактного мышления** человека. Ее деятельность связывают с **функциями третичных полей коры больших полушарий**, преимущественно левого полушария у правой, где находятся центры речи.

В связи с различным соотношением у людей реакций, связанных с преобладанием I или II сигнальной системы, И. П. Павлов различал **специфически человеческие типы** нервной системы: «**мыслительный**» (с преобладанием второй сигнальной системы) и «**художественный**» (с преобладанием первой сигнальной системы). Среди взрослых людей количество лиц с преобладанием второй сигнальной системы составляет около половины населения. Около 25 % составляют лица с преобладанием первой сигнальной системы и примерно 25 % – лица, имеющие равновесие обеих систем. Соответственно этим типам в настоящее время различают **две основные формы интеллекта человека: невербальный интеллект**, отражающий природные возможности индивида манипулировать с непосредственными (особенно зрительно-пространственными) раздражителями, и **вербальный интеллект**, отражающий способность манипулировать со словесным материалом, что определяет характер поведенческих реакций, в т.ч. и в спорте.

4. Динамический стереотип

В жизни обычно встречаются не отдельные условные рефлексy, а сложные их комплексы, в которых они сочетаются с безусловными рефлексами (двигательными, сердечно-сосудистыми, дыхательными и пр.). Систему условных и безусловных рефлексов И. П. Павлов назвал **динамическим стереотипом**. Она **вырабатывается при повторении одного и того же порядка раздражений (ситуаций)** и, соответственно, выражается в цепи закрепленных ответных реакций, т.е. **стереотипе**. Но при этом изменение внешних условий может вызвать перестройку этой системы или ее разрушение, что отмечается термином – **динамический**.

Например, у собаки выработан динамический стереотип на определенный порядок из 6 раздражителей, и имеются на них закрепленные условные величины слюноотделения, специфические для каждого сигнала:

1. свет – 12 капель;
2. звук – 20 кап.;
3. метроном 120 уд/с – 10 кап.;
4. метроном 60 уд/с (неподкрепляемый раздражитель) – 0 кап.;
5. свет – 12 кап.;
6. звук – 20 кап.

Если теперь подавать один и тот же сигнал, то ответная цепь реакций сохранится прежней:

1. свет – 12 кап.;
2. свет – 20 кап.;
3. свет – 10 кап.;
4. свет – 0 кап.;
5. свет – 12 кап.;
6. свет – 20 кап.

Однако изолированное включение светового раздражения сохраняет обычный ответ – 12 кап.

Следовательно, в коре больших полушарий собаки образована **цепь последовательно возбуждающихся или затормаживающихся нервных центров**, в которой активность одного (каждого) автоматически вызывает включение следующего. *Подобный стереотип возникает у спортсмена при выработке двигательного навыка, особенно при выполнении стандартных движений. Такой стереотип, связанный с цепью моторных актов, А. Н. Крестовников назвал **двигательный динамический стереотип**. Он легче образуется при выполнении циклических упражнений, чем ациклических.*

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. У высших млекопитающих животных и человека ведущим отделом ЦНС является
2. Что понимают под «древней», «старой» и «новой» корой?
3. Какие функции выполняет лимбическая система?
4. Назовите основные типы корковых нейронов, их функции.
5. Главные эфферентные нейроны коры –
6. Что является функциональной единицей коры?
7. В чем состоит функциональное значение различных корковых полей?
8. Что такое корковая слепота; корковая глухота и т.п.?

9. Назовите три основные группы корковых полей.
10. Первичные корковые поля обеспечивают возникновение
11. Развитие третичных полей у человека связывают с функцией
12. Где находятся зрительные; слуховые; моторные; соматосенсорные зоны коры больших полушарий?
13. Как Вы понимаете выражение «доминирование полушарий»?
14. Перечислите формы функциональной асимметрии у человека.
15. В чем проявляется психическая асимметрия?
16. В чем заключается метод ЭЭГ?
17. Назовите ритмы ЭЭГ. Каким функциональным состояниям они соответствуют?
18. Какое значение имеет кровоснабжение мозга?
19. Что такое ликвор? От чего зависит состав ликвора?
20. Что представляет собой гематоэнцефалический барьер?
21. Чем можно объяснить быстрое действие на нервную систему никотина, алкоголя, морфина?
22. Кем было создано учение о ВНД?
23. Дайте определение ВНД.
24. В основе ВНД лежат
25. Какие рефлексы называют условными?
26. Укажите основные различия условных и безусловных рефлексов.
27. Какие условия должны соблюдаться для выработки условных рефлексов?
28. В чем заключается механизм образования условных рефлексов?
29. Что такое «временная связь» (по И. П. Павлову)?
30. Перечислите 3 фазы процесса выработки условного рефлекса.
31. Назовите разновидности условных рефлексов.
32. Что понимают под рефлексами первого и более высоких порядков?
33. Какие виды торможения условных рефлексов Вы знаете?
34. Перечислите виды безусловного торможения; условного торможения. При каких условиях они вырабатываются?
35. Назовите известные Вам типы ВНД. Чем они отличаются друг от друга?
36. Что понимают под 1-ой сигнальной системой; под 2-ой сигнальной системой?
37. Назовите свойства 2-ой сигнальной системы.
38. Назовите специфически человеческие типы нервной системы (по И. П. Павлову).
39. Назовите две основные формы интеллекта человека.
40. Что называют динамическим стереотипом? Как он вырабатывается?

Тесты

1. Передний мозг представлен:
 - а. большими полушариями;
 - б. мозолистым телом, соединяющим левое и правое полушария;
 - в. корой головного мозга;
 - г. а + б + в.
2. Число нейронов в коре составляет (млрд):
 - а. 50;

- б. 14 – 16;
 - в. 8 – 10.
3. Кора переднего мозга имеет толщину (мм):
- а. 0,5 – 1;
 - б. 1,5 – 4,5;
 - в. 4 – 8.
4. Количество слоев нервных клеток в коре составляет:
- а. 5;
 - б. 6;
 - в. 8.
5. Зрительная зона коры расположена в доле:
- а. височной;
 - б. теменной;
 - в. затылочной.
6. Слуховая и обонятельная зоны коры расположены в доле:
- а. височной;
 - б. лобной;
 - в. затылочной.
7. Центры речи, письма, личностных качеств располагаются в доле коры:
- а. височной;
 - б. затылочной;
 - в. лобной.
8. Безусловные, или врожденные, рефлексы характеризуются:
- а. видовой специфичностью;
 - б. относительным постоянством;
 - в. осуществляются при участии спинного мозга, ствола и подкорковой области головного мозга;
 - г. а + б + в.
9. Образование условного рефлекса происходит:
- а. при участии коры головного мозга
 - б. при действии любого условного раздражителя, по времени совпадающего с безусловным;
 - в. при неоднократном подкреплении действием безусловного раздражителя;
 - г. а + б + в.
10. Угасание условного рефлекса происходит под влиянием:
- а. внешнего торможения, т.е. действия нового относительно сильного раздражителя;
 - б. внутреннего торможения, т.е. неподкрепления условного раздражителя безусловным;
 - в. а + б.

Модуль 5

НЕРВНО-МЫШЕЧНЫЙ АППАРАТ

Лекция 14 ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

1. Функциональная организация скелетных мышц.
2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна.

1. Функциональная организация скелетных мышц

У позвоночных животных и человека существует 3 вида мышц: поперечнополосатые скелетные мышцы, особая поперечнополосатая сердечная мышца и гладкие мышцы внутренних органов, сосудов и кожи. Все они различаются строением и физиологическими свойствами.

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** (являющимися отростками нервных клеток – мотонейронов, расположенных в передних рогах спинного мозга или в двигательном ядре черепного нерва), передающими из центров моторные команды;
- **чувствительными нервами**, несущими в центры информацию о напряжении и движении мышц;
- **симпатическими нервными волокнами**, влияющими на обменные процессы в мышце.

Функции скелетных мышц заключаются:

- в перемещении тела в пространстве (локомоция);
- в перемещении частей тела друг относительно друга;
- в поддержании позы тела.

Кроме того, один из результатов мышечного сокращения – выработка тепла.

Функциональной единицей мышцы является **двигательная единица (ДЕ)**, состоящая из мотонейрона спинного мозга, его аксона (двигательного нерва) с многочисленными окончаниями и иннервируемых им мышечных волокон. **Возбуждение мотонейрона вызывает одновременное сокращение всех входящих в эту единицу мышечных волокон.** Двигательные еди-

ницы небольших мышц содержат малое число мышечных волокон (ДЕ мышц глазного яблока 3 – 6 волокон, мышц пальцев руки 10 – 25 волокон), а ДЕ крупных мышц туловища и конечностей – до нескольких тысяч (например, ДЕ икроножной мышцы человека – около 2 000 мышечных волокон).

Мелкие мышцы иннервируются из одного сегмента спинного мозга, а крупные мышцы – мотонейронами 2 – 3 спинальных сегментов. **Мотонейроны, иннервирующие одну мышцу, составляют общий мотонейронный пул**, в котором могут находиться мотонейроны различных размеров. **Большие ДЕ** образованы крупными мотонейронами, которые имеют толстые аксоны, множество концевых разветвлений и большое число связанных с ними мышечных волокон. Такие ДЕ имеют низкую возбудимость, генерируют высокую частоту нервных импульсов (порядка 20 – 50 импульсов в 1 с) и характеризуются высокой скоростью проведения возбуждения. **Они включаются в работу лишь при высоких нагрузках** на мышцу. **Мелкие ДЕ** имеют мотонейроны небольших размеров, тонкие и медленно проводящие аксоны, малое число мышечных волокон. **Они легко возбудимы и включаются в работу при незначительных мышечных усилиях.**

Нарастание нагрузки вызывает активацию различных ДЕ скелетной мышцы в соответствии с их размерами – от меньших к большим (правило Хеннемана).

Мышечное волокно представляет собой вытянутую клетку (ее диаметр около 10 – 100 мкм, а длина 10 – 12 см). Волокно окружено оболочкой – сарколеммой, внутреннее содержимое – саркоплазма, в которой расположены ядро, энергетические центры – митохондрии, белковые депо – рибосомы, лизосомы, сократительные элементы – миофибриллы, а также замкнутая система продольных трубочек и цистерн, расположенных вдоль миофибрилл и содержащих ионы Ca^{2+} , – саркоплазматический ретикулум (СПР). Поверхностная мембрана клетки через равные промежутки образует **поперечные трубочки**, входящие внутрь мышечного волокна, по которым внутрь клетки проникает потенциал действия при ее возбуждении.

Структура миофибрилл и ее изменения при сокращении. С помощью электронного микроскопа установлено, что каждая **миофибрилла** мышечного волокна диаметром около 1 – 2 мкм, длиной 2 – 2,5 мкм состоит из протофибрилл, представляющих собой удлиненные полимеризованные молекулы сократительных белков актина и миозина. Миозиновые протофибриллы (нити) вдвое толще актиновых филаментов. Они расположены таким образом, что вокруг миозиновых нитей находится 6 актиновых нитей, а вокруг каждой актиновой – 3 миозиновых.

Миофибриллы представляют собой сократительный аппарат мышечного волокна. В поперечнополосатых мышечных волокнах они разделены на правильно чередующиеся участки (диски), обладающие разными оптическими свойствами (рис. 19). Одни участки анизотропны (их обозначают буквой А), т.е. обладают двойным лучепреломлением. В обычном свете они выглядят темными, а в поляризованном – прозрачными в продольном направлении и непрозрачными в поперечном. Другие участки в обычном свете выглядят светлыми – они изотропны (их обозначают буквой I). В середине диска А различается светлая полоска Н, посередине диска I – темная полоска Z, представляющая собой тонкую мембрану, сквозь поры которой проходят миофибриллы.

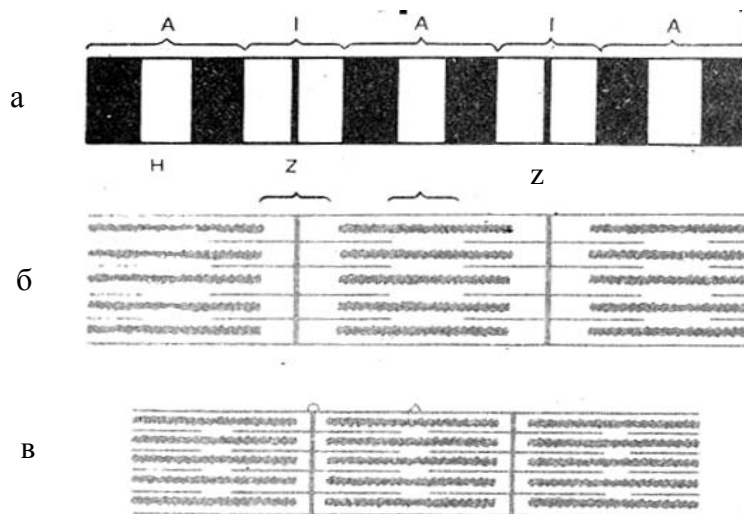


Рис. 19. Структура миофибриллы (схема)

На рис. показаны диски А и I, полоски Z и Н (а), взаимное расположение толстых (миозиновых) и тонких (актиновых) нитей в расслабленной (б) и сокращенной (в) миофибрилле.

В состоянии покоя мышечного волокна филаменты расположены в миофибрилле таким образом, что тонкие длинные актиновые нити входят своими концами в промежутки между толстыми и более короткими миозиновыми нитями. Благодаря этому в диске I отсутствуют толстые нити, а в зоне Н – тонкие. Мембрана Z, проходя через середину диска I, скрепляет между собой эти нити. Таким образом, миофибриллы разделены Z-мембранами на отдельные участки – **саркомеры**, в средней части которых расположены преимущественно миозиновые нити, а актиновые нити прикреплены к Z-мембранам по бокам саркомера.

При сокращении мышечного волокна указанные нити не укорачиваются, а начинают «скользить» друг по другу, актиновые нити вдвигаются в

промежутки между миозиновыми, в результате чего диски I укорачиваются, а диски A сохраняют свой размер. Почти исчезает светлая полоска H, т.к. актиновые нити при сокращении сближаются друг с другом своими концами. Причиной «скольжения» является химическое взаимодействие между актином и миозином в присутствии ионов Ca^{2+} и АТФ.

Т.е. разная способность актина и миозина преломлять свет создает в состоянии покоя мышцы ее поперечнополосатый вид в световом микроскопе.

Нити актина (тонкие филаменты) составляют около 20 % сухого веса миофибрилл. Тонкие филаменты состоят из белков актина, тропомиозина и тропонина. Их основным компонентом является актин – глобулярный белок, образующий двунитчатую структуру. Тропомиозин представляет собой палочкообразную молекулу, тропонин – сферическую молекулу.

На протяжении актиновой нити каждый виток содержит одну молекулу тропомиозина, по 14 молекул глобулярного актина (по 7 молекул с обеих сторон, наподобие нитки с бусинками), а также центры связывания ионов Ca^{2+} , в которых содержится особый белок тропонин С, участвующий в образовании связи актина с миозином.

Толстые филаменты состоят из уложенных параллельно 400 молекул миозина. Палочковидная молекула миозина состоит из **глобулярной части** (образующей 2 головки, благодаря которым образуются поперечные мостики между миозином и актином), **присоединенной к очень длинному стержню**, который представляет собой двуцепочечную спираль.

Впервые В. А. Энгельгард и М. Н. Любимова в 1939 г. нашли, что **мышечный белок миозин обладает свойствами фермента аденозинтрифосфатазы**, т.е. катализирует гидролиз АТФ. Эти авторы также обнаружили, что под влиянием АТФ изменяются и механические свойства миозина – резко увеличивается растяжимость его нитей. Было также показано, что актин активизирует АТФ-азную активность миозина.

2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна

При произвольной внутренней команде сокращение мышцы человека начинается примерно через 0,05 с (50 мс). За это время моторная команда передается от коры больших полушарий к мотонейронам спинного мозга и по двигательным волокнам к мышце. Подойдя к мышце, процесс возбуждения должен с помощью медиатора преодолеть нервно-мышечный синапс, что занимает примерно 0,5 мс. Медиатором здесь является ацетилхолин, который содержится в синаптических пузырьках в пресинаптической части синапса. Нервный импульс вызывает перемещение синаптических пузырьков к преси-

наптической мембране, их опорожнение и выход медиатора в синаптическую щель. Действие ацетилхолина на постсинаптическую мембрану чрезвычайно кратко временно, после чего он разрушается ацетилхолинэстеразой на уксусную кислоту и холин. По мере расходования запасы ацетилхолина постоянно пополняются путем его синтеза в пресинаптической мембране.

Выделившийся в синаптическую щель медиатор прикрепляется к рецепторам постсинаптической мембраны и вызывает в ней явления **деполяризации**. Небольшое подпороговое раздражение вызывает лишь местное возбуждение или небольшой амплитуды **потенциал концевой пластинки (ПКП)**.

При достаточной частоте нервных импульсов ПКП достигает порогового значения и на мышечной мембране развивается **мышечный потенциал действия**. Он (со скоростью 5 м/с) распространяется вдоль по поверхности мышечного волокна и заходит в поперечные трубочки внутрь волокна. Повышая проницаемость клеточных мембран, **потенциал действия вызывает выход из цистерн и трубочек саркоплазматического ретикулума ионов Ca^{2+}** , которые проникают в миофибриллы, связываются там с тропонином С (центром связывания этих ионов на молекулах актина) и **вызывают изменение конформации** этого белка.

Под влиянием Ca^{2+} длинные молекулы тропомиозина проворачиваются вдоль оси и скрываются в желобки между сферическими молекулами актина, открывая участки прикрепления головок миозина к актину. Тем самым между актином и миозином возникают так называемые поперечные мостики, т.к. **образуется белок актомиозин**. 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 (рис. 20.).

Рассмотрим механизм этого процесса. **Модель «весельной лодки»** является наиболее приемлемой в настоящее время. Согласно этой модели на миозиновом стержне имеется подвижный шарнир: при связывании глобулярной головки миозина соответствующим участком актина происходит поворот в области шарнира. Именно такие повороты, происходящие одновременно в многочисленных участках взаимодействия миозина и актина, являются причиной втягивания актиновых филаментов в Н-зону. Здесь они контактируют или (при максимальном укорочении) даже перекрывают друг друга. Энергия этого процесса поставляется за счет гидролиза АТФ. Т.к. цикл состоит из соединения и разъединения нитей, предполагают, что АТФ гидролизует на миозиновой головке при разрыве связи с актином.

Энергия гребкового движения одного мостика производит перемещение на 1 % длины актиновой нити. Чтобы обеспечить дальнейшее продвижение нити и, соответственно, сокращение волокна, необходимо, что-

бы эти мостики разъединились и прикрепилась к новым участкам актиновой нити. Такое разъединение мостиков осуществляется при расщеплении молекул АТФ АТФ-азой миозина. Таким образом, взаимодействие миозина и актина, возможное при связывании Ca^{2+} тропонином С, активирует АТФ-азу миозина, последняя расщепляет АТФ, а это приводит к разъединению миозина и актина. В присутствии Ca^{2+} и АТФ этот процесс многократно повторяется: мостики повторно образуются и расходятся, в результате чего актиновые нити «скользят» и мышечное волокно укорачивается.

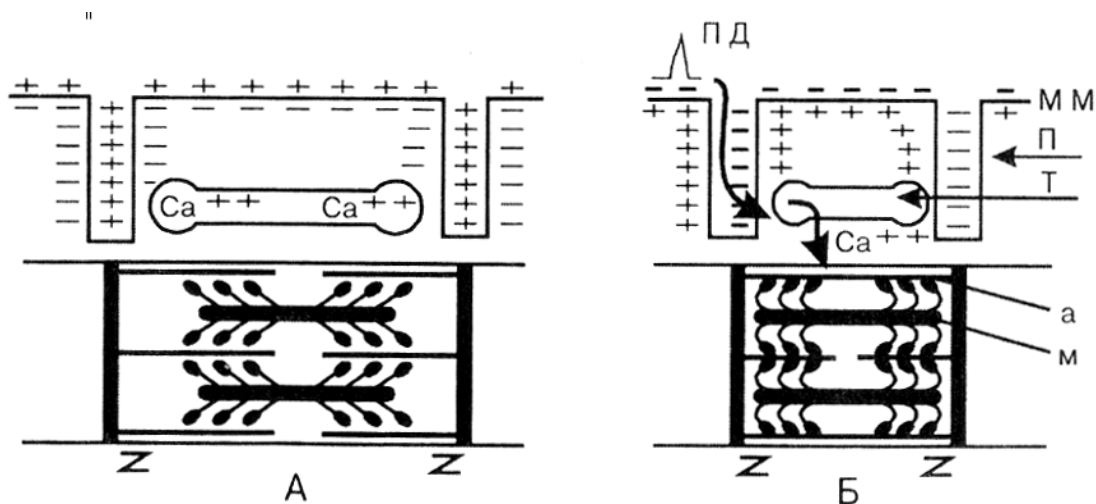


Рис. 20. Схема сокращения мышечного волокна (модель «весельной лодки»): А – состояние покоя, Б – возбуждение и сокращение. ПД – потенциал действия, ММ – мембрана мышечного волокна, П – поперечные трубочки, Т – продольные трубочки и цистерны с ионами Ca^{2+} , а – тонкие нити актина, м – толстые нити миозина с головками на концах. Толстые стрелки – распространение ПД при возбуждении волокна, перемещение ионов Ca^{2+} из цистерн и продольных трубочек в миофибриллы (где они содействуют образованию мостиков между нитями актина и миозина), скольжение этих нитей (сокращение волокна) за счет гребковых движений нитей миозина

В результате повторения процессов многократного образования и распада мостиков между миозином и актином сокращается длина отдельных саркомеров и всего мышечного волокна в целом. Максимальная концентрация кальция в миофибрилле достигается уже через 3 мс после появления потенциала действия в поперечных трубочках, а максимальное напряжение мышечного волокна – через 20 мс.

Весь процесс от появления мышечного потенциала действия до сокращения мышечного волокна называется электромеханической связью, или электромеханическим сопряжением.

В результате сокращения мышечного волокна актин и миозин более равномерно распределяются внутри саркомера, и исчезает видимая под микроскопом поперечная исчерченность мышцы.

Расслабление мышечного волокна связано с работой особого механизма – «кальциевого насоса», который обеспечивает откачку ионов Ca^{2+} из миофибрилл обратно в трубочки саркоплазматического ретикулума. На это также тратится энергия АТФ.

Процесс освобождения Ca^{2+} прекращается после окончания пика потенциала действия. Тем не менее сокращение продолжает нарастать до тех пор, пока активация кальциевого насоса ретикулума не вызовет снижения концентрации ионов Ca^{2+} в саркоплазме. Тогда сокращение сменяется расслаблением.

Таким образом, последовательность событий, ведущих к сокращению, а затем расслаблению мышечного волокна, представляется в следующем виде: раздражение → возникновение потенциала действия → проведение его вдоль сарколеммы и вглубь волокна по трубочкам → освобождение Ca^{2+} из цистерн саркоплазматического ретикулума и диффузия его к миофибриллам → взаимодействие («скольжение») актиновых и миозиновых нитей, приводящее к укорочению миофибриллы → активация кальциевого насоса → снижение концентрации свободных ионов Ca^{2+} в саркоплазме → расслабление миофибрилл.

Присутствие АТФ в мышце является обязательным условием для обратимости связывания актина и миозина. Трупное окоченение возникает при условии, если концентрация АТФ в мышце падает ниже некоторой критической величины. Тогда комплекс актин-миозин становится стабильным.

Лекция 15 **ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ (продолжение)**

1. Одиночное и тетаническое сокращение.
2. Электромиограмма.

1. Одиночное и тетаническое сокращение

При единичном надпороговом раздражении двигательного нерва или самой мышцы возбуждение мышечного волокна сопровождается одиночным сокращением. Различают 3 фазы одиночного сокращения:

- латентный, или скрытый, период;
- фазу сокращения;
- фазу расслабления.

Самой короткой фазой является скрытый период, когда в мышце происходит электромеханическая передача. Фаза расслабления обычно в 1,5 – 2 раза более продолжительна, чем фаза сокращения, а при утомлении затягивается на значительное время.

При очень частой и длительной импульсации мотонейрона расход ацетилхолина превышает его пополнение, а также снижается чувствительность постсинаптической мембраны к его действию, в результате чего нарушается проведение возбуждения через нервно-мышечный синапс. Эти процессы лежат в основе периферических механизмов утомления при длительной и тяжелой мышечной работе.

Суммация сокращений и тетанус. Если на отдельное мышечное волокно или на всю мышцу действуют два быстро следующих друг за другом сильных одиночных раздражения, то возникающее сокращение будет иметь большую амплитуду, чем максимальное сокращение при одиночном раздражении. Сократительные эффекты, вызванные первым и вторым раздражением, как бы складываются. Это явление называется **суммацией сокращений**, а наблюдающееся при этом **сильное и длительное сокращение мышцы называется тетанусом**. Эта сложная форма сокращения возникает, если интервалы между нервными импульсами короче, чем длительность одиночного сокращения.

Различают 2 формы тетануса – **зубчатый тетанус**, возникающий при более редком раздражении, когда происходит попадание каждого следующего нервного импульса в фазу расслабления отдельных одиночных сокращений, и **сплошной, или гладкий тетанус**, возникающий при более частом раздражении, когда каждый следующий импульс попадает в фазу сокращения (рис. 21). Таким образом, (в некоторых границах) между частотой импульсов возбуждения и амплитудой сокращения волокон ДЕ существует определенное соотношение: при небольшой частоте (например, 5 – 8 имп.

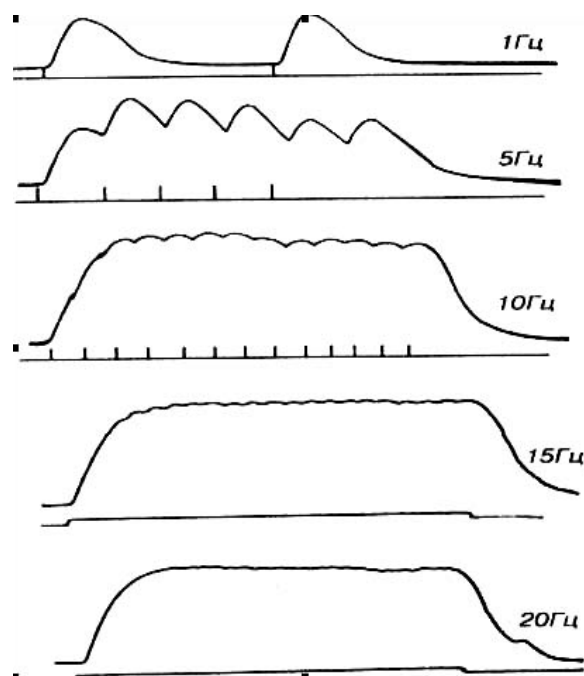


Рис. 21. Одиночное сокращение, зубчатый и сплошной тетанус камбаловидной мышцы человека

в 1 с) возникают одиночные сокращения, при увеличении частоты (15 – 20 имп. в 1 с) – зубчатый тетанус, при дальнейшем нарастании частоты (25 – 60 имп. в 1 с) – гладкий тетанус. Одиночное сокращение – более слабое и менее утомительное, чем тетаническое. Зато тетанус обеспечивает в несколько раз более мощное, хотя и кратковременное, сокращение мышечного волокна.

Сокращение целой мышцы зависит от формы сокращения отдельных ДЕ и их координации во времени. При обеспечении **длительной, но не очень интенсивной работы отдельные ДЕ сокращаются попеременно** (рис. 22), поддерживая общее напряжение мышцы на заданном уровне (например, при беге на длинные и сверхдлинные дистанции).

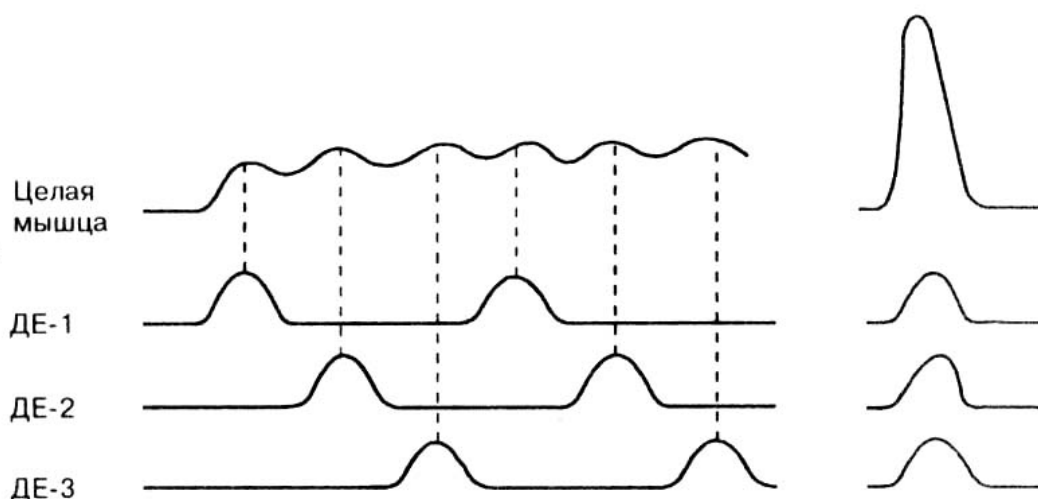


Рис. 22. Различные режимы работы двигательных единиц

При этом отдельные ДЕ могут развивать как одиночные, так и тетанические сокращения, что зависит от частоты нервных импульсов. Утомление в этом случае развивается медленно, т.к., работая по очереди, ДЕ в промежутках между активацией успевают восстанавливаться. Однако для **мощного кратковременного усилия** (например, поднятия штанги) **требуется синхронизация активности отдельных ДЕ**, т.е. одновременное возбуждение практически всех ДЕ. Это, в свою очередь, требует одновременной активации соответствующих нервных центров и достигается в результате длительной тренировки. При этом осуществляется мощное и весьма утомительное тетаническое сокращение.

Амплитуда сокращения одиночного волокна не зависит от силы надпорогового раздражения (закон «Все или ничего»). Однако, **сокраще-**

ние целой мышцы, состоящей из множества волокон, **зависит от силы** надпорогового **раздражения**: с увеличением силы раздражения число волокон, охваченных возбуждением, возрастает, сокращение усиливается до тех пор, пока все волокна не оказываются сокращенными («максимальное сокращение»). Дальнейшее усиление раздражения на амплитуду сокращения не влияет.

2. Электромиограмма

Работа мышцы с небольшой нагрузкой сопровождается редкой частотой нервных импульсов и вовлечением небольшого числа ДЕ. В этих условиях, накладывая отводящие электроды на кожу над мышцей и используя усилительную аппаратуру, можно на экране осциллографа или с применением чернильной записи на бумаге зарегистрировать одиночные потенциалы действия отдельных ДЕ. В случае же значительных напряжений потенциалы действия многих ДЕ алгебраически суммируются и возникает сложная интегрированная **кривая записи электрической активности целой мышцы** – **электромиограмма (ЭМГ)**.

Форма ЭМГ отражает характер работы мышцы: при статических усилиях она имеет непрерывный вид, а при динамической работе – вид отдельных пачек импульсов, приуроченных, в основном, к начальному моменту сокращения мышцы и разделенных периодами «электрического молчания». Особенно хорошо ритмичность появления подобных пачек наблюдается у спортсменов при циклической работе (рис. 23). У маленьких детей и неадаптированных к такой работе лиц четких периодов отдыха не наблюдается, что отражает недостаточное расслабление мышечных волокон работающей мышцы.

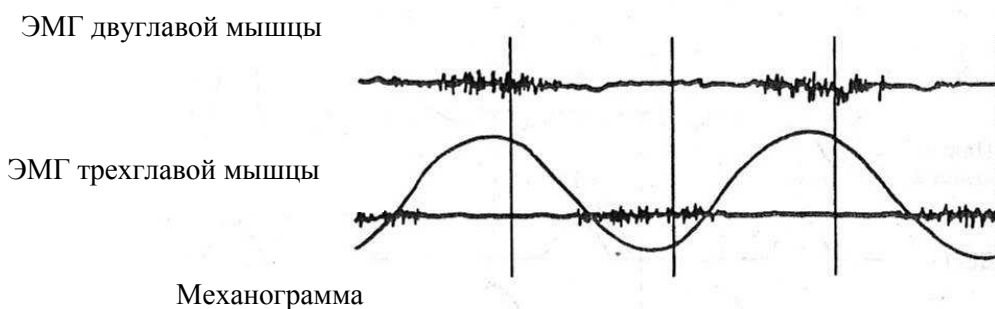


Рис. 23. Электромиограмма мышц-антагонистов при циклической работе

Чем больше внешняя нагрузка и сила сокращения мышцы, тем выше амплитуда ее ЭМГ. Это связано с увеличением частоты нервных импульсов, вовлечением большего числа ДЕ в мышце и синхронизацией их активности. Современная многоканальная аппаратура позволяет производить одновременную регистрацию ЭМГ многих мышц на разных каналах. При выполнении спортсменом сложных движений можно видеть на полученных ЭМГ-кривых не только характер активности отдельных мышц, но и оценить моменты и порядок их включения или выключения в различные фазы двигательных актов. Записи ЭМГ, полученные в естественных условиях двигательной деятельности, можно передавать к регистрирующей аппаратуре по телефону или радиотелеметрически. Анализ частоты, амплитуды и формы ЭМГ (например, с помощью специальных компьютерных программ) позволяет получить важную информацию об особенностях техники выполняемого спортивного упражнения и степени ее освоения обследуемым спортсменом.

По мере развития утомления при той же величине мышечного усилия амплитуда ЭМГ нарастает. Это связано с тем, что снижение сократительной способности утомленных ДЕ компенсируется нервными центрами вовлечением в работу дополнительных ДЕ, т.е. путем увеличения количества активных мышечных волокон. Кроме того, усиливается синхронизация активности ДЕ, что также повышает амплитуду суммарной ЭМГ.

Лекция 16

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ МЫШЕЧНОЙ СИЛЫ

(окончание)

1. Факторы, влияющие на силу мышц.
2. Композиция мышечных волокон.
3. Режимы работы мышц.
4. Роль АТФ в механизмах мышечного сокращения. Энергетика мышечного сокращения.

1. Факторы, влияющие на силу мышц

Сила мышцы – это напряжение, развиваемое в момент ее сокращения.

Сила мышцы зависит от ряда **морфологических и физиологических факторов:** количества и свойств мышечных волокон в мышце, ис-

ходной длины мышцы, характера нервных импульсов, числа ДЕ, синхронности работы ДЕ, механических условий действия мышцы на кости скелета и т.д.

1. **Сила мышцы является суммой сил отдельных ее мышечных волокон.** Подсчитано, что 1 одиночное мышечное волокно икроножной мышцы развивает напряжение 100 – 200 мг, 1 ДЕ икроножной мышцы человека содержит около 2 000 мышечных волокон и развивает напряжение 200 – 400 г, 1 икроножная мышца содержит около 1 000 ДЕ, т.е. развивает напряжение 200 – 400 кг.

2. Большое значение имеет **анатомическое строение мышцы**: сила мышцы зависит от ее поперечного сечения. Чем больше **физиологическое поперечное сечение мышцы**, т.е. сумма поперечных сечений всех ее волокон, тем больше тот груз, который она в состоянии поднять. Физиологический поперечник совпадает с геометрическим (**площадь поперечного сечения целой мышцы**) только в мышцах с продольно расположенными волокнами; у мышц с косо расположенными волокнами сумма поперечных сечений может значительно превышать геометрический поперечник самой мышцы.

В параллельноволокнистых и веретенообразных мышцах (камбаловидная мышца и др.) сила мышцы тем больше, чем больше ее **анатомический (геометрический) поперечник**. В перистых мышцах (двуглавая мышца и др.), т.е. в мышцах с косо расположенными волокнами, физиологический поперечник гораздо больше, чем ее анатомический поперечник. В такой мышце упаковано значительно больше мышечных волокон и, соответственно, больше ее сила. Таким образом, сила мышцы с косо расположенными волокнами выше, чем с продольно расположенными, т.к. при одинаковой толщине мышц в ней упаковано значительно больше мышечных волокон

3. **На силу сокращения мышцы** влияет ее **исходная длина**, т.к. от нее зависит возможное количество поперечных мостиков между актином и миозином. Чем больше образуется в мышечном волокне актино-миозиновых мостиков, тем выше скорость расщепления АТФ, больше тяга сократительных белков и, соответственно, больше развиваемая мышцей сила.

Наибольшее количество актино-миозиновых контактов образуется при растяжении мышцы до некоторой оптимальной длины. Оказалось, что максимальная сила развивается мышцей при длине саркомера 2,2 – 2,5 мкм. При значительном растяжении саркомера нити актина дале-

ко расходятся в стороны и практически не контактируют с расположенным в средней части саркомера миозином. В случае же резкого уменьшения длины саркомера нити актина в центре перекрывают друг друга, препятствуя контактам с миозином и также уменьшая число образуемых мостиков. В связи с этими особенностями взаимодействия сократительных белков наибольшая сила мышцы проявляется при некотором ее предварительном растяжении.

4. **Характер нервных импульсов** изменяет силу сокращения мышц тремя способами:

- **увеличением числа активных ДЕ** – это механизм вовлечения, или рекрутирования, ДЕ (сначала происходит вовлечение медленных и более возбудимых ДЕ, затем – высокопороговых быстрых ДЕ);
- **увеличением частоты нервных импульсов**, в результате чего происходит переход от слабых одиночных сокращений к сильным тетаническим сокращениям мышечных волокон;
- **увеличением синхронизации ДЕ**, при этом происходит увеличение силы сокращения целой мышцы за счет одновременной тяги всех активных мышечных волокон.

5. Существенное значение имеют **механические условия работы мышцы** – точка приложения ее силы и точка приложения сопротивления (поднимаемого груза). Например, при сгибании в локте вес поднимаемого груза может быть порядка 40 кг и более, при этом сила мышц-сгибателей достигает 250 кг, а тяга сухожилий – 500 кг.

2. Композиция мышечных волокон

Одной из важнейших характеристик скелетных мышц, влияющих на силу сокращения, является **состав (композиция) мышечных волокон**. Различают 3 типа мышечных волокон:

- медленные неустоляемые (I типа);
- быстрые неустоляемые или промежуточные (2-а типа);
- быстрые утомляемые (2-б типа).

Медленные волокна (I типа) (медленные окислительные) – это выносливые (неустоляемые) и легко возбудимые волокна, с богатым кровоснабжением, большим количеством митохондрий, запасов миоглобина и с использованием окислительных процессов энергообразования (**аэробных**). Их, в среднем, у человека 50,4 %. Они легко включаются в работу при ма-

лейших напряжениях мышц, очень выносливы, но не обладают достаточной силой. Чаще всего они используются при поддержании ненагрузочной статической работы, например, при сохранении позы.

Быстрые утомляемые волокна (2-б типа) (быстрые гликолитические) используют анаэробные процессы энергообразования (гликолиз). Они менее возбудимы, **включаются при больших нагрузках и обеспечивают быстрые и мощные сокращения мышц.** Зато эти волокна быстро утомляются. Их примерно 31,1 %.

Волокна промежуточного типа (2-а) (окислительные) – быстрые неустойчивые, их 18,5 %.

Для разных мышц характерно различное соотношение медленных неустойчивых (I типа) и быстрых утомляемых (2-б типа) волокон. Так, в трехглавой мышце плеча преобладают быстрые волокна (67 %) над медленными (33 %), что обеспечивает скоростно-силовые возможности этой мышцы (рис. 24), а для более медленной и выносливой камбаловидной мышцы характерно наличие 84 % медленных и всего 16 % быстрых волокон.



Однако состав мышечных волокон в одной и той же мышце имеет огромные индивидуальные различия, зависящие от врожденных типологических особенностей человека. К моменту рождения человека его мышцы содержат лишь медленные волокна, но под влиянием нервной регуляции устанавливается в ходе онтогенеза генетически заданное индивидуальное соотношение мышечных волокон разного типа. По мере перехода от зрелого возраста к пожилому число быстрых волокон у человека заметно снижается и, соответственно, уменьшается мышечная сила. Например, наибольшее количество быстрых волокон в наружной головке

4-х главой мышцы бедра мужчины (около 60 %) отмечается в возрасте 20 – 40 лет, а в возрасте 60 – 65 лет их число почти на 1/4 меньше (45 %).

Количество тех или других мышечных волокон не изменяется в процессе тренировки. Возможно только нарастание толщины (**гипертрофия**) отдельных волокон, а также некоторое изменение свойств промежуточных волокон. При направленности тренировочного процесса на развитие силы происходит **нарастание объема быстрых волокон**, что и **обеспечивает повышение силы тренируемых мышц.**

Между силой и скоростью сокращения мышцы существует определенное соотношение, имеющее вид гиперболы (соотношение сила – скорость, по А. Хиллу). Чем выше сила, развиваемая мышцей, тем меньше скорость ее сокращения, и, наоборот, с нарастанием скорости сокращения падает величина усилия. **Наибольшую скорость развивает мышца, работающая без нагрузки.** Скорость мышечного сокращения зависит от скорости передвижения поперечных мостиков, т.е. от частоты гребковых движений в единицу времени. В быстрых ДЕ эта частота выше, чем в медленных ДЕ, и, соответственно, потребляется больше энергии АТФ. Во время сокращения мышечных волокон происходит в 1 с примерно от 5 до 50 циклов прикрепления-отсоединения поперечных мостиков. При этом никаких колебаний силы в целой мышце не ощущается, т.к. ДЕ работают асинхронно. Лишь при утомлении возникает синхронная работа ДЕ, и в мышцах появляется дрожь (**тремор утомления**).

3. Режимы работы мышцы

Механическая работа (A), совершаемая мышцей, измеряется произведением поднимаемого веса (P) на расстояние (h): $A = P \cdot h$, кгм. При регистрации работы изолированной мышцы лягушки видно, что чем больше величина груза, тем меньше высота, на которую его поднимает мышца.

Различают **3 режима работы мышцы:**

- **изотонический;**
- **изометрический;**
- **ауксотонический.**

Изотонический режим (режим постоянного тонуса мышцы) наблюдается при отсутствии нагрузки на мышцу, когда мышца закреплена с одного конца и свободно сокращается. **Напряжение в ней при этом не изменяется.** Т.е. это такое сокращение мышцы, при котором ее волокна уко-

рачиваются, но напряжение остается постоянным. Это происходит при раздражении изолированной мышцы лягушки, закрепленной одним концом на штативе. Т.к. при этих условиях $P = 0$, то механическая работа мышцы также равна нулю ($A = 0$). **В таком режиме работает в организме человека только одна мышца – мышца языка.** (В современной литературе также встречается термин изотонический режим по отношению к такому сокращению мышцы с нагрузкой, при котором по мере изменения длины мышцы напряжение ее сохраняется неизменным, но в этом случае механическая работа мышцы не равна нулю, т.е. она совершает внешнюю работу).

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. Длина волокон остается неизменной, а напряжение по мере развития сократительного процесса возрастает. При этом $h = 0$ и, соответственно, механическая работа тоже равна нулю ($A = 0$). **Этот режим наблюдается при сохранении заданной позы и при выполнении статической работы.** В этом случае в мышечном волокне все равно происходят процессы возникновения и разрушения мостиков между актином и миозином, т.е. тратится энергия на эти процессы, но отсутствует механическая реакция перемещения нитей актина вдоль миозина.

Ауксотонический режим (смешанный режим) характеризуется изменением длины и тонуса мышцы, при сокращении которой происходит перемещение груза. В этом случае совершается механическая работа мышцы ($A = P \cdot h$). Такой режим проявляется **при выполнении динамической работы** мышц даже при отсутствии внешнего груза, т.к. мышца преодолевает силу тяжести, действующую на тело человека. Различают 2 разновидности этого режима работы мышц:

- преодолевающий (концентрический);
- уступающий (эксцентрический) режим.

Изучение работы мышцы с различными нагрузками и в разном темпе позволило вывести **закон средних нагрузок и среднего темпа движений: максимальную механическую работу мышца совершает при средних нагрузках и среднем темпе движений.** При высоких скоростях сокращения мышцы часть ее энергии тратится на преодоление сопротивления (растущего внутреннего трения и вязкости мышцы), а при низких скоростях – на поддержание изометрического напряжения, которое также присутствует в этом случае для закрепления достигнутой длины мышцы в каждый данный момент времени.

Работу, производимую мышцами человека, изучают, используя различные методики ее регистрации – эргографию, велоэргометрию и др. В эргографии (греч. *эргон* – работа, *графо* – писать) регистрируется амплитуда подъема различных грузов, подвешенных через блок. Вычисляя по эргограмме величину работы как произведение груза на амплитуду его подъема ($A = P \cdot h$), И. М. Сеченов описал в 1905 г. **явление активного отдыха**. Оказалось, что пассивный отдых правой руки после ее утомления дает меньшее увеличение ее работоспособности, чем после работы (во время ее отдыха) левой руки.

4. Роль АТФ в механизмах мышечного сокращения. Энергетика мышечного сокращения

Энергия АТФ используется во время деятельности скелетной мышцы для 3-х процессов:

- работы K^+ - Na^+ -насоса, обеспечивающего постоянство градиента концентраций ионов K^+ и Na^+ по обе стороны мембраны;
- процесса скольжения актиновых и миозиновых нитей, ведущего к укорочению миофибрилл;
- работы кальциевого насоса, необходимого для расслабления волокна.

При работе мышц химическая энергия превращается в механическую, т.е. мышца является химическим двигателем, а не тепловым. Для процессов сокращения и расслабления мышц потребляется энергия АТФ. Расщепление АТФ с отсоединением одной молекулы фосфата и образованием аденозиндифосфата (АДФ) сопровождается выделением 10 ккал энергии на 1 моль: $АТФ = АДФ + Ф + Эн$. Однако запасы АТФ в мышцах невелики (около 5 ммоль/л). Их хватает лишь на 1 – 2 с работы. Количество АТФ в мышцах не может изменяться, т.к. при отсутствии АТФ в мышцах развивается контрактура (не работает кальциевый насос и мышцы не в состоянии расслабляться), а при избытке – теряется эластичность.

Для продолжения работы **требуется постоянное восполнение запасов АТФ**. Восстановление АТФ происходит **в анаэробных условиях** – за счет распада креатинфосфата (КрФ) и глюкозы (реакции гликолиза), **в аэробных условиях** – за счет реакций окисления жиров и углеводов.

Быстрое восстановление АТФ происходит в тысячные доли секунды за счет распада КрФ: $АДФ + КрФ = АТФ + Кр$. Наибольшей эффективности этот путь энергообразования достигает к 5 – 6-й секунде работы, но

затем запасы КрФ исчерпываются, т.к. их также немного (около 30 ммоль/л).

Медленное восстановление АТФ в анаэробных условиях обеспечивается энергией расщепления глюкозы (выделяемой из гликогена) – реакцией гликолиза с образованием в конечном итоге молочной кислоты (лактата) и восстановлением двух молекул АТФ. Эта реакция достигает наибольшей мощности **к концу 1-й минуты** работы. Особое значение этот путь энергообразования имеет при высокой мощности работы, которая продолжается **от 20 с до 1 – 2 мин** (например, **при беге на средние дистанции**), а также при резком увеличении мощности более длительной и менее мощной работы (**финишные ускорения при беге на длинные дистанции**) и при недостатке кислорода **во время выполнения статической работы**. Ограничение использования углеводов связано не с уменьшением запасов гликогена (глюкозы) в мышцах и в печени, а с угнетением реакции гликолиза избытком накопившейся в мышцах молочной кислоты.

Реакции окисления обеспечивают энергией работу мышц в условиях достаточного поступления в организм кислорода, т.е. **при аэробной работе длительностью более 2 – 3 мин**. Доставка кислорода достигает необходимого уровня после достаточного развертывания функций кислородтранспортных систем организма (дыхательной, сердечно-сосудистой систем и системы крови). **Важным показателем мощности аэробных процессов является предельная величина поступления в организм кислорода за 1 мин – максимальное потребление кислорода (МПК)**. Эта величина зависит от индивидуальных возможностей каждого человека. У нетренированных лиц в 1 мин поступает к работающим мышцам около 2,5 – 3 л O_2 , а у высококвалифицированных спортсменов (лыжников, пловцов, бегунов-стайеров и др.) достигает 5 – 6 л и даже 7 л в 1 мин.

При значительной мощности работы и огромной потребности при этом в кислороде **основным субстратом окисления** в большинстве спортивных упражнений **являются углеводы**, т.к. для их окисления требуется гораздо меньше кислорода, чем при окислении жиров. При использовании одной молекулы глюкозы ($C_6H_{12}O_6$), полученной из гликогена, образуется 38 молекул АТФ, т.е. аэробный путь энергообразования обеспечивает при том же расходе углеводов во много раз больше продукции АТФ, чем анаэробный путь. Молочная кислота в этих реакциях не накапливается, а промежуточный продукт – пировиноградная кислота – сразу окисляется до конечных продуктов обмена – CO_2 и H_2O .

В качестве источника энергии **жиры** используются в состоянии двигательного покоя, при любой работе сравнительно невысокой мощности (требующей до 50 % МПК) и при очень длительной работе на выносливость (требующей около 70 – 80 % МПК). **Среди всех источников энергии жиры обладают наибольшей энергетической емкостью:** при расходовании 1 моля АТФ выделяется около 10 ккал энергии, 1 моля КрФ – около 10,5 ккал, 1 моля глюкозы при анаэробном расщеплении – около 50 ккал, а при окислении 1 моля глюкозы в аэробных условиях – около 700 ккал, при окислении 1 моля жиров – 2 400 ккал. Однако использование жиров при работах высокой мощности лимитируется трудностью доставки кислорода работающим тканям.

Работа мышц сопровождается выделением тепла. Теплообразование происходит в момент сокращения мышц – начальное теплообразование (оно составляет всего одну тысячную всех энерготрат) и в период восстановления – запаздывающее теплообразование.

В обычных условиях при работе мышц тепловые потери составляют около 80 % всех энерготрат. Для оценки эффективности механической работы мышцы используют вычисление коэффициента полезного действия (кпд). **Величина кпд** показывает, какая часть затрачиваемой энергии используется на выполнение механической работы мышцы. Ее вычисляют по формуле

$$\text{кпд} = [A : (E - e)] \cdot 100 \%,$$

где A – энергия, затраченная на полезную работу;

E – общий расход энергии;

e – расход энергии в состоянии покоя за время, равное длительности работы.

У нетренированного человека кпд примерно 20 %, у спортсмена – 30 – 35 %, т.е. мышца использует на движение 20 – 35 % химической энергии, остальная часть в форме тепла передается кровью другим тканям и равномерно согревает организм. Вот почему на холоде человек старается больше двигаться – подогревает себя энергией мышц. Мелкие произвольные сокращения мышц вызывают дрожь – организм увеличивает образование тепла.

При ходьбе наибольший кпд отмечается при скорости 3,6 – 4,8 км/ч, при педалировании на велоэргометре – при длительности цикла около 1 сек. С увеличением мощности работы и включением «ненужных» мышц кпд уменьшается. При статической работе, поскольку $A = 0$, эффективность работы оценивается по длительности поддерживаемого напряжения мышц.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Какие виды мышц у позвоночных животных и человека Вы знаете?
2. Назовите функции скелетных мышц.
3. Перечислите нейроны, иннервирующие скелетные мышцы.
4. Что является функциональной единицей мышцы?
5. Что входит в состав двигательной единицы (ДЕ)?
6. Что называют мотонейронным пулом?
7. Дать характеристику больших и малых ДЕ.
8. В чем заключается правило Хеннемана?
9. Опишите структуру мышечного волокна.
10. Как устроены миофибриллы?
11. Что такое саркомер?
12. Чем можно объяснить, что в состоянии покоя мышца имеет поперечнополосатый вид в световом микроскопе?
13. Опишите строение актиновых и миозиновых нитей.
14. Какова роль потенциала действия в возникновении мышечного сокращения?
15. Опишите механизм сокращения, расслабления мышечного волокна.
16. Кем была открыта ферментативная активность миозина?
17. Укажите последовательность событий, ведущих к сокращению, а затем расслаблению мышечного волокна.
18. В чем заключается роль АТФ в механизмах мышечного сокращения?
19. Перечислите фазы одиночного сокращения мышцы.
20. В каких случаях происходит суммация сокращений? Что такое тетанус?
21. Какие формы тетануса Вы знаете?
22. От чего зависит сокращение целой мышцы?
23. В чем заключается метод электромиографии?
24. От каких факторов зависит амплитуда ЭМГ?
25. Что такое сила мышцы и от каких морфологических и физиологических факторов она зависит?
26. Перечислите типы мышечных волокон. Дайте их характеристику.
27. Назовите режимы работы мышц.
28. Опишите энергетику мышечного сокращения.

Модуль 6

РОЛЬ ЦНС В РЕГУЛЯЦИИ СОМАТИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

Лекция 17 ПРОИЗВОЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

1. Основные принципы организации движения.
2. Роль различных отделов ЦНС в регуляции позно-тонических ре-
акций.

1. Основные принципы организации движений

Движение – основная форма активности животных и человека, их взаимодействия с внешней средой, т.е. их поведения во внешней среде. **Движение является проявлением поведения человека.** В основе двигательной деятельности лежат процессы координации движений (управления движениями). Они осуществляются в результате сложного взаимодействия различных отделов ЦНС на основе как врожденных, так и выработанных связей.

Группа взаимосвязанных нейронов, расположенных в различных отделах ЦНС, осуществляющая выполнение двигательных актов (которые рассматривают как полезный результат), получила название **функциональной системы** (П. К. Анохин, 1975). Такая функциональная система управления движениями является многоэтажной (многоуровневой) системой.

1.1. Общая схема управления движениями

Таким образом, для достижения полезного результата, который является решающим фактором поведения, в нервной системе формируется функциональная система (П. К. Анохин, 1975), деятельность которой включает следующие процессы (рис. 25):

1. обработка всех сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды организма, – так называемый **афферентный синтез**;
2. **принятие решения** о цели и задачах действия;

3. **создание представления** об ожидаемом результате и **формирование** конкретной программы движений;
4. **анализ** полученного результата и внесение в программу поправок – **сенсорных коррекций**.

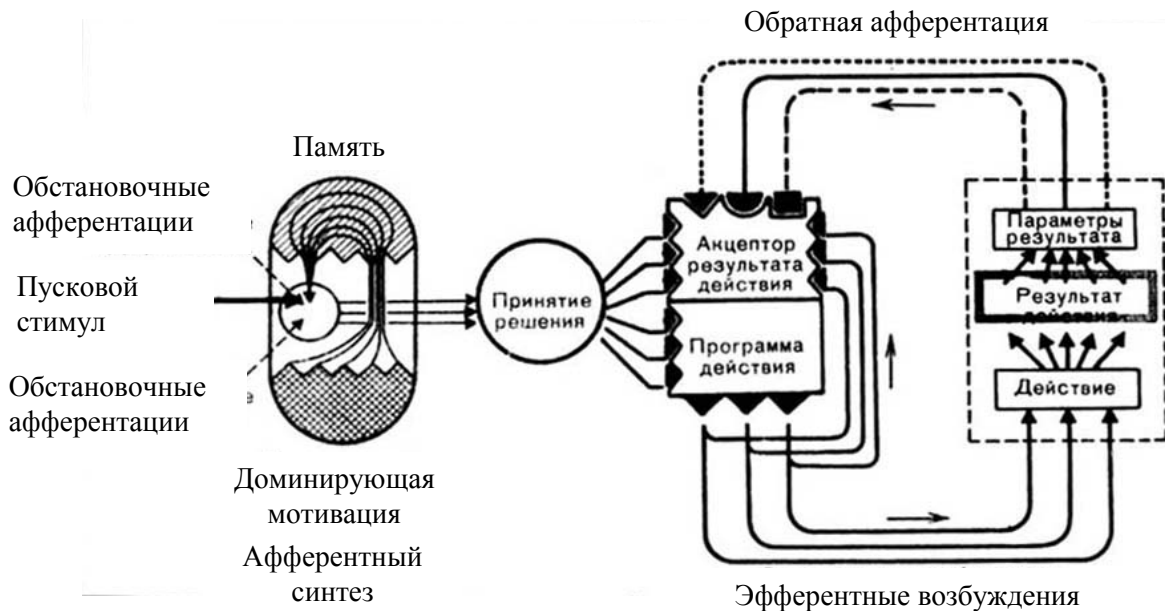


Рис. 25. Схема функциональной системы

В процессах афферентного синтеза участвуют глубокие внутренние процессы – побуждение к действию (**мотивация**) и его замысел, извлекаются из памяти моторные следы (**навыки**) и **выученные тактические комбинации**. У человека на их основе создается определенный **план** и конкретная **программа движения**. Эти процессы отражаются в изменениях электрической активности мозга – наблюдаются изменения амплитуды ЭЭГ, усиление взаимосвязанности корковых нейронов, местные потенциалы готовности и другие явления, связанные с повышением возбудимости корковых нейронов и созданием рабочей системы мозга. **Выраженность этих феноменов отражает степень заинтересованности человека в реакции, скорость и силу ответных сокращений мышц**. На уровне спинного мозга **процессы преднастройки** отражаются повышением возбудимости мотонейронов, в мышцах – повышением чувствительности проприорецепторов скелетных мышц. **Сенсорная информация** о результате выполнения движения, получаемая по каналам обратной связи, используется нервными центрами для уточнения временных, пространственных и силовых характеристик двигательных актов, внесения поправок в команды – так называемых **сенсорных коррекций** (Н. А. Бернштейн, 1966; К. Прибрам, 1975).

1.2. Рефлекторное кольцевое регулирование и программное управление движениями

В двигательной деятельности человека различают **произвольные движения** – сознательно управляемые целенаправленные действия, и **непроизвольные движения**, происходящие без участия сознания и представляющие собой либо безусловные реакции, либо автоматизированные двигательные навыки.

В основе управления произвольными движениями человека лежат два различных физиологических механизма:

- **рефлекторное кольцевое регулирование;**
- **программное управление по механизму центральных команд.**

Замкнутая система **рефлекторного кольцевого регулирования** характерна для осуществления различных форм двигательных действий и позных реакций, **не требующих быстрого двигательного акта**. Это позволяет нервным центрам получать информацию о состоянии мышц и результатах их действий по различным афферентным путям и вносить поправки в моторные команды по ходу действия.

Программное управление по механизму центральных команд – это механизм регуляции движений, **независимый от афферентных проприоцептивных влияний**. Оно используется в случае выполнения кратковременных движений (прыжков, бросков, ударов, метаний), когда организм не успевает использовать информацию от проприорецепторов мышц и других рецепторов. **Вся программа должна быть готова еще до начала двигательного акта**. При этом отсутствует замкнутое кольцо регуляции. Управление производится по так называемой **открытой петле**, а активность во многих произвольно сокращающихся мышцах возникает раньше, чем регистрируется обратная афферентная импульсация. Например, при выполнении прыжковых движений электрическая активность в мышцах, направленная на амортизацию удара, возникает раньше, чем происходит соприкосновение с опорой.

Такие центральные программы создаются согласно сформированному в мозге (главным образом, – в ассоциативной переднелобной области коры) образу двигательного действия и цели движения. В дальнейшей разработке моторной программы принимают участие мозжечок (латеральная область его коры) и базальные ядра (полосатое тело и бледное ядро). Информация от них поступает через таламус в первичную и вторичную моторные зоны коры и далее – к исполнительным центрам спинного мозга и скелетным мышцам.

Механизм кольцевого регулирования является более древним филогенетически и возникает раньше в процессе индивидуального развития. У ребенка примерно к трем годам достаточное развитие получают **зрительные обратные связи**, осуществляющие текущий зрительно-моторный контроль, а с 5 – 6 лет происходит переход к текущему контролю движений с участием **проприоцептивных обратных связей**. Этот механизм достигает значительного совершенства к 7 – 9 летнему возрасту, после чего начинается переход к формированию механизма центральных команд. С 10 – 11-летнего возраста представлены оба механизма управления произвольными движениями, дальнейшее совершенствование которых продолжается вплоть до 17– 19 лет.

1.3. Три основных функциональных блока мозга

Среди многоэтажных систем нервных центров, участвующих в осуществлении двигательной деятельности, можно выделить три основных функциональных блока (А. Р. Лурия, 1962, 1973):

- **блок регуляции тонуса, уровня бодрствования**, к которому относятся неспецифические отделы ЦНС, в частности, ретикулярная формация ствола мозга, которые модулируют функциональное состояние вышележащих и нижележащих отделов, вызывая состояния сна, бодрствования, повышенной активности, увеличивая или уменьшая мощность двигательных реакций;
- **блок приема, переработки и хранения информации**, включающий зрительные (затылочные), слуховые (височные), общечувствительные (теменные) области коры и соответствующие подкорковые структуры. **Первичные** (проекционные) корковые поля этого блока **обеспечивают процессы ощущения**, а **вторичные поля – процессы восприятия**, опознания информации. Высший отдел этого блока – **третичные** (ассоциативные нижнетеменные) поля, которые осуществляют **сложные формы афферентного синтеза**, создавая интегральный образ внешнего мира и обобщая сигналы, приходящие от левой и правой половины тела. Они формируют представления о «схеме тела» и «схеме пространства», обеспечивая пространственную ориентацию движений;
- **блок программирования, регуляции и контроля двигательной деятельности**, расположенный в передних отделах больших полушарий. В его состав входят первичные и вторичные (моторные) поля, а высшим отделом являются ассоциативные переднелобные области (передние третичные поля). Этот блок с участием речевых

функций выполняет универсальную **функцию общей регуляции поведения, формируя намерения и планы, программы произвольных движений и контроль за их выполнением.**

2. Роль различных отделов ЦНС в регуляции позно-тонических реакций

Двигательная деятельность включает в себя процессы осуществления двигательных актов и процессы поддержания позы.

2.1. Роль спинного мозга

Мышечный тонус является по своей природе рефлекторным актом. Для его возникновения достаточно рефлекторная деятельность спинного мозга. При длительном растяжении мышц в поле силы тяжести возникает постоянное раздражение их проприорецепторов, потоки импульсов от которых проходят по афферентным волокнам в спинной мозг, где передаются непосредственно (без участия вставочных нейронов) на альфамотонейроны передних рогов и вызывают тоническое напряжение мышц. Такие двухнейронные (моносинаптические) рефлекторные дуги лежат **в основе тонических сухожильных (с рецепторов сухожилий) и миотатических рефлексов на растяжение (с рецепторов мышечных веретен).** Это **рефлексы активного противодействия мышцы ее растяжению.** В произвольной двигательной деятельности человека иногда требуется подавление этих рефлексов, например, при выполнении шпагата.

Степень тонического напряжения мышцы зависит от частоты импульсов, посылаемых к ней альфамотонейронами. Однако, потоки этих импульсов могут регулироваться вышележащими отделами ЦНС, в частности, неспецифическими отделами ствола мозга с помощью так называемой **гамма-регуляции.**

Разряды гамма-мотонейронов спинного мозга под влиянием ретикулярной формации повышают чувствительность рецепторов мышечных веретен. В результате при той же длине мышцы увеличивается поток импульсов от рецепторов к альфамотонейронам и далее к мышце, повышая ее тонус.

2.2. Роль коры головного мозга, мозжечка и ствола мозга

В регуляции тонуса участвует также **пирамидная система и различные структуры экстрапирамидной системы (подкорковые ядра,**

красные ядра и черная субстанция среднего мозга, мозжечок, ретикулярная формация ствола мозга, вестибулярные ядра продолговатого мозга).

Неспецифическая система вызывает общее изменение тонуса различных мышц (усиление тонуса осуществляет активирующий отдел ретикулярной формации среднего мозга, а угнетение – тормозящий отдел продолговатого мозга). В отличие от нее **специфическая система** (моторные центры коры больших полушарий и ствола мозга) **действует избирательно**, т.е. на отдельные группы мышц-сгибателей или разгибателей.

Усиление тонуса мышц-сгибателей вызывают корковые влияния, передающиеся непосредственно к мотонейронам спинного мозга по корково-спинномозговой системе (**пирамидному тракту**), а также через красные ядра (по корково-красноядерно-спинномозговой системе) и частично через ретикулярную формацию (по ретикуло-спинномозговой системе).

В противоположность им влияния, передающиеся через вестибулярные ядра продолговатого мозга к вставочным и двигательным нейронам передних рогов спинного мозга (по вестибуло-спинномозговым путям), вызывают тоническое повышение возбудимости мотонейронов **мышц-разгибателей**, что **обеспечивает повышение тонуса** этих мышц.

Мозжечок формирует правильное распределение тонуса скелетных мышц: через красные ядра среднего мозга он повышает тонус мышц-сгибателей, а через вестибулярные ядра продолговатого мозга – усиливает тонус мышц-разгибателей. В поддержании позы и равновесия тела, регуляции тонуса мышц основное значение имеет медиальная продольная зона мозжечка – кора червя. При мозжечковых расстройствах падает тоническое напряжение мышц (атония) и вследствие ненормального распределения тонуса мышц конечностей возникает нарушение походки (атаксия).

Бледное ядро угнетает тонус мышц, а **полосатое тело** снижает его угнетающее действие.

Высший контроль тонической активности мышц осуществляет кора больших полушарий, в частности, ее моторные зоны и лобные области. С ее участием происходит выбор наиболее целесообразной для данного момента позы тела, обеспечивается ее соответствие двигательной задаче. Непосредственное отношение к регуляции тонуса мышц имеют пирамидные нейроны положения. Корковые влияния на тонические реакции мышц передаются через пирамидный тракт и через экстрапирамидную систему.

2.3. Рефлексы поддержания позы (установочные)

Специальная группа рефлексов способствует сохранению позы – это так называемые **установочные рефлексы**. К ним относятся **статические** и

стато-кинетические рефлексy, в осуществлении которых большое значение имеют продолговатый и средний мозг.

Статические рефлексy направлены на поддержание равновесия тела в условиях, когда смещается голова и шея, т.е. они возникают при изменении положения тела или его частей в пространстве. Различают:

- **лабиринтные рефлексy** (при изменениях положения головы в пространстве), возникающие при раздражении рецепторов вестибулярного аппарата;
- **шейные рефлексy**, возникающие с проприорецепторов мышц шеи при изменении положения головы по отношению к туловищу;
- **выпрямительные рефлексy** – с рецепторов кожи, вестибулярного аппарата и сетчатки глаза.

Например, при отклонении головы назад повышается тонус мышц-разгибателей спины, а при наклоне вперед – тонус мышц-сгибателей (**лабиринтный рефлекс**). С помощью выпрямительного рефлекса происходят последовательные сокращения мышц шеи и туловища, а затем и конечностей. Этот рефлекс обеспечивает вертикальное положение тела теменем кверху. У человека он проявляется, например, при нырянии.

Стато-кинетические рефлексy компенсируют отклонения тела **при ускорении** или **замедлении** прямолинейного движения (**лифтный рефлекс** – при подъеме вверх повышается тонус сгибателей ног, а при опускании вниз возрастает тонус разгибателей), а **также при вращениях** (отклонения головы, тела и глаз в сторону, противоположную движению). Перемещение глаз со скоростью вращения тела, но в противоположную сторону, и быстрое их возвращение в исходное положение (**нистагм глаз**) обеспечивает сохранение изображения внешнего мира на сетчатке глаз и тем самым зрительную ориентацию.

Лекция 18 РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ ЦНС В РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЙ

1. Роль спинного мозга и подкорковых отделов ЦНС в регуляции движений.
2. Роль различных отделов коры больших полушарий в регуляции движений.
3. Речевая регуляция движений.
4. Нисходящие моторные системы.

1. Роль спинного мозга и подкорковых отделов ЦНС в регуляции движений

Спинальный мозг обеспечивает протекание многих элементарных двигательных рефлексов, включение которых в сложные двигательные акты и регуляция осуществляется вышележащими отделами головного мозга под контролем коры больших полушарий.

Спинальный мозг осуществляет ряд элементарных двигательных рефлексов: **рефлексы на растяжение** (миотатические и сухожильные рефлексы, например, коленный рефлекс), **кожные сгибательные рефлексы** (например, защитный рефлекс от дергивания конечности при уколах, ожогах), **разгибательные рефлексы** (рефлекс отталкивания от опоры, лежащий в основе стояния, ходьбы, бега), **перекрестные рефлексы** и др.

Элементарные двигательные рефлексы включаются в более сложные двигательные акты – регуляцию деятельности мышц-антагонистов, ритмических и шагательных рефлексов, лежащих в основе локомоций и других движений.

Для сгибательного движения в суставе необходимо не только сокращение мышц-сгибателей, но и одновременное расслабление мышц-разгибателей. При этом в мотонейронах мышц-сгибателей возникает процесс возбуждения, а в мотонейронах мышц-разгибателей – торможения. При разгибании сустава, наоборот, тормозятся центры сгибателей и возбуждаются центры разгибателей. Такие координационные взаимоотношения между спинальными моторными центрами названы реципрокной (взаимосочетанной) иннервацией мышц-антагонистов. Однако реципрокные отношения между центрами мышц-антагонистов в необходимых ситуациях (например, при фиксации суставов, при точностных движениях) могут сменяться одновременным их возбуждением.

Составной частью различных сложных двигательных действий (как произвольных, так и непроизвольных) часто являются **ритмические рефлексы**. Это одна из форм древних и относительно простых рефлексов. Они особенно выражены при выполнении циклической работы, включаются в шагательные рефлексы. Основные механизмы шагательных движений заложены в спинном мозге. **Специальные нейроны и многочисленные взаимосвязи внутри спинного мозга обеспечивают последовательную активность различных мышц конечностей, согласование ритма и фаз движений, приспособление движений к нагрузке на мышцы.**

В среднем мозгу расположены нейроны «локомоторной области», которые включают этот механизм и регулируют мощность работы мышц,

обеспечивая примитивную форму локомоции – без ориентации в пространстве.

Нейроны промежуточной продольной зоны **коры мозжечка** согласуют позные реакции с движениями. Они выполняют также точные расчеты по ходу движений, необходимые для коррекции ошибок и адаптации моторных программ к текущей ситуации. Программирование каждого последующего шага осуществляется ими на основе анализа предыдущего. Кроме того, производится согласование движений рук и ног и, особенно, регуляция активности мышц-разгибателей, обеспечивающих опорную фазу движения. Значение мозжечка в четком поддержании темпа ритмических движений объясняют геометрически правильным чередованием рядов эфферентных клеток Пуркинье и подходящих к ним афферентных волокон.

К управлению ритмическими движениями непосредственное отношение имеют активирующие и угнетающие **отделы ретикулярной формации**, влияющие на силу и темп сокращения мышц, а также подкорковые ядра, которые организуют автоматическое их протекание и содружественные движения конечностей. Включение древних форм ритмических движений в акт письма позволяет человеку перейти от отдельного начертания букв к обычной письменной скорописи. То же самое происходит при освоении акта ходьбы – с переходом от отдельных шагов к ритмической походке. Плавность ритмических движений, четкое чередование реципрокных сокращений мышц обеспечивают премоторные зоны коры.

2. Роль различных отделов коры больших полушарий в регуляции движений

Функцией комплекса различных корковых областей является определение целесообразности локомоций, их смысла, ориентации в пространстве, перестройка программ движений в различных ситуациях, включение ритмических движений как составного элемента в сложные акты поведения. Об участии различных корковых областей в регуляции циклических движений можно судить по появлению в их электрической активности медленных потенциалов в темпе движения – «меченых ритмов» ЭЭГ, а при редких движениях – по изменениям огибающей амплитуду ЭЭГ кривой.

В организации двигательных актов участвуют практически все отделы коры больших полушарий.

Моторная область коры (прецентральная извилина) посылает импульсы к отдельным мышцам, преимущественно к дистальным мышцам

конечностей. Объединение отдельных элементов движения в целостный акт («кинетическую мелодию») осуществляют вторичные поля моторной области. Они определяют последовательность двигательных актов, формируют ритмические серии движений, регулируют тонус мышц.

Постцентральная извилина коры представляет собой общечувствительное поле, которое обеспечивает субъективное ощущение движений. **Нижнетеменные области коры** (задние третичные поля) формируют представления о взаимном расположении различных частей тела и положении тела в пространстве, обеспечивают точную адресацию моторных команд к отдельным мышцам и пространственную ориентацию движений. **Лимбическая система** (нижние и внутренние части коры) ответственна за эмоциональную окраску движений и управление вегетативными их компонентами.

В высшей регуляции произвольных движений важнейшая роль принадлежит передним третичным полям. Здесь помимо обычных вертикальных колонок нейронов существует принципиально новый тип функциональной единицы – в форме **замкнутого нейронного кольца**. Циркуляция импульсов в этой замкнутой системе обеспечивает кратковременную память. Она сохраняет в коре возбуждение между временем прихода сенсорных сигналов и формированием ответной эфферентной команды. Такой механизм служит основой сенсомоторной интеграции при программировании движений, при осуществлении зрительно-двигательных реакций.

Функцией передней третичной области коры является сознательная оценка текущей ситуации и предвидение возможного будущего, выработка цели и задачи поведения, **программирование произвольных движений**, их контроль и коррекция. Соответствие выполняемых действий поставленным задачам придает движениям человека определенную целесообразность и осмысленность. При поражении лобных долей движения человека становятся бессмысленными.

3. Речевая регуляция движений

Спецификой регуляции движений у человека является то, что они подчинены речевым воздействиям, т.е. могут программироваться лобными долями в ответ на поступающие из внешней среды словесные сигналы, а также благодаря участию внешней или внутренней речи (мышления) самого человека. В этой функции принимают участие расположенные в левом полушарии человека **сенсорный центр речи** Вернике и **моторный центр речи** – центр Брока. Считают, что афферентная импульсация от речевой мускулатуры является важным ориентиром, дополняющим проприоцептивные сигналы от работающих мышц, а **формирующиеся на**

речевой основе избирательные связи в коре облегчают составление моторных программ.

Эта управляющая система еще не развита у ребенка 2 – 3 лет. Она появляется лишь к 3 – 4 годам. Внешняя речь, сменяясь постепенно шепотом и переходя затем во внутреннюю речь, становится важным регулятором моторных действий взрослого человека.

4. Нисходящие моторные системы

Высшие отделы головного мозга **осуществляют свои влияния** на деятельность нижележащих отделов, в т.ч. спинного мозга, **через нисходящие пути**, которые группируют обычно в две основные нисходящие системы – **пирамидную и экстрапирамидную.**

Пирамидная система выполняет 3 основные функции:

- посылает мотонейронам спинного мозга импульсы – **команды к движениям (пусковые влияния);**
- изменяет проведение нервных импульсов во **вставочных спинальных нейронах**, облегчая протекание нужных в данный момент спинномозговых рефлексов;
- осуществляет **контроль за потоками афферентных сигналов** в нервные центры, выключая постороннюю информацию и обеспечивая обратные связи от работающих мышц.

Волокна пирамидной системы вызывают преимущественно возбуждение мотонейронов мышц-сгибателей, особенно влияя на отдельные мышцы и даже части мышц верхних конечностей, в частности, на мышцы пальцев рук.

Экстрапирамидная система оказывает обобщенные воздействия на позно-тонические реакции организма от коры, мозжечка, промежуточного мозга и подкорковых ядер. Влияния этой системы передаются через корково-красноядерно-спинномозговой путь, составляющий функционально единое целое с «медленной» подсистемой пирамидного тракта, и через более древнюю медиальную систему (вестибуло-спинномозговую и ретикуло-спинномозговую системы).

Таким образом, среди нисходящих моторных систем, осуществляющих функцию контроля активности мотонейронов спинного мозга, можно выделить одну часть, которая обуславливает **фазную двигательную деятельность**, – это «быстрая» подсистема пирамидного тракта, и другую часть – остальные нисходящие системы, которые обеспечивают регуляцию тонуса мышц и позных реакций организма. Из этих систем три системы

обеспечивают повышение возбудимости мотонейронов мышц-сгибателей (корково-спинномозговая, корково-красноядерно-спинномозговая и корково-ретикуло-спинномозговая), а одна система (вестибуло-спинномозговая) – тормозит эти мотонейроны.

Уровни управления движениями. «1 этаж управления» – это альфа-мотонейроны спинного мозга.

«2 этаж управления» – это стволые структуры: вестибулярные ядра, от которых идет вестибулоспинальный путь; красное ядро (руброспинальный путь); ретикулярная формация (ретикулоспинальный путь). Благодаря этим структурам регулируется мышечный тонус и поза (как в условиях покоя, так и при выполнении целенаправленных движений). Этот «этаж» работает в тесном взаимодействии с мозжечком и корой мозга (экстрапирамидные пути, которые начинаются от клеток Беца двигательной коры мозга и обязательно связаны с соответствующими структурами ствола мозга).

«3 этаж» – это кора больших полушарий. Зарождающийся в ассоциативных зонах коры замысел поступает в моторную зону коры, откуда он направляется по пирамидному пути к альфа-мотонейронам спинного мозга (часть волокон через вставочные нейроны спинного мозга). Одновременно для коррекции движения информация поступает через экстрапирамидные пути.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Назовите основные принципы организации движений.
2. Что называют функциональной системой?
3. Какие процессы включает функциональная система?
4. Назовите физиологические механизмы, лежащие в основе управления произвольными движениями человека.
5. Опишите механизм рефлекторного кольцевого регулирования; программного управления движениями.
6. Перечислите три основных функциональных блока мозга и выполняемые ими функции.
7. Какова роль различных отделов ЦНС в регуляции позы-тонических реакций?
8. Какие рефлексы относятся к установочным? Какие отделы головного мозга участвуют в их осуществлении?
9. В чем заключается роль различных отделов ЦНС в регуляции движений?
10. Какое значение имеет речь в регуляции движений?
11. Назовите основные нисходящие моторные системы.
12. Перечислите функции пирамидной, экстрапирамидной системы.

Модуль 7

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Лекция 19

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

1. Основные принципы строения и общий план организации сенсорных систем.
2. Основные функции сенсорных систем.
3. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов.
4. Свойства рецепторов.
5. Кодирование информации.

1. Основные принципы строения и общий план организации сенсорных систем

Организм и окружающая его среда представляют собой единство (И. М. Сеченов). Человеку, для которого характерны сложные акты поведения во внешней среде, необходимы постоянное получение информации о состоянии и изменениях внешней среды и внутренних органов, переработка этой информации и на основе ее составление программ предстоящей деятельности. **Постоянный анализ окружающего мира обеспечивается работой ряда механизмов и систем, которые называют сенсорными, или анализаторами.** Учение об анализаторах было создано И. П. Павловым. Анализатором Павлов считал совокупность нейронов, участвующих в восприятии раздражений, проведении возбуждения, а также анализе его свойств клетками коры большого мозга. Работа любого анализатора начинается с восприятия рецепторами внешней для мозга физической или химической энергии, трансформации ее в нервные сигналы и передача их в мозг через цепи нейронов, образующих ряд уровней. Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается многократными их преобразованиями и завершается высшим анализом и синтезом (опознанием образа), после чего происходит выбор или разработка программы ответной реакции организма. Современное представление об анализаторах как сложных многоуровневых системах, передающих информацию от рецепторов к коре и включающих регулирующие влияния коры на рецепторы и нижележащие центры, привело к появлению более общего понятия **сенсорные системы.**

Всем сенсорным системам свойственны следующие **основные принципы строения:**

1. **многослойность**, т.е. наличие нескольких слоев нервных клеток, первый из которых связан с рецептором, а последний – с нейронами ассоциативных отделов коры полушарий;
2. **многоканальность** – наличие в каждом из слоев множества (иногда до миллиона) нервных элементов, связанных со множеством элементов следующего слоя и т.д. Наличие множества каналов обеспечивает сенсорным системам животных и человека большую надежность и тонкость анализа;
3. **неодинаковое число элементов в соседних слоях**, например, в зрительной сенсорной системе;
4. **дифференциация сенсорных систем** заключается в образовании отделов, состоящих из того или иного числа слоев нервных элементов.

Общий план организации сенсорных систем. В составе сенсорной системы различают 3 отдела:

- **периферический**, или рецепторный, состоящий из рецепторов, воспринимающих определенные сигналы, и специальных образований, представляющих собой органы чувств – глаз, ухо и др.;
- **проводниковый**, включающий проводящие пути и подкорковые нервные центры;
- **корковый** – области коры больших полушарий, которым адресуется данная информация.

Нервный путь, связывающий рецептор с корковыми клетками, обычно состоит из четырех нейронов: **первый**, чувствительный, **нейрон** расположен вне ЦНС – в спинномозговых узлах или узлах черепномозговых нервов (спиральном узле улитки, вестибулярном узле и др.); **второй нейрон** находится в спинном, продолговатом или среднем мозге; **третий нейрон** – в релейных (переключательных) ядрах таламуса; **четвертый нейрон** представляет собой корковую клетку проекционной зоны коры больших полушарий.

2. Основные функции сенсорных систем

Основными функциями сенсорных систем являются:

- сбор и обработка информации о внешней и внутренней среде организма, что включает: обнаружение сигналов; различение сигналов; передачу и преобразование сигналов; кодирование посту-

пающей информации; детектирование тех или иных признаков сигналов; опознание образов;

- осуществление обратных связей, информирующих нервные центры о результатах деятельности;
- поддержание нормального уровня (тонуса) функционального состояния мозга.

Разложение сложностей внешнего и внутреннего мира на отдельные элементы и их анализ И. П. Павлов считал основной функцией сенсорных систем (анализаторов). Помимо первичного сбора информации важной функцией сенсорных систем является также осуществление обратных связей о результатах деятельности организма. Для уточнения и совершенствования различных действий человека, в первую очередь, двигательных, ЦНС должна получать информацию о силе и длительности выполняемых сокращений мышц, о скорости и точности перемещений тела или рабочих снарядов, об изменениях темпа движений и т.п. Без этой информации невозможно формирование и развитие двигательных навыков, в т.ч. спортивных, совершенствование техники

Наконец, сенсорные системы вносят свой вклад в регуляцию функционального состояния организма. Импульсация, идущая от различных рецепторов в кору больших полушарий как по специфическим, так и по неспецифическим путям, является существенным условием поддержания нормального уровня ее функционального состояния. Искусственное выключение органов чувств в специальных экспериментах на животных приводило к резкому снижению тонуса коры и засыпанию. Такое животное просыпалось лишь во время кормления и при позывах к мочеиспусканию или опорожнению кишечника.

3. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов

Рецепторами называются специальные образования, воспринимающие и преобразующие энергию внешнего раздражения в специфическую энергию нервного импульса.

Все рецепторы разделяют на **экстерорецепторы**, принимающие раздражения из внешней среды (рецепторы органов слуха, зрения, обоняния, вкуса, осязания), **интерорецепторы**, реагирующие на раздражения из внутренних органов, и **проприорецепторы**, воспринимающие раздражения из двигательного аппарата (мышц, сухожилий, суставных сумок).

В зависимости от природы раздражителя, на который они настроены, различают **хеморецепторы** (рецепторы вкуса и обоняния, хеморецепто-

ры сосудов и внутренних органов), **механорецепторы** (проприорецепторы двигательной сенсорной системы, барорецепторы сосудов, рецепторы слуховой, вестибулярной, тактильной и болевой сенсорных систем), **фоторецепторы** (рецепторы зрительной сенсорной системы) и **терморецепторы** (рецепторы сенсорной системы кожи и внутренних органов).

По характеру связи с раздражителем различают **дистантные** рецепторы, реагирующие на сигналы от удаленных источников и обуславливающие предупредительные реакции организма (зрительные и слуховые), и **контактные**, принимающие непосредственные воздействия (тактильные и др.).

По структурным особенностям различают **первичные** (первичночувствующие) и **вторичные** (вторичночувствующие) рецепторы.

Первичные рецепторы – это окончания чувствительных биполярных клеток, тело которых находится вне ЦНС, один отросток подходит к воспринимающей раздражение поверхности, а другой направляется в ЦНС (например, проприорецепторы, тактильные и обонятельные рецепторы).

Вторичные рецепторы представлены специализированными рецепторными клетками, которые расположены между чувствительным нейроном и точкой приложения раздражителя. К ним относят рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата. В практическом отношении наиболее важное значение имеет психофизиологическая классификация рецепторов по характеру ощущений, возникающих при их раздражении. Согласно этой классификации у человека различают зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные рецепторы, терморецепторы, рецепторы положения тела и его частей в пространстве (проприо- и вестибулорецепторы) и рецепторы кожи.

Механизм возбуждения рецепторов. В первичных рецепторах энергия внешнего раздражителя непосредственно преобразуется в нервный импульс в самом чувствительном нейроне. В периферическом окончании чувствительных нейронов при действии раздражителя происходит изменение проницаемости мембраны для определенных ионов и ее деполяризация, возникает местное возбуждение – **рецепторный потенциал**, который, достигнув пороговой величины, обуславливает появление потенциала действия, распространяемого по нервному волокну к нервным центрам.

Во вторичных рецепторах раздражитель вызывает появление рецепторного потенциала в клетке-рецепторе. Ее возбуждение приводит к выделению медиатора в пресинаптической части контакта клетки-рецептора с волокном чувствительного нейрона. Местное возбуждение этого волокна отражается появлением возбуждающего постсинаптического

потенциала (ВПСП), или так называемого **генераторного потенциала**. При достижении порога возбудимости в волокне чувствительного нейрона возникает потенциал действия, несущий информацию в ЦНС. Таким образом, во вторичных рецепторах одна клетка преобразует энергию внешнего раздражителя в рецепторный потенциал, а другая – в генераторный потенциал и потенциал действия. Постсинаптический потенциал первого чувствительного нейрона называют генераторным потенциалом и он приводит к генерации нервных импульсов.

4. Свойства рецепторов

1. Главным свойством рецепторов является их **избирательная чувствительность к адекватным раздражителям**, к восприятию которых они эволюционно приспособлены (свет для фоторецепторов, звук для рецепторов улитки внутреннего уха и т.п.). Большинство рецепторов настроено на восприятие одного вида (модальности) раздражителя – света, звука и т.п. К таким специфическим для них раздражителям чувствительность рецепторов чрезвычайно высока. **Возбудимость рецептора измеряется минимальной величиной энергии адекватного раздражителя**, которая необходима для возникновения возбуждения, т.е. **порогом возбуждения**.

2. Другим свойством рецепторов является **очень низкая величина порогов для адекватных раздражителей**. Например, в зрительной сенсорной системе фоторецепторы способны возбуждаться одиночным квантом света в видимой части спектра, обонятельные рецепторы – при действии одиночных молекул пахучих веществ и т.п. Возбуждение рецепторов может возникать и при действии неадекватных раздражителей (например, ощущение света в зрительной сенсорной системе при механических и электрических раздражениях). Однако в этом случае пороги возбуждения оказываются значительно более высокими.

Различают абсолютные и разностные (дифференциальные) пороги. Абсолютные пороги измеряются минимально ощущаемой величиной раздражителя. Дифференциальные пороги представляют собой минимальную разницу между двумя интенсивностями раздражителя, которая еще воспринимается организмом (различия в цветовых оттенках, яркости света, степени напряжения мышц, суставных углах и пр.).

3. **Фундаментальным свойством всего живого является адаптация**, т.е. приспособляемость к условиям внешней среды. Адаптационные процессы охватывают не только рецепторы, но и все звенья сенсорных систем.

Адаптация заключается в **приспособлении всех звеньев сенсорной системы к длительно действующему раздражителю**, а проявляется она в снижении абсолютной чувствительности сенсорной системы. Субъективно адаптация проявляется в привыкании к действию постоянного раздражителя: войдя в прокуренное помещение, человек через несколько минут перестает ощущать запах дыма; человек не ощущает постоянного давления своей одежды на кожу, не замечает непрерывного тикания часов и т.д.

По скорости адаптации к длительным раздражениям рецепторы подразделяют на **быстро и медленно адаптирующиеся**. Первые после развития адаптационного процесса практически не сообщают следующему за ними нейрону о действующем раздражении, у вторых эта информация передается, хотя и в значительно уменьшенном виде (*например, так называемые вторичные окончания в мышечных веретенах, которые информируют ЦНС о статических напряжениях*).

Адаптация может сопровождаться как понижением, так и повышением возбудимости рецепторов. Так, при переходе из светлого помещения в темное происходит постепенное повышение возбудимости фоторецепторов глаза, и человек начинает различать слабо освещенные предметы – это так называемая **темновая адаптация**. Однако такая высокая возбудимость рецепторов оказывается чрезмерной при переходе в ярко освещенное помещение («свет режет глаза»). В этих условиях возбудимость фоторецепторов быстро снижается – происходит **световая адаптация**.

Для оптимального восприятия внешних сигналов нервная система тонко регулирует чувствительность рецепторов в зависимости от потребностей момента путем эфферентной регуляции рецепторов. В частности, *при переходе от состояния покоя к мышечной работе чувствительность рецепторов двигательного аппарата заметно возрастает, что облегчает восприятие информации о состоянии опорно-двигательного аппарата (гамма-регуляция)*. Механизмы адаптации к различной интенсивности раздражителя могут затрагивать не только сами рецепторы, но и другие образования в органах чувств. Например, при адаптации к различной интенсивности звука происходит изменение подвижности слуховых косточек (молоточка, наковальни и стремячка) в среднем ухе человека.

5. Кодирование информации

Амплитуда и длительность отдельных нервных импульсов (потенциалов действия), поступающих от рецепторов к центрам, при разных Раз-

дражения остаются постоянными. Однако рецепторы передают в нервные центры адекватную информацию не только о характере, но и о силе действующего раздражителя. Информация об изменениях интенсивности раздражителя кодируется (преобразуется в форму нервного импульсного кода) двумя способами:

- **изменением частоты импульсов**, идущих по каждому из нервных волокон от рецепторов к нервным центрам;
- **изменением числа и распределения импульсов** – их количества в пачке (порции), интервалов между пачками, продолжительности отдельных пачек импульсов, числа одновременно возбужденных рецепторов и соответствующих нервных волокон (*разнообразная пространственно-временная картина этой импульсации, богатая информацией, называется паттерном*).

Чем больше интенсивность раздражителя, тем больше частота афферентных нервных импульсов и их количество. Это обуславливается тем, что нарастание силы раздражителя приводит к увеличению деполяризации мембраны рецептора, что, в свою очередь, вызывает увеличение амплитуды генераторного потенциала и повышение частоты возникающих в нервном волокне импульсов. Между силой раздражения и числом нервных импульсов существует прямо пропорциональная зависимость.

Имеется еще одна возможность кодирования сенсорной информации. Избирательная чувствительность рецепторов к адекватным раздражителям уже позволяет отделить различные виды действующей на организм энергии. Однако и в пределах одной сенсорной системы может быть различная чувствительность отдельных рецепторов к разным по характеристикам раздражителям одной и той же модальности (различение вкусовых характеристик разными вкусовыми рецепторами языка, цветоразличение различными фоторецепторами глаза и др.).

Лекция 20

ЗРИТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

1. Значение и общий план организации зрительной сенсорной системы.
2. Оптическая система глаза и преломление света (рефракция).
3. Фоторецепция.
4. Функциональные характеристики зрения.

1. Значение и общий план организации зрительной сенсорной системы

Зрительная сенсорная система – важнейший из органов чувств человека и большинства высших позвоночных животных. Через нее человек получает около 90 % информации о внешней среде. Не случайна пословица «Лучше один раз увидеть, чем сто раз услышать».

Зрительная сенсорная система служит для восприятия и анализа световых раздражений. Глаз человека воспринимает световые лучи лишь в видимой части спектра – в диапазоне от 400 до 800 нм. Видим мы только при наличии света. Отвыкший от света, человек слепнет.

Зрительная сенсорная система состоит из следующих отделов:

1. **периферический отдел** – это сложный вспомогательный орган – глаз, в котором находятся фоторецепторы и тела первых (биполярных) и вторых (ганглиозных) нейронов;
2. **проводниковый отдел** – зрительный нерв (вторая пара черепно-мозговых нервов), представляющий собой аксоны нейронов и вторых частично перекрещивающийся в **хиазме**, передает информацию третьим нейронам, часть которых расположена в переднем двухолмии среднего мозга, другая часть – в ядрах таламуса, так называемых наружных коленчатых телах;
3. **корковый отдел** – четвертые нейроны находятся в 17-ом поле затылочной области коры больших полушарий. Это поле представляет собой первичное (проеекционное) поле, или **ядро анализатора**, функцией которого является возникновение **ощущений**. Рядом с ним находится вторичное поле, или **периферия анализатора** (18-е и 19-е поля), функция которого – опознание и осмысливание зрительных ощущений, что лежит в основе **процесса восприятия**. Дальнейшая обработка и взаимосвязь зрительной информации с информацией от других сенсорных систем происходит в ассоциативных задних третичных полях коры – нижнетеменных областях.

2. Оптическая система глаза и преломление света (рефракция)

Зрительное восприятие – многозвеньевой процесс, начинающийся с проекции изображения на сетчатку глаза и возбуждения фоторецепторов и заканчивающийся принятием высшими отделами зрительной сенсорной системы решения о наличии в поле зрения того или иного зрительного образа. В связи с необходимостью наводить глаза на рассматриваемый объ-

ект, вращая их, природа создала у большинства видов животных шарообразную форму глазного яблока. На пути к светочувствительной оболочке глаза – сетчатке – лучи света проходят через несколько светопроводящих сред – роговицу, влагу передней камеры, хрусталик и стекловидное тело, назначение которых преломлять их и фокусировать в области расположения рецепторов на сетчатке, обеспечивать четкое изображение на ней.

Как вы помните, камера глаза имеет 3 оболочки. Наружная непрозрачная оболочка – склера, переходит спереди в прозрачную роговицу. Средняя сосудистая оболочка в передней части глаза образует ресничное тело и радужную оболочку, обуславливающую цвет глаз. В середине радужки имеется отверстие – зрачок, регулирующий количество пропускаемых световых лучей. Диаметр зрачка регулируется зрачковым рефлексом, центр которого находится в среднем мозге. Внутренняя сетчатая оболочка (сетчатка) содержит фоторецепторы глаза (палочки и колбочки) и служит для преобразования световой энергии в нервное возбуждение.

Основными преломляющими средами глаза человека являются роговица и хрусталик, который представляет собой двояковыпуклую линзу. В глазу преломление света проходит по общим законам физики. Лучи, идущие из бесконечности через центр роговицы и хрусталика (т.е. через главную оптическую ось глаза) перпендикулярно к их поверхности, не испытывают преломления. Все остальные лучи преломляются и сходятся внутри камеры глаза в одной точке – фокусе. Такой ход лучей обеспечивает четкое изображение на сетчатке, причем оно получается действительным, **уменьшенным и обратным** (рис. 26).

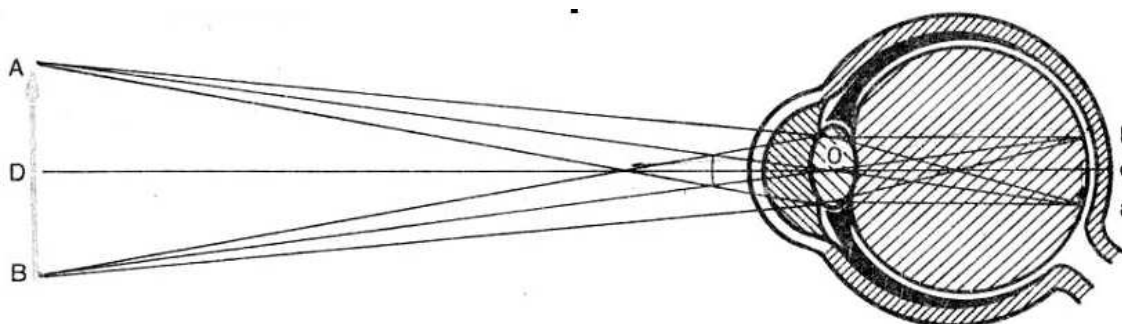


Рис. 26. Ход лучей и построение изображений в редуцированном глазу:
 АВ – предмет; ab – его изображение; Dd – главная оптическая ось

Аккомодация. Для ясного видения предмета необходимо, чтобы лучи от его точек попадали на поверхность сетчатки, т.е. были здесь сфокусированы. Когда человек смотрит на далекие предметы, их изображение сфокусировано на сетчатке и они видны ясно. При этом близкие предметы

видны неясно, их изображение на сетчатке расплывчато, т.к. лучи от них собираются за сетчаткой (рис. 27). Видеть одновременно одинаково ясно предметы, удаленные от глаза на разное расстояние, невозможно.

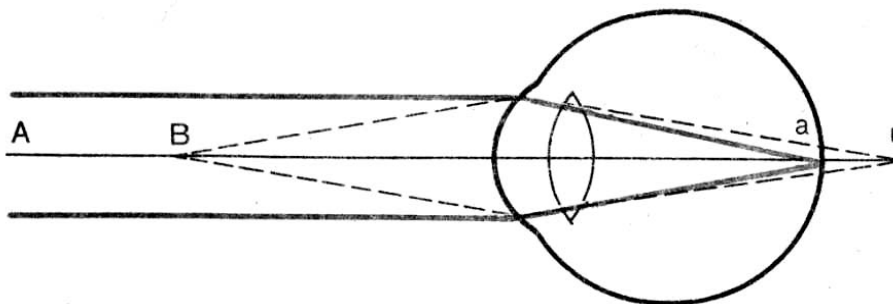


Рис. 27. Ход лучей от близкой и далекой точки:

От далекой точки А (параллельные лучи) изображение а получается на сетчатке при ненапряженном аккомодационном аппарате; при этом от близкой точки В изображение в образуется за сетчаткой

Приспособление глаза к четкому видению различно удаленных предметов называется **аккомодацией**. Этот процесс осуществляется за счет изменения кривизны хрусталика и, следовательно, его преломляющей способности. При рассматривании близких предметов хрусталик делается более выпуклым, благодаря чему лучи, расходящиеся от светящейся точки, сходятся на сетчатке. При рассмотрении далеких предметов хрусталик становится плоским, как бы растягиваясь (рис. 28). Механизм аккомодации сводится к сокращению ресничных мышц, которые изменяют выпуклость хрусталика.

Существует две главные аномалии преломления лучей (рефракции) в глазу: близорукость и дальнозоркость. Они обусловлены, как правило, ненормальной длиной глазного яблока. В норме продольная ось глаза соответствует преломляющей силе глаза. Однако у 35 % людей имеются нарушения этого соответствия. В случае врожденной близорукости продольная ось глаза больше нормы и фокусировка лучей происходит перед сетчаткой, а изображение на сетчатке становится расплывчатым (рис. 29). Приобретенная близорукость связана с увеличением кривизны хрусталика, возникающая, в основном, при нарушении гигиены зрения. В дальнозорком глазу, наоборот, продольная ось глаза меньше нормы и фокус располагается за сетчаткой. В результате изображение на сетчатке тоже расплывчато. Приобретенная дальнозоркость возникает у пожилых людей из-за уменьшения выпуклости хрусталика и ухудшения аккомодации. В связи с возникновением старческой дальнозоркости ближняя точка ясного видения с возрастом отодвигается (от 7 см в 7 – 10 лет до 75 см в 60 лет и более).

Рис. 28. **Механизм аккомодации**
(по Г. Гельмгольцу)

В левой половине хрусталик (7) уплощен при рассмотрении далекого предмета, а справа он стал более выпуклым за счет аккомодационного усилия при рассмотрении близкого предмета. 1 – склера; 2 – сосудистая оболочка; 3 – сетчатка; 4 – роговица; 5 – передняя камера; 6 – радужная оболочка; 7 – хрусталик; 8 – стекловидное тело; 9 – ресничная мышца, ресничные отростки и ресничные связки; 10 – центральная ямка; 11 – зрительный нерв

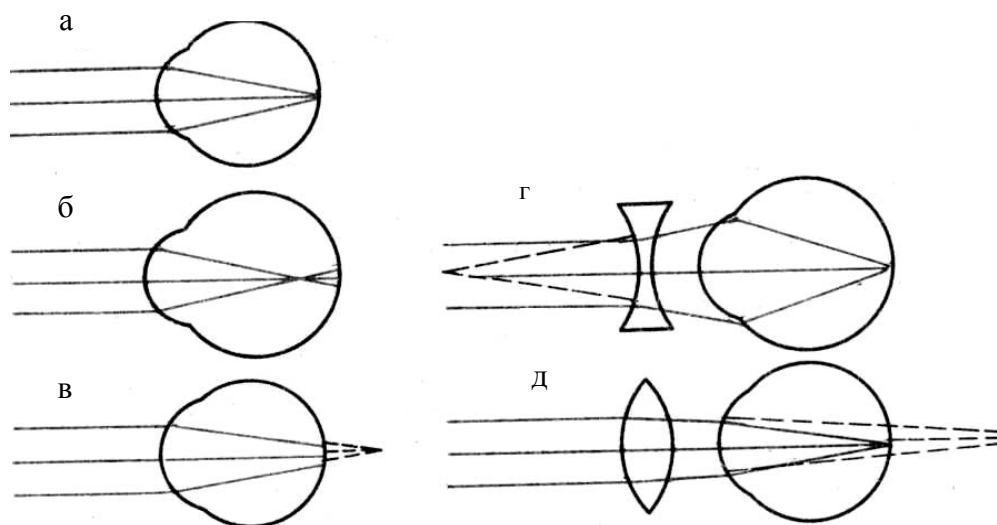
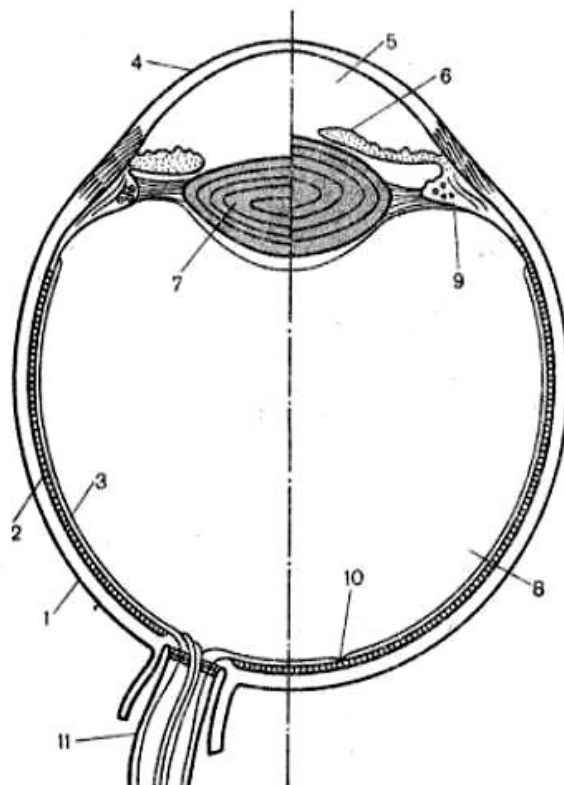


Рис. 29. Схема рефракции в нормальном (а), близоруком (б) и дальнозорком (в) глазу. Оптическая коррекция близорукости (г) и дальнозоркости (д)

3. Фоторецепция

Фоторецепция – это процесс преобразования световых раздражений в нервное возбуждение, а фоторецепторы глаза (палочки и колбочки) – это

высокоспециализированные клетки, преобразующие световые раздражения в нервный импульс. Фоторецепция начинается в наружных сегментах этих клеток, где на специальных дисках расположены молекулы зрительного пигмента (в палочках – родопсин, в колбочках – йодопсин) (рис. 30).

Когда свет падает на фоторецепторы, в них происходит фотохимическая реакция: поглощая квант света (максимум поглощения около 500 нм – сине-зеленая часть спектра), родопсин (зрительный пурпур), который представляет собой сложный светочувствительный белок, распадается и обесцвечивается. Продукты распада изменяют мембранный потенциал фоторецепторов, в результате чего сначала в рецепторах, а затем в нейронах сетчатки, связанных с ними, генерируются электрические потенциалы, которые передают информацию в головной мозг, где происходит окончательный анализ возбуждения, различение изображений и формирование ощущения. В темноте родопсин снова синтезируется.

В фоторецепторах рецепторный потенциал возникает при гиперполяризации мембраны. Это единственное исключение из правила, когда рецепторный потенциал является гиперполяризующим.

На свету происходит гиперполяризация мембран рецепторных клеток, а в темноте – их деполяризация, т.е. стимулом для них является темнота, а не свет. При этом в соседних клетках происходят обратные изменения, что позволяет отделить светлые и темные точки пространства.

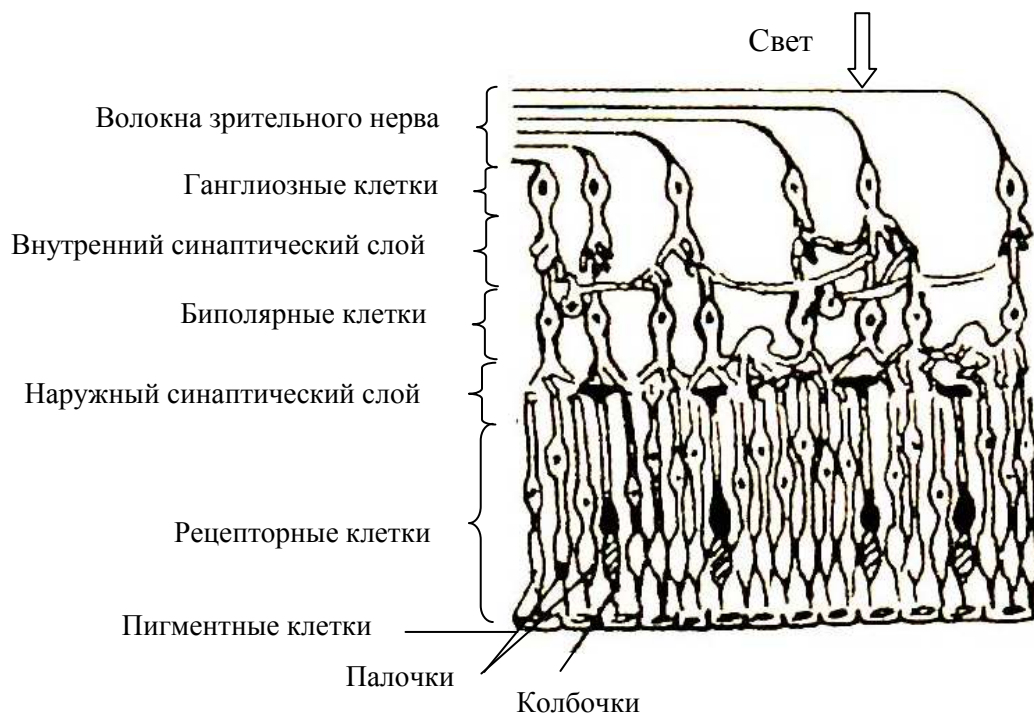


Рис. 30. Строение сетчатки

Палочки, рассеянные преимущественно по периферии сетчатки (их около 130 млн), и колбочки, расположенные преимущественно в центральной части сетчатки (их около 7 млн), различаются по своим функциям. Палочки обладают более высокой чувствительностью, чем колбочки, и являются органами сумеречного зрения. Они обеспечивают черно-белое (бесцветное) изображение. Колбочки представляют собой органы дневного зрения. Они воспринимают яркое освещение и обеспечивают цветное зрение.

У человека существует 3 вида колбочек: воспринимающие преимущественно **красный, зеленый и сине-фиолетовый цвет**. Разная их цветовая чувствительность определяется различиями в зрительном пигменте. Комбинации возбуждения этих приемников разных цветов дают ощущения всей гаммы цветовых оттенков, а равномерное возбуждение всех трех типов колбочек – ощущение белого цвета.

Трехсоставную теорию цветового зрения впервые высказал в 1756 г. М. В. Ломоносов. 100 лет спустя ее развил немецкий ученый Г. Гельмгольц, который не упомянул об открытии Ломоносова.

При нарушении функции колбочек наступает цветовая слепота (дальтонизм), человек перестает различать цвета, в частности, красный и зеленый цвет. Это заболевание отмечается у 8 % мужчин и у 0,5 % женщин.

4. Функциональные характеристики зрения

Важными характеристиками органа зрения являются острота и поле зрения.

Остротой зрения называется способность различать отдельные объекты. Она измеряется минимальным углом, при котором две точки воспринимаются как отдельные, – примерно 0,5 угловой минуты. В центре сетчатки колбочки имеют более мелкие размеры и расположены гораздо плотнее, поэтому способность к пространственному различению здесь в 4 – 5 раз выше, чем на периферии сетчатки. Следовательно, **центральное зрение отличается более высокой остротой зрения, чем периферическое зрение**. Для детального разглядывания предметов человек поворотом головы и глаз перемещает их изображение в центр сетчатки.

Острота зрения зависит не только от густоты рецепторов, но и от четкости изображения на сетчатке, т.е. от преломляющих свойств глаза, от степени аккомодации, от величины зрачка. *В водной среде преломляющая сила роговицы снижается, т.к. ее коэффициент преломления близок к ко-*

эффициенту преломления воды. В результате под водой острота зрения уменьшается в 200 раз.

Поле зрения называется часть пространства, видимая при неподвижном положении глаза. Для черно-белых сигналов поле зрения обычно ограничено строением костей черепа и положением глазных яблок в глазницах. Для цветных раздражителей поле зрения меньше, т.к. воспринимающие их колбочки находятся в центральной части сетчатки. Наименьшее поле зрения отмечается для зеленого цвета. При утомлении поле зрения уменьшается.

Человек обладает **бинокулярным зрением**, т.е. зрением двумя глазами. Такое зрение имеет преимущество перед монокулярным зрением (одним глазом) в восприятии глубины пространства, особенно на близких расстояниях (менее 100 м). Четкость такого восприятия (глазомер) обеспечивается хорошей координацией движения обоих глаз, которые должны точно наводиться на рассматриваемый объект. В этом случае его изображение попадает на идентичные точки сетчатки (одинаково удаленные от центра сетчатки) и человек видит одно изображение. *Четкий поворот глазных яблок зависит от работы наружных мышц глаза – его глазодвигательного аппарата (четыре прямые и две косые мышцы), другими словами, от мышечного баланса глаза. Однако идеальный мышечный баланс глаза, или ортофория, имеется лишь у 40 % людей. Его нарушение возможно в результате утомления, действия алкоголя и пр., а также как следствие дисбаланса мышц, что приводит к нечеткости и раздвоению изображения (гетерофория). При небольших нарушениях сбалансированности мышечных усилий наблюдается небольшое скрытое (или физиологическое) косоглазие, которое в бодром состоянии человек компенсирует волевой регуляцией, а при значительных – явное косоглазие.*

Глазодвигательный аппарат имеет важное значение в восприятии скорости движения, которую человек оценивает либо по скорости перемещения изображения по сетчатке неподвижного глаза, либо по скорости движения наружных мышц глаза при следящих движениях глаза.

Изображение, которое видит человек двумя глазами, прежде всего определяется его ведущим глазом. **Ведущий глаз** обладает более высокой остротой зрения, мгновенным и особенно ярким восприятием цвета, более обширным полем зрения, лучшим ощущением глубины пространства. При прицеливании воспринимается лишь то, что входит в поле зрения этого глаза. В целом, восприятие объекта в большей мере обеспечивается ведущим глазом, а восприятие окружающего фона – неведущим глазом.

Лекция 21
СЛУХОВАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА.
ВЕСТИБУЛЯРНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

1. Значение и общий план организации слуховой сенсорной системы.
2. Функции наружного, среднего и внутреннего уха.
3. Физиологический механизм восприятия звука.
4. Значение и общий план организации вестибулярной сенсорной системы.
5. Функционирование вестибулярного аппарата.
6. Влияние вестибулярной системы на различные функции организма.

1. Значение и общий план организации слуховой сенсорной системы

Слуховая сенсорная система – второй по значению дистантный анализатор человека. Вся жизнь человека протекает в мире звуков. Слух играет крайне важную роль именно у человека в связи с возникновением членораздельной речи. **Слуховая сенсорная система служит для восприятия и анализа звуковых колебаний внешней среды.** Деятельность слуховой сенсорной системы имеет также значение и для оценки временных интервалов – темпа и ритма движений.

Слуховая сенсорная система состоит из следующих отделов:

1. **периферического** (сложный специализированный орган, состоящий из наружного, среднего и внутреннего уха);
2. **проводникового** (**первый нейрон проводникового отдела**, находящийся в спиральном узле улитки, получает возбуждение от рецепторов внутреннего уха, отсюда информация поступает по его волокнам, т.е. по слуховому нерву (входящему в 8 пару черепно-мозговых нервов) ко **второму** нейрону в продолговатом мозге и после перекреста часть волокон идет к **третьему нейрону** в заднем двухолмии среднего мозга, а часть – к ядрам таламуса (*внутреннему коленчатому телу*);
3. **коркового** (четвертый нейрон, который находится в первичном (проекционном) слуховом поле в височной области коры больших полушарий и обеспечивает возникновение ощущения, а более сложная обработка звуковой информации происходит в расположенном рядом вторичном слуховом поле, отвечающем за формирование восприятия и опознание информации. Полученные сведения поступают в третичное поле нижнетеменной зоны коры, где интегрируются с другими формами информации).

2. Функции наружного, среднего и внутреннего уха

Звук в ухе прodelывает более сложный путь, чем луч света в глазу (рис. 31).

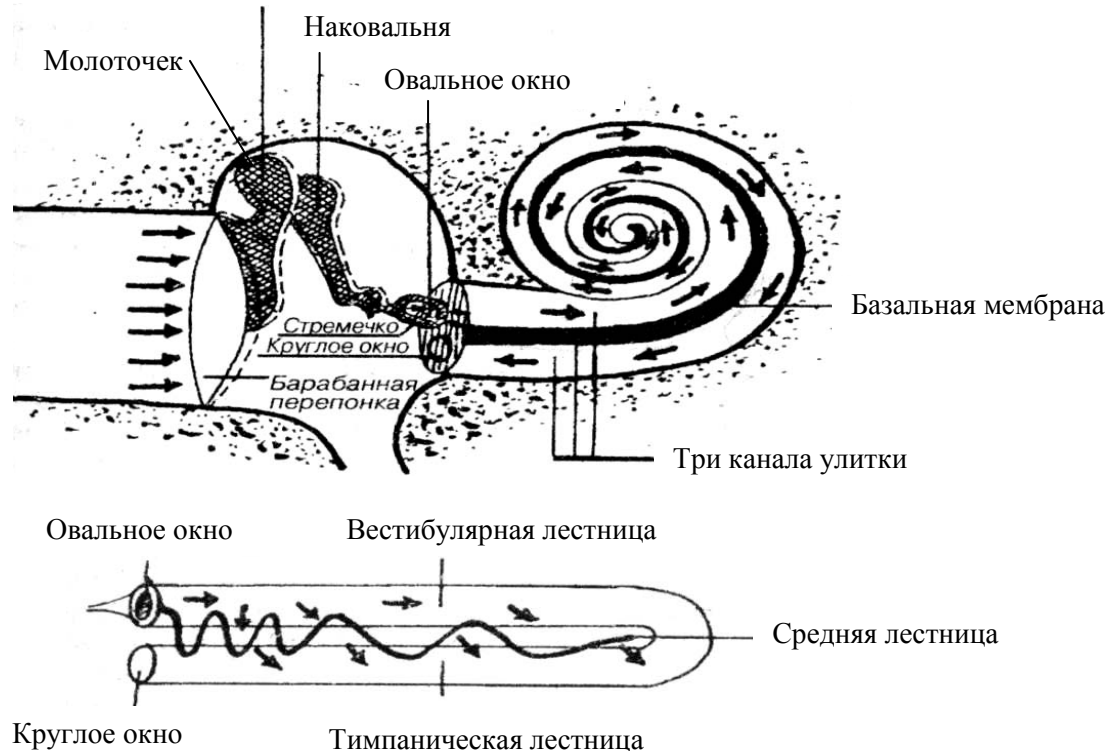


Рис. 31. Наружное, среднее и внутреннее ухо

Внизу – схема каналов улитки в развернутом виде и движения звуковой волны

Ушная раковина (**наружное ухо**) – звукоулавливатель. На пути в среднее ухо звук встречает преграду – барабанную перепонку, которая отделяет наружное ухо от среднего. Ударяясь, он колеблет ее, и она повторяет колебания воздушных волн, не искажая их.

Среднее ухо является звукопроводящим аппаратом. Оно представляет собой воздушную (барабанную) полость, которая через слуховую (евстахиеву) трубу соединяется с полостью носоглотки, а через нее – с ротовой полостью.

Благодаря такому соединению *среднего уха с полостью носоглотки* возникает возможность выравнивания давления по обе стороны барабанной перепонки, что предотвращает ее разрыв при резких и сильных изменениях внешнего давления – при погружениях под воду, снижениях или подъемах на высоту, выстрелах, взрывах и пр. Это **барофункция** уха. Во избежание разрушения барабанной перепонки взрывники приоткрывают рот, чтобы уравновесить с обеих сторон давление на нее. *При сильных звуках специальные мышцы уменьшают подвижность барабанной перепонки*

и слуховых косточек, адаптируя слуховой аппарат к таким изменениям раздражителя и предохраняя внутреннее ухо от разрушения.

В среднем ухе наблюдается усиление звука. Соединенные друг с другом 3 слуховые косточки – молоточек, наковальня и стремечко – усиливают колебания барабанной перепонки почти в 50 раз и через перепонку овального окна передают эти колебания жидкости, находящейся во внутреннем ухе, – **перилимфе**.

Внутреннее ухо является звуковоспринимающим аппаратом. Оно расположено в пирамидке височной кости и содержит улитку, образующую 2,5 спиральных витка. Улитковый канал разделен двумя перегородками – основной мембраной и вестибулярной мембраной – на 3 узких хода: верхний (вестибулярная лестница), средний (перепончатый канал) и нижний (барабанная лестница) (рис. 32).

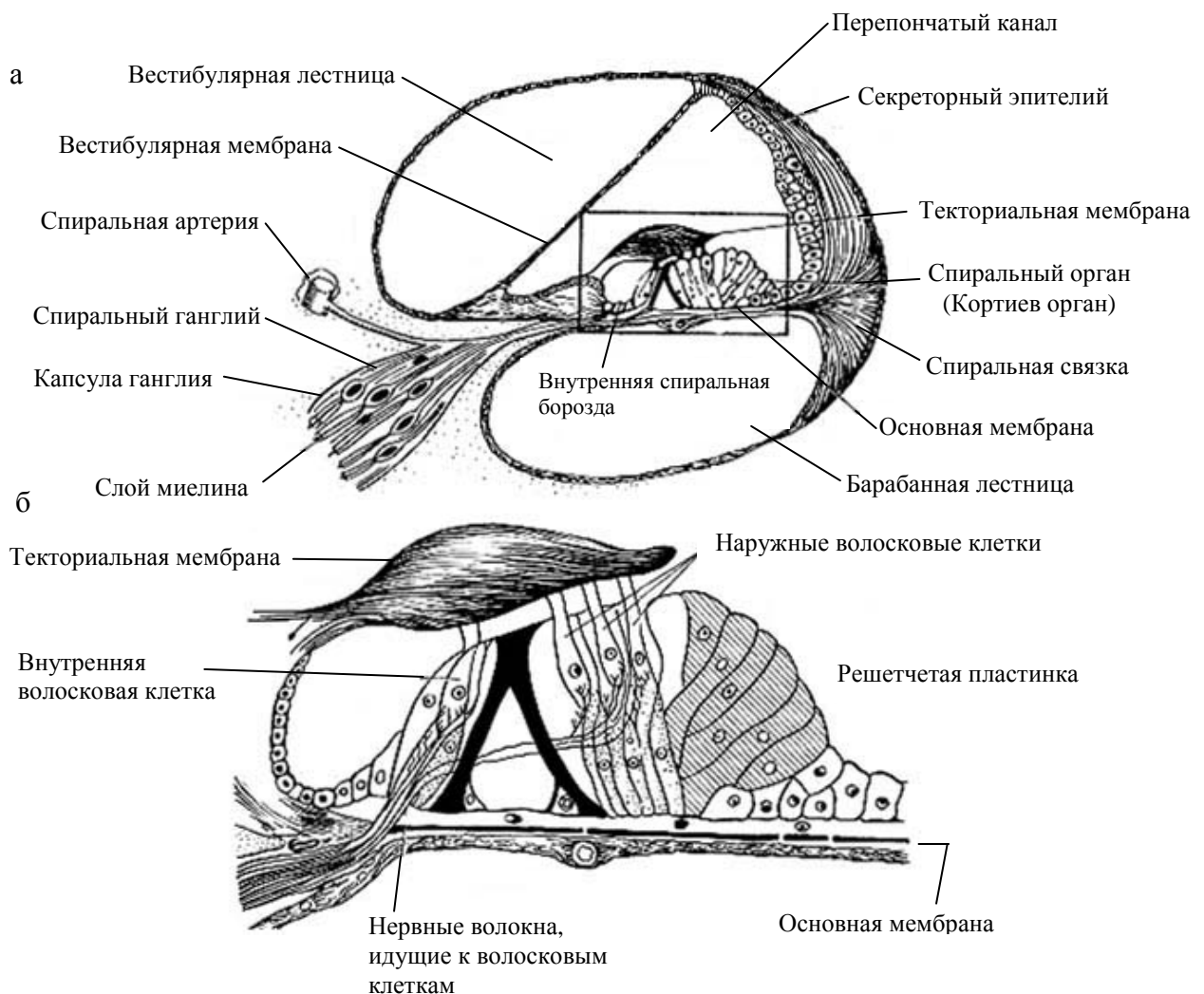


Рис. 32. Поперечный разрез завитка улитки (а) с увеличенной частью спирального (Кортиева) органа (б), очерченной сверху прямоугольником

На вершине улитки имеется отверстие, соединяющее верхний и нижний каналы в единый, идущий от овального окна к вершине улитки и далее к круглому окну. Полость его заполнена жидкостью – перилимфой, а полость среднего перепончатого канала заполнена жидкостью иного состава – эндолимфой.

В среднем канале расположен звуковоспринимающий аппарат – **Кортиев орган**, в котором находятся **механорецепторы звуковых колебаний – волосковые клетки**. Эти клетки трансформируют механические колебания в электрические потенциалы, в результате чего возбуждаются волокна слухового нерва.

Улавливание звука и весь процесс слушания двумя ушами – так называемый **бинауральный слух** – имеет значение для определения направления звука. Звуковые колебания, идущие сбоку, доходят до ближайшего уха на несколько десятитысячных долей секунды (0,0006 с) раньше, чем до другого. Этой ничтожной разницы во времени прихода звука к обоим ушам достаточно, чтобы определить его направление.

3. Физиологический механизм восприятия звука

Восприятие звука основано на двух процессах, происходящих в улитке:

- **разделении звуков** различной частоты по месту их наибольшего воздействия на основную мембрану улитки;
- **преобразовании** рецепторными клетками механических колебаний в нервное возбуждение.

Звуковые колебания, поступающие во внутреннее ухо через овальное окно, передаются перилимфе, а колебания этой жидкости приводят к смещениям основной мембраны, на которой расположены рецепторные волосковые клетки: внутренние и наружные, отделенные друг от друга кортиевыми дугами. Волоски рецепторных клеток омываются эндолимфой и контактируют с покровной мембраной, которая по всему ходу перепончатого канала расположена над волосковыми клетками. При действии звуков основная мембрана начинает колебаться, волоски рецепторных клеток касаются покровной мембраны и механически раздражаются. В результате в них возникает процесс возбуждения, который по афферентным волокнам направляется к нейронам спирального узла улитки и далее в ЦНС.

От высоты звука зависит высота столба колеблющейся жидкости и, соответственно, место наибольшего смещения основной мембраны: звуки высокой частоты дают наибольший эффект на начале основной

мембраны, а низких частот – доходят до вершины улитки. Таким образом, при различных по частоте звуках возбуждаются разные волосковые клетки и разные волокна. Увеличение силы звука приводит к увеличению числа возбужденных волосковых клеток и нервных волокон, что позволяет различать интенсивность звуковых колебаний.

Различают костную и воздушную проводимость звука. В обычных условиях у человека преобладает воздушная проводимость – *проведение звуковых колебаний через наружное и среднее ухо к рецепторам внутреннего уха*. В случае костной проводимости звуковые колебания передаются через кости черепа непосредственно улитке (например, при нырянии, под водой плавании).

Человек обычно воспринимает звуки с частотой от 15 до 20 000 Гц. У детей верхний предел достигает 22 000 Гц, с возрастом он понижается. *Наиболее высокая чувствительность обнаружена в области частот от 1 000 до 3 000 Гц. Эта область соответствует наиболее часто встречающимся частотам человеческой речи и музыки.*

4. Значение и общий план организации вестибулярной сенсорной системы

Вестибулярная сенсорная система служит для анализа положения и движения тела в пространстве. *Это одна из древнейших сенсорных систем, развившаяся в условиях действия силы тяжести на Земле.* Наряду со зрительной сенсорной системой и кинестетическим анализатором она играет ведущую роль в пространственной ориентировке человека. Импульсы от вестибулорецепторов используются в организме для поддержания равновесия тела, для регуляции и сохранения позы, для пространственной организации движений человека. **При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярной сенсорной системы не возбуждаются.**

Вестибулярная сенсорная система состоит из следующих отделов:

1. **периферического**, который включает два образования, содержащих механорецепторы вестибулярной системы, – преддверие (мешочек и маточка) и полукружные каналы;
2. **проводникового**, который начинается от рецепторов волокнами биполярной клетки (**первого нейрона**) вестибулярного узла, расположенного в височной кости, аксоны этих нейронов образуют вестибулярный нерв и вместе со слуховым нервом в составе 8-ой пары черепномозговых нервов входят в продолговатый мозг; в вестибулярных ядрах продолговатого мозга находятся **вторые**

нейроны, импульсы от которых поступают к **третьим нейронам** – в таламусе. Сигналы от вестибулярных ядер направляются не только к таламусу (это не единственный путь), они направляются во многие отделы ЦНС: спинной мозг, мозжечок, ретикулярную формацию и вегетативные ганглии.

3. **коркового**, представленного четвертыми нейронами, часть которых расположена в первичном поле вестибулярной системы в височной области коры, а другая – в непосредственной близости к пирамидным нейронам моторной области коры и в постцентральной извилине. Точная локализация вестибулярной зоны коры человека в настоящее время окончательно не выяснена.

5. Функционирование вестибулярного аппарата

Итак, периферическим отделом вестибулярной сенсорной системы является вестибулярный аппарат, находящийся во внутреннем ухе в лабиринте пирамиды височной кости. Он состоит из преддверия и трех полукружных каналов.

Каналы и полости в височной кости образуют костный лабиринт вестибулярного аппарата, который частично заполнен перепончатым лабиринтом. Между костным и перепончатым лабиринтами находится жидкость – перилимфа, а внутри перепончатого лабиринта – эндолимфа.

Аппарат преддверия предназначен для анализа действия силы тяжести при изменениях положения тела в пространстве и ускорений прямолинейного движения. Он разделен на 2 полости – мешочек и маточку, содержащих отолитовые приборы, механорецепторы которых представляют собой волосковые клетки. Выступающая в полость часть рецепторной клетки оканчивается одним более длинным подвижным волоском и 60 – 80 склеенными неподвижными волосками. Эти волоски пронизывают желеобразную **отолитовую мембрану**, в которой находятся кристаллы углекислого кальция – отолиты (рис. 33).

В маточке отолитовая мембрана расположена в горизонтальной плоскости, а в мешочке она согнута и находится во фронтальной и сагиттальной плоскостях.

При изменении положения головы и тела, а также при вертикальных или горизонтальных ускорениях отолитовые мембраны свободно перемещаются под действием силы тяжести *во всех трех плоскостях* (т.е. скользят по волоскам), деформируя при этом волоски механорецепторов. Чем больше деформация волосков, тем выше частота афферентных импульсов в волокнах вестибулярного нерва.

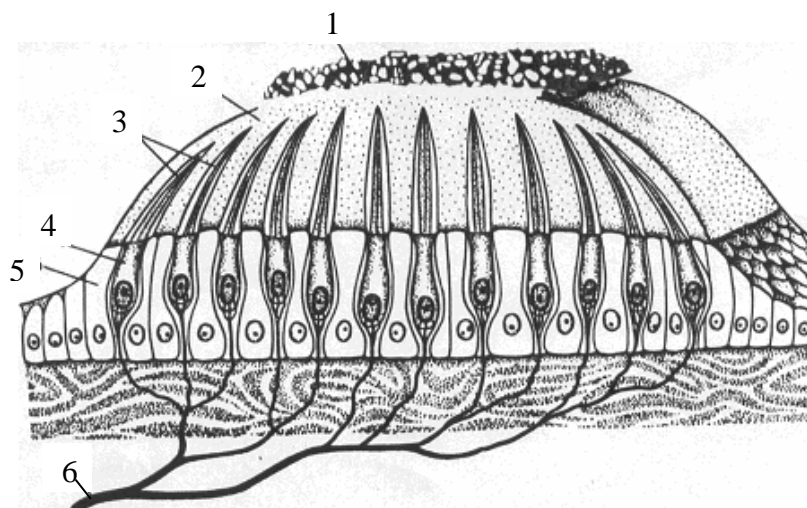


Рис. 33. Строение отолитового аппарата:

1 – отолиты; 2 – отолитовая мембрана; 3 – волоски рецепторных клеток;
4 – рецепторные клетки; 5 – опорные клетки; 6 – нервные волокна

Аппарат полукружных каналов служит для анализа действия центробежной силы при вращательных движениях. Адекватным его раздражителем является угловое ускорение. Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях (*передняя – во фронтальной плоскости, боковая – в горизонтальной, задняя – в сагиттальной*) и заполнены, как и весь лабиринт, плотной эндолимфой (ее вязкость в 2 – 3 раза больше, чем у воды). Один из концов каждого канала расширен в «ампулу». Рецепторные волосковые клетки сконцентрированы только в ампулах в виде крист (складок, гребешков), т.е. склеены. При движении эндолимфы (во время угловых ускорений), когда волоски сгибаются в одну сторону, волосковые клетки возбуждаются, а при противоположно направленном движении – тормозятся. Рецепторный потенциал, генерируемый при раздражении волосковых клеток, передает импульс окончаниям волокон вестибулярного нерва.

В настоящее время показано, что вращения или наклоны в одну сторону увеличивают афферентную импульсацию, а в другую сторону – уменьшают ее. Это позволяет различать направление прямолинейного или вращательного движения.

6. Влияние вестибулярной системы на различные функции организма

Вестибулярная сенсорная система связана со многими центрами спинного и головного мозга и вызывает ряд вестибулосоматических и вестибуловегетативных рефлексов (рис. 34). Важнейшие из этих реакций – вестибулоспинальные.

Вестибулярные раздражения вызывают установочные рефлексы изменения тонуса мышц, лифтные рефлексy, а также особые движения глаз, направленные на сохранение изображения на сетчатке, – нистагм (*движения глазных яблок со скоростью вращения, но в противоположном направлении, затем быстрое возвращение к исходной позиции и новое противоположное вращение*).

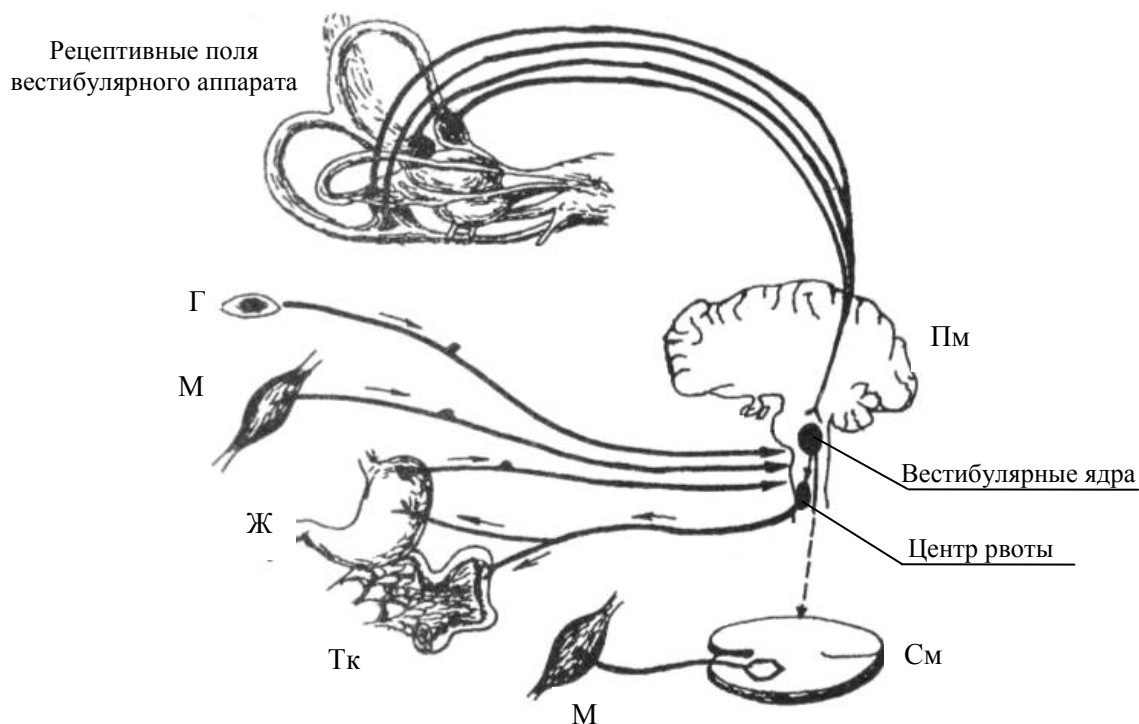


Рис. 34. Афферентные связи вестибулярного аппарата:
 Г – глаз; Тк – тонкая кишка; М – мышца; Пм – продолговатый мозг;
 Ж – желудок; См – спинной мозг

В вестибуловегетативные реакции вовлекаются сердечно-сосудистая система, желудочно-кишечный тракт и другие органы. При сильных и длительных нагрузках на вестибулярный аппарат возникает «болезнь движения» (примером которой может служить морская болезнь), которая проявляется изменением частоты сердцебиения и артериального давления, ухудшением чувства времени, изменением психических функций – внимания, оперативного мышления, кратковременной памяти, эмоциональных проявлений. В тяжелых случаях возникают головокружение, тошнота, рвота. Повышенная склонность к «болезни движения» может быть уменьшена специальной тренировкой (вращение, качели) и применением ряда лекарственных средств.

В условиях невесомости (когда у человека выключены вестибулярные влияния) возникает утрата представления о пространственном поло-

жении тела. Теряются навыки ходьбы, бега. Ухудшается состояние нервной системы, возникает повышенная раздражительность, нестабильность настроения. Таким образом, помимо основной анализаторной функции, важной для управления позой и движениями человека, вестибулярная сенсорная система оказывает разнообразные побочные влияния на многие функции организма, которые возникают в результате иррадиации возбуждения на другие нервные центры.

Лекция 22

ДВИГАТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА. СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ КОЖИ, ВКУСА И ОБОНЯНИЯ

1. Значение и общий план организации двигательной сенсорной системы.
2. Функции проприорецепторов.
3. Сенсорные системы кожи, внутренних органов, вкуса и обоняния.
4. Переработка, взаимодействие и значение сенсорной информации.

1. Значение и общий план организации двигательной сенсорной системы

Двигательная сенсорная система служит для анализа состояния двигательного аппарата – его движения и положения. Информация о степени сокращения скелетных мышц, натяжении сухожилий, изменении суставных углов необходима для регуляции двигательных актов и поз.

Двигательная сенсорная система состоит из следующих отделов:

1. **периферического**, представленного проприорецепторами, расположенными в мышцах, сухожилиях и суставных сумках;
2. **проводникового**, который начинается биполярными клетками (первыми нейронами), *тела которых расположены вне ЦНС – в спинномозговых узлах*, один их отросток связан с рецепторами, другой входит в спинной мозг и передает импульсы ко вторым нейронам в продолговатый мозг (часть путей от проприорецепторов направляется в кору мозжечка), а далее к третьим нейронам – релейным ядрам таламуса;
3. **коркового**, находящегося в передней центральной извилине коры больших полушарий.

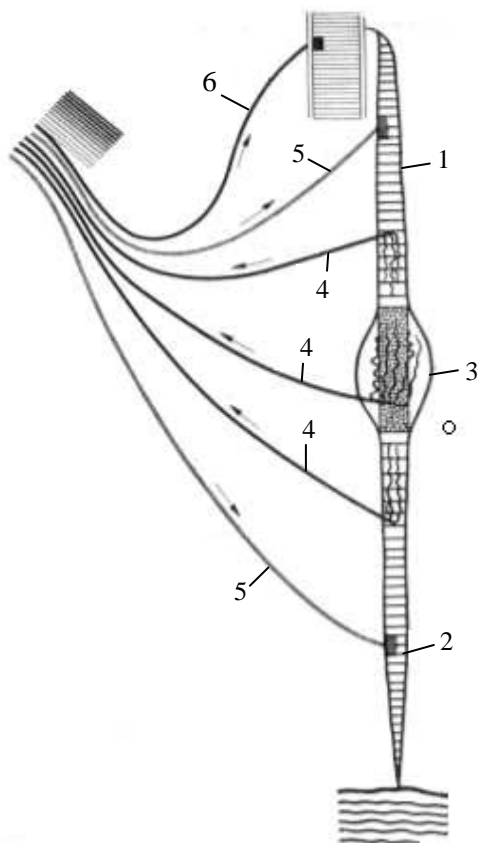
Общий план организации двигательной сенсорной системы представлен на рис. 35.



Рис. 35. Общий план организации двигательной сенсорной системы

2. Функции проприорецепторов

В мышцах млекопитающих и человека содержатся 3 типа специализированных рецепторов: мышечные веретена, сухожильные рецепторы Гольджи и суставные рецепторы (рецепторы суставной капсулы и суставных связок). Все эти рецепторы реагируют на механические раздражения и участвуют в координации движений, являясь источником информации о состоянии двигательного аппарата. **Специфическим раздражителем проприорецепторов является их растяжение.**



Мышечные веретена представляют собой небольшие продолговатые образования (длиной несколько миллиметров, шириной – десятые доли миллиметра), расположенные в толще мышцы. Каждое веретено покрыто капсулой, образованной несколькими слоями клеток, которая в центральной части расширяется и образует ядерную сумку (рис. 36).

Рис. 36. Мышечное веретено:

1 – проксимальный конец интрафузального мышечного волокна, прикрепленного к волокну скелетной мышцы; 2 – дистальный конец этого волокна, прикрепленного к фасции; 3 – ядерная сумка; 4 – афферентные волокна; 5 – волокна гамма-мотонейрона; 6 – волокно альфа-мотонейрона, идущее к скелетной мышце

Внутри капсулы находится пучок (от 2 до 14) тонких волокон (в 2 – 3 раза тоньше обычных волокон скелетных мышц), которые называют **интрафузальными** в отличие от всех остальных волокон мышцы (**экстрафузальных**).

Веретена расположены параллельно экстрафузальным волокнам – один конец прикреплен к сухожилию, а другой – к волокну. Различают интрафузальные волокна двух типов:

- **ядерносумчатые** – более толстые и длинные с ядрами в средней, утолщенной, части волокна – ядерной сумке, которые связаны с наиболее толстыми и быстропроводящими афферентными нерв-

ными волокнами – они информируют о динамическом компоненте движения (скорости изменения длины мышцы);

- **ядерноцепочечные** – более короткие, тонкие, с ядрами, вытянутыми в цепочку, информирующие о статическом компоненте (удерживаемой в данный момент длине мышцы).

На интрафузальных волокнах спирально расположены (намотаны) чувствительные окончания афферентных нервных волокон.

При растяжении скелетной мышцы происходит растяжение и мышечных рецепторов, при этом деформируются окончания нервных волокон, что вызывает появление в них нервных импульсов, идущих, в первую очередь, к мотонейронам спинного мозга. Частота импульсации возрастает с увеличением растяжения мышцы, а также при увеличении скорости ее растяжения. Тем самым нервные центры информируются о скорости растяжения мышцы и ее длине. Импульсация от мышечных веретен продолжается в течение всего периода поддержания растянутого состояния, что обеспечивает постоянную осведомленность центров о длине мышцы. *Чем более тонкие и координированные движения осуществляют мышцы, тем больше в них мышечных веретен: у человека в глубоких мышцах шеи, связывающих позвоночник с головой, среднее их число составляет 63, а в мышцах бедра и таза – менее 5 веретен на 1 г веса мышцы.*

ЦНС может тонко регулировать чувствительность проприорецепторов, т.е. веретена имеют и эфферентную иннервацию: интрафузальные мышечные волокна иннервируются аксонами, идущими к ним от гамма-мотонейронов. Возбуждение альфа-мотонейронов сопровождается возбуждением гамма-мотонейронов. Активация гамма-мотонейронов приводит к повышению чувствительности (возбудимости) афферентных нейронов: при той же длине скелетной мышцы в нервные центры при этом будет поступать большее число афферентных импульсов.

Разряды мелких гамма-мотонейронов спинного мозга вызывают сокращение интрафузальных мышечных волокон по обе стороны от ядерной сумки веретена. В результате средняя несократимая часть мышечного веретена растягивается, и деформация отходящего отсюда нервного волокна вызывает повышение его возбудимости. Это позволяет, во-первых, выделять проприоцептивную импульсацию на фоне другой афферентной информации и, во-вторых, увеличивать точность анализа состояния мышц. Повышение чувствительности веретен происходит во время движения и даже в предстартовом состоянии. Это объясняется тем, что в силу низкой возбудимости гамма-мотонейронов их активность в состоянии покоя выражена слабо, а при произвольных движениях и вестибулярных ре-

акциях она активизируется. Чувствительность проприорецепторов повышается также при умеренных раздражениях симпатических волокон и выделении небольших доз адреналина.

Сухожильные рецепторы Гольджи находятся в месте соединения мышечных волокон с сухожилием. Сухожильные рецепторы (окончания нервных волокон) оплетают тонкие сухожильные волокна, окруженные капсулой. В результате последовательного крепления сухожильных рецепторов к мышечным волокнам (а в ряде случаев – к мышечным веретенам) растяжение сухожильных механорецепторов происходит при напряжении мышц, т.е. **они возбуждаются при сокращении мышцы**. Таким образом, в отличие от мышечных веретен сухожильные рецепторы информируют нервные центры о силе, развиваемой мышцей (о степени напряжения мышц и скорости его развития). На спинальном уровне они через интернейроны вызывают торможение мотонейронов собственной мышцы и возбуждение мотонейронов антагониста.

Суставные рецепторы информируют о положении отдельных частей тела в пространстве и относительно друг друга. Они представляют собой свободные нервные окончания или окончания, заключенные в специальную капсулу. Одни суставные рецепторы посылают информацию о величине суставного угла, т.е. о положении сустава. Их импульсация продолжается в течение всего периода сохранения данного угла. Она тем большей частоты, чем больше сдвиг угла. Другие суставные рецепторы возбуждаются только в момент движения в суставе, т.е. посылают информацию о скорости движения. Частота их импульсации возрастает с увеличением скорости изменения суставного угла.

Сигналы, идущие от рецепторов мышечных веретен, сухожильных органов, суставных сумок и тактильных рецепторов кожи, называют **кинестетическими**, т.е. информирующими о движении тела. Их участие в произвольной регуляции движений различно. Сигналы от суставных рецепторов вызывают заметную реакцию в коре больших полушарий и хорошо осознаются. Благодаря им человек лучше воспринимает различия при движениях в суставах, чем различия в степени напряжения мышц при статических положениях или поддержании веса. Сигналы же от других проприорецепторов, поступающие преимущественно в мозжечок, обеспечивают бессознательную регуляцию, подсознательный контроль движений и поз.

3. Сенсорные системы кожи, внутренних органов, вкуса и обоняния

В коже и внутренних органах имеются разнообразные рецепторы, реагирующие на физические и химические раздражители.

3.1. Кожная рецепция

В коже представлена тактильная, температурная и болевая рецепция. На 1 см^2 кожи, в среднем, приходится 12 – 13 холодových точек, 1 – 2 тепловых, 25 тактильных и около 100 болевых.

Тактильная сенсорная система предназначена для анализа давления и прикосновения. Ее рецепторы представляют собой свободные нервные окончания и сложные образования (тельца Мейснера, тельца Пачини), в которых нервные окончания заключены в специальную капсулу. Они находятся в верхних и нижних слоях кожи, в кожных сосудах, в основаниях волос. Особенно их много на пальцах рук и ног, ладонях, подошвах, губах. Это механорецепторы, реагирующие на растяжение, давление и вибрацию. *Наиболее чувствительным рецептором является тельце Пачини, которое вызывает ощущение прикосновения при смещении капсулы лишь на 0,0001 мм. Чем больше размеры тельца Пачини, тем более толстые и быстропроводящие афферентные нервы отходят от него. Они проводят кратковременные залпы (длительностью 0,005 с), информирующие о начале и окончании действия механического раздражителя.*

Путь тактильной информации следующий: рецептор → 1-й нейрон в спинномозговых узлах → 2-й нейрон в спинном или продолговатом мозге → 3-й нейрон в промежуточном мозге (в таламусе) → 4-й нейрон в задней центральной извилине коры больших полушарий (в первичной соматосенсорной зоне).

Температурная рецепция осуществляется холодowymi рецепторами (колбы Краузе) и тепловыми (тельца Руффини, Гольджи-Маццони). При температуре кожи 31 – 37 °С эти рецепторы почти неактивны. Ниже этой границы холодových рецепторы активизируются пропорционально падению температуры, затем их активность падает и совсем прекращается при +12 °С. При температуре выше 37 °С активизируются тепловые рецепторы, достигая максимальной активности при +43 °С, затем резко прекращают ответы.

Болевая рецепция, как считает большинство специалистов, не имеет специальных воспринимающих образований. Болевые раздражения воспринимаются свободными нервными окончаниями, а также возникают при сильных температурных и механических раздражениях в соответствующих термо- и механорецепторах.

Температурные и болевые раздражения передаются в спинной мозг, оттуда в промежуточный мозг и в соматосенсорную область коры.

3.2. Висцероцептивная (интерорецептивная) сенсорная система

Во внутренних органах имеется множество рецепторов, воспринимающих давление, – барорецепторы сосудов, кишечного тракта и др., изменения химизма внутренней среды, – хеморецепторы, ее температуры, – терморецепторы, осмотического давления, болевые раздражения. С их помощью безусловнорефлекторным путем регулируется постоянство различных констант внутренней среды (поддержание гомеостаза), ЦНС информируется об изменениях во внутренних органах.

Информация от интерорецепторов через блуждающий, чревный и тазовый нервы поступает в промежуточный мозг (и к таламусу, и к гипоталамусу), а также к подкорковым ядрам (хвостатому телу), мозжечку и далее – в лобные и другие области коры головного мозга. Деятельность этой системы практически не осознается, она мало локализована, однако при сильных раздражениях она хорошо ощущается. Она участвует в формировании сложных ощущений – жажды, голода и др.

3.3. Обонятельная и вкусовая сенсорные системы

Обонятельная и вкусовая сенсорные системы относятся к древнейшим системам. Они предназначены для **восприятия и анализа химических раздражений**, поступающих из внешней среды.

Хеморецепторы обоняния находятся в обонятельном эпителии верхних носовых ходов. Это – волосковые биполярные клетки, передающие информацию *через решетчатую кость черепа* к клеткам обонятельной луковицы мозга и далее через обонятельный тракт к обонятельным зонам коры (*крючок морского коня, извилина гиппокампа и другие*). Различные рецепторы избирательно реагируют на разные молекулы пахучих веществ, возбуждаясь лишь теми молекулами, которые являются зеркальной копией поверхности рецептора. *Они воспринимают эфирный, камфарный, мятный, мускусный и другие запахи, причем к некоторым веществам чувствительность необычайно высока.*

Хеморецепторы вкуса представляют собой вкусовые луковицы, расположенные в эпителии языка, задней стенке глотки и мягкого неба. *У детей их количество больше, а с возрастом – убывает.* Микроворсинки рецепторных клеток выступают из луковицы на поверхность языка и реагируют на растворенные в воде вещества. Их сигналы поступают через волокна лицевого и языко-глоточного нервов в таламус и далее в соматосенсор-

ную область коры. Рецепторы разных частей языка воспринимают **четыре основных вкуса**: горький (задняя часть языка), кислый (края языка), сладкий (передняя часть языка) и соленый (передняя часть и края языка). Между вкусовыми ощущениями и химическим строением вещества отсутствует строгое соответствие, т.к. вкусовые ощущения могут изменяться при заболевании, беременности и т.д. В формировании вкусовых ощущений участвуют обоняние, тактильная, болевая и температурная чувствительность. Информация вкусовой сенсорной системы используется для организации пищевого поведения, связанного с добыванием, выбором, предпочтением или отверганием пищи, формированием чувства голода, сытости.

4. Переработка, взаимодействие и значение сенсорной информации

Сенсорная информация передается от рецепторов в высшие отделы мозга **по двум основным путям** нервной системы – **специфическим и неспецифическим**. Специфические проводящие пути – это классические афферентные пути зрительной, слуховой, двигательной и других сенсорных систем, которые составляют один из трех основных функциональных блоков мозга – блок приема, переработки и хранения информации (А. Р. Лурия, 1962, 1973). В обработке этой информации участвует и неспецифическая система мозга, не имеющая прямых связей с периферическими рецепторами, но получающая импульсы по коллатералям от всех восходящих специфических систем и обеспечивающая их широкое взаимодействие.

4.1. Обработка сенсорной информации в проводниковых отделах

Анализ получаемых раздражений происходит во всех отделах сенсорных систем. Наиболее простая форма анализа осуществляется уже на уровне рецепторов: из всех падающих на организм воздействий они выделяют (выбирают) раздражители одного вида (свет, звук и пр.). *При этом в одной сенсорной системе возможно уже более детальное выделение характеристик сигналов (цветоразличение фоторецепторами колбочек и др.).*

Дальнейшая обработка афферентной информации в проводниковом отделе заключается, с одной стороны, **в продолжающемся анализе свойств раздражителя**, а с другой – **в процессах их синтеза**, в обобщении поступившей информации. По мере передачи афферентных импульсов на более высокие уровни сенсорных систем возрастает сложность обработки информации: например, в подкорковых зрительных центрах среднего моз-

га есть нейроны, которые реагируют на различную степень освещенности и обнаруживают движение; в подкорковых слуховых центрах – нейроны, извлекающие информацию о высоте тона и локализации звука, что лежит в основе ориентировочного рефлекса на неожиданные раздражители, т.е. эти нейроны реагируют на афферентные сигналы более сложно, чем простые проводники.

Благодаря многим разветвлениям афферентных путей на уровне спинного мозга и подкорковых центров обеспечивается многократное взаимодействие афферентных импульсов в пределах одной сенсорной системы, а также **взаимодействие между различными сенсорными системами** (в частности, можно отметить чрезвычайно обширные взаимодействия вестибулярной сенсорной системы со многими восходящими и нисходящими путями). Особенно широкие возможности для взаимодействия различных сигналов создаются **в неспецифической системе мозга**, где к одному и тому же нейрону могут сходить (конвергировать) импульсы различного происхождения (от 30 тысяч нейронов) и от разных рецепторов тела. Вследствие этого неспецифическая система играет большую роль в процессах интеграции функций в организме.

При поступлении в более высокие уровни ЦНС происходит либо сжатие, либо расширение информации, приходящей от одного рецептора, что связано с неодинаковым числом элементов в соседних слоях. Примером может служить зрительная сенсорная система, где слой фоторецепторов в каждой из двух сетчаток человека имеет около 130 млн элементов, а в слое выходных – ганглиозных клеток сетчатки – всего 1 млн 250 тысяч нейронов. Одна ганглиозная клетка сетчатки объединяет информацию от сотни биполярных клеток и десятков тысяч рецепторов, т.е. такая информация поступает в зрительные нервы уже после значительной обработки, в сокращенном виде. Это пример сужения (сжатия) информации.

С другой стороны, сигналы одного рецептора связаны с десятками ганглиозных клеток и могут, в принципе, передавать информацию любым корковым нейронам зрительной коры. На более высоких уровнях зрительной сенсорной системы происходит расширение информации: число нейронов в первичной зрительной зоне коры в тысячи раз больше, чем в подкорковом зрительном центре или на выходе из сетчатки. В слуховой и ряде других сенсорных систем представлена только расширяющаяся «воронка» – по направлению от рецепторов к коре. Физиологический смысл расширяющихся «воронок» – обеспечение более дробного и сложного анализа сигналов.

Большое количество параллельных каналов (в зрительном нерве 900 000, а слуховом – 30 000 волокон) обеспечивает **передачу без искажений** специфической информации от рецепторов к коре.

Одной из важнейших сторон обработки афферентной информации является **отбор наиболее значимых сигналов**, осуществляемый восходящими и нисходящими влияниями на различных уровнях сенсорных систем. В этом отборе важную роль играет также неспецифический отдел нервной системы (лимбическая система, ретикулярная формация). Активируя или затормаживая многие центральные нейроны, он способствует отбору наиболее значимой для организма информации. *В отличие от обширных влияний среднемозговой части ретикулярной формации, импульсация из неспецифических ядер таламуса воздействует лишь на ограниченные участки коры больших полушарий. Такое избирательное повышение активности небольшой территории коры имеет значение в организации акта внимания, выделяя на общем афферентном фоне наиболее важные в данный момент сообщения.*

4.2. Обработка информации на корковом уровне

В коре больших полушарий **сложность обработки информации возрастает от первичных полей к вторичным и третичным ее полям.**

Первичные поля коры осуществляют анализ раздражений определенного вида, поступающих от связанных с ними специфических рецепторов. Это так называемые **ядерные зоны** анализаторов (по И. П. Павлову) – зрительные, слуховые и др. Их деятельность лежит в основе **возникновения ощущений.**

Лежащие вокруг них **вторичные поля** (периферия анализаторов) получают от первичных полей результаты обработки информации и преобразуют их в более сложные формы. Во вторичных полях **происходит осмысливание полученной информации, ее узнавание, обеспечиваются процессы восприятия раздражений** данного вида. От вторичных полей отдельных сенсорных систем информация поступает в задние третичные поля – **ассоциативные нижнетеменные зоны**, где происходит интеграция сигналов различной модальности, позволяющая создать цельный образ внешнего мира со всеми его запахами, звуками, красками и т.п. Здесь на основе афферентных сообщений от разных частей правой и левой половины тела **формируются сложные представления** человека о схеме пространства и схеме тела, которые обеспечивают пространственную ориен-

тацию движений и точную адресацию моторных команд к различным скелетным мышцам. Эти зоны также имеют особое значение в хранении полученной информации.

На основе анализа и синтеза информации, обработанной в заднем третичном поле коры, **в ее передних третичных полях** (передней лобной области) **формируются цели, задачи и программы поведения** человека.

Важной особенностью корковой организации сенсорных систем является экранное или соматотопическое (лат. *соматикус* – телесный, *топикус* – местный) представительство функций. **Чувствительные корковые центры первичных полей коры образуют как бы экран, отражающий расположение рецепторов на периферии**, т.е. здесь имеются проекции «точка в точку». Так, в задней центральной извилине (в соматосенсорной зоне) нейроны тактильной, температурной и кожной чувствительности представлены в том же порядке, что и рецепторы на поверхности тела, напоминая копию человечка (гомункулюса); в зрительной коре – как бы экран рецепторов сетчатки; в слуховой коре – в определенном порядке нейроны, реагирующие на определенную высоту звуков. Тот же принцип пространственного представительства информации наблюдается в переключательных ядрах таламуса, в коре мозжечка, что значительно облегчает взаимодействие различных отделов ЦНС.

Область коркового сенсорного представительства по своим размерам отражает функциональную значимость той или иной части афферентной информации. Так, **в связи с особой значимостью анализа информации от кинестетических рецепторов пальцев руки и от речеобразующего аппарата у человека территория их коркового представительства значительно превосходит сенсорное представительство других участков тела.** *Аналогично этому, на единицу площади центральной ямки в сетчатке глаза приходится почти в 500 раз большая зона зрительной коры, чем на такую же единицу площади периферии сетчатки.*

Высшие отделы ЦНС обеспечивают активный поиск сенсорной информации. Это наглядно проявляется в деятельности зрительной сенсорной системы. *Специальные исследования движений глаз показали, что взор фиксирует не все точки пространства, а лишь наиболее информативные признаки, особо важные для решения какой-либо задачи в данный момент.* Поисковая функция глаз является частью активного поведения человека во внешней среде, его сознательной деятельностью. Она управляется высшими анализирующими и интегрирующими областями коры – лобными долями, под контролем которых происходит активное восприятие внешнего мира.

Кора больших полушарий обеспечивает наиболее широкое взаимодействие различных сенсорных систем и их участие в организации двигательных действий человека, в т.ч. в процессе его спортивной деятельности.

4.3. Значение деятельности сенсорных систем в спорте

Эффективность выполнения спортивных упражнений **зависит от процессов восприятия и переработки** сенсорной информации.

Четкое восприятие пространства и пространственная ориентация движений обеспечиваются функционированием зрительной, слуховой, вестибулярной, кинестетической рецепции. Оценка временных интервалов и управление временными параметрами движений базируется на проприоцептивных и слуховых ощущениях. Вестибулярные раздражения при поворотах, вращениях, наклонах и т.п. заметно влияют на координацию движений и проявление физических качеств, особенно, при низкой устойчивости вестибулярного аппарата. Экспериментальное выключение отдельных сенсорных афферентаций у спортсменов (*выполнение движений в специальном ошейнике, исключающем активацию шейных проприорецепторов; использование очков, закрывающих центральное или периферическое поле зрения*) приводило к резкому снижению оценок за упражнение или к полной невозможности его исполнения. В противоположность этому, сообщение спортсмену дополнительной информации (особенно срочной – в процессе движения) помогало быстрому совершенствованию технических действий. На основе взаимодействия сенсорных систем у спортсменов вырабатываются комплексные представления, сопровождающие его деятельность в избранном виде спорта – «чувство» льда, снега, воды и т.п. При этом в каждом виде спорта имеются наиболее важные – ведущие сенсорные системы, от активности которых в наибольшей мере зависит успешность выступлений спортсмена.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Кем было создано учение об анализаторах?
2. Что называют анализатором?
3. Назовите общие принципы строения сенсорных систем.
4. В чем заключается принцип многослойности; многоканальности сенсорных систем?
5. На какие отделы делятся сенсорные системы?
6. Что такое рецепторы?

7. Назовите основные функции сенсорных систем.
8. Какие виды рецепторов Вы знаете?
9. Какие рецепторы называют первично- и вторичночувствующими?
10. В чем заключается механизм возбуждения рецепторов?
11. Что является главным свойством рецепторов?
12. Что Вы понимаете под адаптацией сенсорных систем (рецепторов)?
13. Как можно объяснить световую и темновую адаптацию?
14. Как кодируется информация в сенсорных системах?
15. Нарисуйте общий план организации зрительной сенсорной системы.
16. Перечислите светопреломляющие среды глаза. Какие из них основные?
17. Что называют главной оптической осью глаза?
18. Что такое фокус?
19. Что называют аккомодацией? Чем она обеспечивается?
20. Чем обусловлены близорукость и дальнозоркость?
21. Какой процесс называют фоторецепцией? Опишите механизм восприятия света.
22. Какие фоторецепторы Вы знаете? Дайте их характеристику.
23. Как можно объяснить цветное зрение?
24. Объясните преимущества бинокулярного зрения.
25. Что называют остротой зрения, полем зрения?
26. Какое значение имеет слух? Нарисуйте общий план организации слуховой сенсорной системы.
27. Опишите функции наружного и среднего уха. В чем заключается барофункция уха?
28. Что выполняет функцию слуха во внутреннем ухе?
29. Опишите строение звуковоспринимающего аппарата и механизм восприятия звуковых колебаний.
30. Опишите строение вестибулярного аппарата.
31. Из каких отделов состоит вестибулярная сенсорная система?
32. Нарисуйте общий план организации вестибулярной сенсорной системы.
33. Как функционирует аппарат преддверия?
34. Как функционирует аппарат полукружных каналов?
35. Как влияют раздражения вестибулярной системы на различные функции организма?
36. Нарисуйте общий план строения двигательной сенсорной системы.
37. Какие рецепторы относятся к проприорецепторам?
38. Опишите строение мышечного веретена.
39. Какие типы интрафузальных волокон Вы знаете?
40. Каким образом ЦНС регулирует чувствительность проприорецепторов?
41. Охарактеризуйте сухожильные и суставные рецепторы.
42. Опишите путь тактильной информации.
43. Что собой представляют рецепторы тактильной сенсорной системы?
44. Какими рецепторами осуществляется температурная и болевая рецепция?
45. Каково значение болевой рецепции?
46. Охарактеризуйте работу обонятельной и вкусовой сенсорной системы.
47. Что собой представляют хеморецепторы вкуса и обоняния?
48. Как осуществляется обработка сенсорной информации в проводниковых отделах? на корковом уровне?
49. Какова роль сенсорных систем в спорте?

Тесты

1. Учение об анализаторах разработано:
 - а. И. П. Павловым;
 - б. И. М. Сеченовым;
 - в. И. И. Мечниковым.

2. Сенсорные системы обеспечивают:
 - а. восприятие раздражения рецептором;
 - б. проведение возбуждения от рецептора в определенный участок коры головного мозга;
 - в. возникновение под действием нервного импульса определенного ощущения;
 - г. а + б + в.

3. Какая из оболочек глазного яблока прозрачна спереди:
 - а. сосудистая;
 - б. склера;
 - в. сетчатка.

4. Радужка – это передняя часть одной из оболочек:
 - а. белочной;
 - б. склеры;
 - в. сетчатки.

5. Оптическую систему глаза образуют:
 - а. роговица;
 - б. жидкость передней и задней камер;
 - в. хрусталик;
 - г. стекловидное тело;
 - д. а + б + в + г.

6. Слепое пятно – это участок сетчатки:
 - а. не имеющий палочек;
 - б. не имеющий колбочек;
 - в. а + б.

7. Близорукость не развивается:
 - а. при большой кривизне хрусталика;
 - б. при уплощении хрусталика;
 - в. при удлинении формы глазного яблока.

8. Дальнозоркость развивается:
 - а. при недостаточной выпуклости хрусталика;
 - б. при избыточной выпуклости хрусталика;
 - в. при укороченном глазном яблоке;
 - г. а + в.

9. Цветовое зрение обеспечивается наличием трех типов колбочек, воспринимающих цвета:
- а. красный, синий, желтый;
 - б. красный, синий, зеленый;
 - в. синий, желтый, зеленый.
10. Функция слуховых косточек заключается:
- а. в передаче звуковых колебаний от барабанной перепонки мембране овального окна;
 - б. в усилении звуковых колебаний;
 - в. а + б.
11. Во внутреннем ухе функцию восприятия звука выполняют:
- а. полукружные каналы;
 - б. только улитка;
 - в. а + б.
12. Человеческое ухо воспринимает звуковые колебания в диапазоне частот (Гц):
- а. 10 – 20;
 - б. 20 – 20 000;
 - в. 60 – 100 000.

Модуль 8

ФИЗИОЛОГИЯ ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ

Лекции 23 – 24

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

1. Общая характеристика эндокринной системы.
2. Функции желез внутренней секреции.
3. Изменения эндокринных функций при различных состояниях.

1. Общая характеристика эндокринной системы

ЦНС управляет деятельностью различных органов и систем организма с помощью нервной и гуморальной регуляции.

Гуморальная регуляция осуществляется двумя способами:

- **системой желез внутренней секреции, или эндокринными железами** (греч. *эндон* – внутрь, *крино* – выделять), продукты которых (гормоны) поступают непосредственно в кровь и действуют дистантно на удаленные от них органы и ткани, а также системой эндокринных тканей других органов;
- **системой местной саморегуляции**, т.е. действием на соседние клетки (в пределах одного органа или ткани) биологически активных веществ (*тканевых «гормонов»* – *гистамина, серотонина, кининов, простагландинов*) и продуктов клеточного метаболизма (*например, появление при физических нагрузках молочной кислоты в мышцах ведет к расширению в них кровеносных сосудов и увеличению доставки кислорода*).

К эндокринным железам относят следующие железы: **эпифиз** (верхний придаток мозга, или шишковидная железа), **гипофиз** (нижний придаток мозга), **вилочковая железа** (тимус, или зобная железа), **щитовидная** (тиреоидная) железа, **околощитовидные** (паратиреоидные) железы, **поджелудочная железа** (панкреас), **надпочечники**, **половые железы** (гонады). Гормоны выделяются также клетками некоторых органов (почками, сердцем, плацентой, пищеварительным трактом).

Методами изучения желез внутренней секреции являются традиционные методы их удаления или разрушения (у человека при заболеваниях или у животных в эксперименте), введение определенного гормона в организм, а также наблюдения в клинике за больными с патологией эндокринной системы. В современных условиях концентрацию гормонов в железах, крови или моче изучают биологическими и химическими методами, используют ультразвуковое исследование, применяют радиоиммунологический метод.

Общими свойствами желез внутренней секреции являются:

1. в отличие от желез внешней секреции (сальных, молочных, слюнных и др.) они **не имеют выводных протоков** и выделяют образующиеся в них вещества (гормоны) непосредственно в кровь, проходящую через железу;
2. сравнительно **небольшие размеры и вес**;
3. гормоны **обладают дистантным действием**, т.е. поступая в кровеносное русло, могут оказывать влияние на весь организм и на органы и ткани, расположенные вдали от той железы, где они образуются;
4. **высокая физиологическая активность**: весьма малые концентрации гормона могут вызвать изменения функций организма (достаточно всего 1 г инсулина, чтобы понизить уровень сахара у 125 000 кроликов);
5. **быстрое разрушение гормонов** в тканях, в частности, в печени (например, период полураспада в крови адреналина и норадреналина – около 0,5 – 2,5 мин, большей части гормонов гипофиза – 10 – 15 мин), в связи с чем для поддержания достаточного количества гормонов в крови и обеспечения более длительного или непрерывного их действия необходимо постоянное выделение их соответствующей железой;
6. **избирательность действия гормонов**: гормон, хотя и достигает с током крови всех органов и тканей, но действует при этом лишь на те клетки, ткани и органы, которые обладают специфическими рецепторами, настроенными на восприятие именно данного гормона. Такие органы и ткани получили название органов- и тканей-мишеней;
7. **специфичность** вызываемых ими **функциональных эффектов**.
Регуляция функций эндокринных желез осуществляется несколькими способами. Один из них – по механизму **отрицательной обратной**

связи: прямое влияние на клетки железы концентрации в крови того вещества, уровень которого регулирует данный гормон. При избытке в крови какого-либо гормона или образуемых под его воздействием веществ секреция этого гормона соответствующей железой снижается, а при недостатке – увеличивается.

Нервная регуляция деятельности желез внутренней секреции осуществляется в основном через гипоталамус и выделяемые им нейропептиды. Нарушения деятельности эндокринных желез могут проявляться в их чрезмерной активности – **гиперфункции** или ослаблении активности – **гипофункции**, что приводит к снижению работоспособности, различным патологиям в организме и даже смерти.

Гормонами называют особые химические вещества, выделяемые специализированными эндокринными клетками и обладающие дистантным действием, с помощью которых осуществляется гуморальная регуляция функций различных органов и тканей организма.

К настоящему времени удалось расшифровать структуру большинства известных гормонов и синтезировать их. По химической структуре выделяют 3 основных класса гормонов:

1. **стероидные гормоны** – половые гормоны и кортикостероидные гормоны надпочечников;
2. **производные аминокислот** – гормоны мозгового вещества надпочечников (адреналин, норадреналин), щитовидной железы;
3. **белково-пептидные гормоны** – гормоны гипофиза, поджелудочной железы, околощитовидных желез, а также гипоталамические нейропептиды.

Стероидные гормоны и производные аминокислот не имеют видовой специфичности и обычно оказывают однотипное действие на представителей разных видов. Белково-пептидные гормоны, как правило, обладают видовой специфичностью: выделенные из организма животного, они не всегда могут быть использованы для введения человеку.

Функции гормонов заключаются в **изменении обмена веществ в тканях (метаболическое действие), активации генетического аппарата, регулирующего рост и формообразование различных органов тела, запуске различных функций (например, выделение из печени глюкозы в кровь при работе), модуляции текущей активности различных органов (например, изменения частоты сердцебиений при эмоциональных состояниях организма).**

Механизм влияния гормонов на клеточную активность зависит от их способности связываться с рецепторами клеток-мишеней. Влияние пептидных гормонов и производных аминокислот осуществляется путем их связывания со специфическими рецепторами на поверхности клеточных мембран, что вызывает цепную реакцию биохимических преобразований в клетках. Стероидные гормоны и гормоны щитовидной железы, обладающие способностью проникать через клеточную мембрану, образуют в цитоплазме комплекс со специфическими рецепторами, который проникает в клеточное ядро и запускает морфогенетические эффекты образования ферментов и видоспецифичных белков, а также усиление энергообразования в митохондриях, транспорта глюкозы и аминокислот и другие изменения в жизнедеятельности клеток.

Почти для всех гормонов выявлены отчетливые **суточные колебания** их содержания в крови. большей частью происходит увеличение их концентрации в дневное время и уменьшение в ночное время. Однако в этой периодике имеются специфические особенности – так, максимальное содержание гормона роста в крови наблюдается поздним вечером, в начальные стадии сна, а гормонов надпочечников глюкокортикоидов – в утренние часы.

2. Функции желез внутренней секреции

Деятельность желез внутренней секреции находится под контролем многочисленных прямых и обратных связей в организме. **Основным регулятором их функций является гипоталамус**, непосредственно связанный с главной эндокринной железой – гипофизом, влияние которого распространяется на другие периферические железы (рис. 37).

Выделение гормонов **передней доли гипофиза** регулируется веществами, образуемыми нейросекреторными клетками гипоталамуса, – гипоталамическими нейропептидами, стимулирующими секрецию – **либери-нами** и тормозящими ее – **статинами**. Эти регулирующие вещества доставляются потоком крови из гипоталамуса в переднюю долю гипофиза, где и оказывают влияние на секрецию гормонов клетками гипофиза.

Гормоны задней доли гипофиза образуются в клетках гипоталамуса, затем по нервным волокнам поступают в нейрогипофиз, где накапливаются и затем выделяются в кровь.

Наименование желез внутренней секреции, выделяемых ими гормонов и их физиологическое действие приведены в табл. 2.

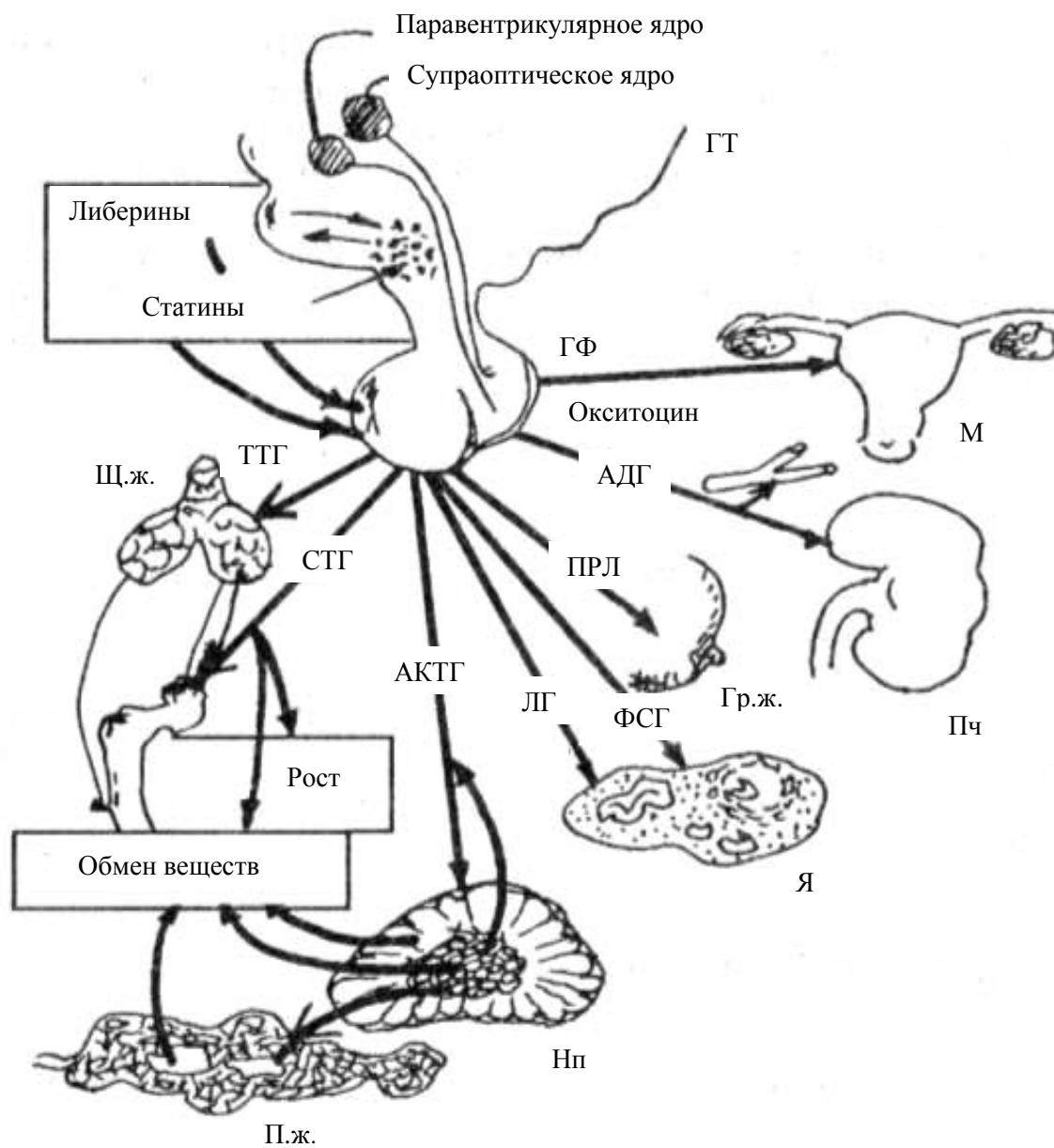


Рис. 37. Гипофиз, гормоны передней и задней доли и органы-мишени

Гормоны: ТТГ – тиреотропный, СТГ – соматотропный, АКТГ – адренокортикотропный, АДГ – антидиуретический, ФСГ – фолликулостимулирующий, ЛГ – лютеинизирующий, ПРЛ – пролактин.

Органы: Щж – щитовидная железа, Пж – поджелудочная железа, Нп – надпочечник, Я – яичник, Пч – почка, Гр. ж. – грудная железа, М – матка, ГФ – гипофиз, ГТ – гипоталамус

Железы внутренней секреции, выделяемые ими гормоны и их физиологический эффект

Железа	Гормоны	Место действия	Физиологический эффект
1	2	3	4
Гипофиз Передняя доля (аденогипофиз)	Соматотропин (гормон роста, или соматотропный гормон – СТГ)	Весь организм	Ускоряет рост тела, в частности, костей и мышц. Стимулирует синтез белка. Оказывает влияние на обмен углеводов и жиров. СТГ выделяется непрерывно на протяжении всей жизни организма. Чрезмерное выделение СТГ в раннем возрасте приводит к резкому увеличению длины тела (до 240 – 250 см) – гигантизму , а его недостаток – к задержке роста – карликовости . Гипофизарные гиганты и карлики имеют пропорциональное телосложение, однако, у них наблюдаются изменения некоторых функций организма, в частности, снижение функций половых желез. Избыток СТГ во взрослом состоянии (после окончания роста тела) приводит к разрастанию еще не окостеневших окончательно частей скелета – удлинению пальцев рук и ног, кистей и стоп, уродливому росту носа, подбородка, а также к увеличению внутренних органов. Такое заболевание называется акромегалия
	Тиреотропин (тиреотропный гормон – ТТГ)	Щитовидная железа	Усиливает синтез и секрецию тиреоидных гормонов, способствует захвату йода. В результате нарастает интенсивность всех видов обмена веществ
	Кортикотропин (адренокортикотропный гормон – АКТГ)	Кора надпочечников	Усиливает синтез и секрецию кортикостероидов (особенно глюкокортикоидов) надпочечников
	Гонадотропные гормоны (ГТГ) – фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны	Яичники, семенники	Стимулируют образование и секрецию половых гормонов, а также функции яичников и семенников. Стимулируют рост фолликулов в яичнике женщин, сперматогенез у мужчин

1	2	3	4
Гипофиз Передняя доля (аденогипофиз)	Пролактин (лютеотропный гормон)	Молочная железа	Регулирует рост молочной железы, продукцию молока, инстинкт материнства. Влияет на эритропоэз, водно-солевой обмен
Гипофиз Задняя доля (нейрогипофиз)	Антидиуретический гормон (вазопрессин)	Собирательные трубочки почек Артериолы	Увеличивает обратное всасывание воды в почечных канальцах, что вызывает повышение концентрации и уменьшение объема мочи. Вызывает сужение кровеносных сосудов и повышение артериального давления. При недостаточной выработке этого гормона возникает несахарный диабет , проявляющийся в патологической потере воды организмом
	Окситоцин	Гладкие мышцы, особенно, матки	Сокращение, изгнание плода
Щитовидная железа	Тироксин – Т ₄ Трийодтиронин – Т ₃	Весь организм	Ускоряет все виды обмена веществ и энергетический обмен, потребление кислорода в тканях. Обеспечивают рост и развитие организма. При недостаточном поступлении в организм йода возникает резкое снижение активности щитовидной железы – гипотиреоз . При недостаточной функции щитовидной железы в детском возрасте развивается кретинизм – задержка роста, полового, физического и умственного развития, нарушения пропорций тела. Дефицит гормонов щитовидной железы во взрослом состоянии вызывает слизистый отек тканей – микседему , который возникает в результате нарушения белкового обмена. Для компенсации недостатка йода в пище и воде, имеющегося в некоторых регионах земли и вызывающего так называемый эндемический зоб , в рацион населения включают йодированную соль и морепродукты. Гипотиреоз может также возникать при нарушениях секреции тиреотропного гормона гипофиза

1	2	3	4
Щитовидная железа			В случае гипертиреоза (избыточного образования гормонов щитовидной железы) возникают токсические явления, вызывающие Базедову болезнь. Происходит разрастание щитовидной железы (зоб), повышается основной обмен, наблюдаются потеря веса, пучеглазие, повышение раздражительности
	Тиреокальцитонин (аналог кальцитонина паращитовидной железы)	Кости	Регулирует обмен кальция и фосфора. Вызывает снижение концентрации кальция в крови и поглощение его костной тканью , что способствует образованию и росту костей
Паращитовидные железы	Паратгормон	Кости Почки Желудочно-кишечный тракт	Регулирует обмен кальция и фосфора. Повышает концентрацию кальция в крови, усиливая его всасывание в кишечнике и выход из костей. В случае гиперфункции околощитовидных желез наблюдается потеря костной тканью кальция и фосфора (демнерализация костей) и деформация костей, а также появление камней в почках, падение возбудимости нервной и мышечной тканей, ухудшение процессов внимания и памяти. При недостаточной функции возникают резкое повышение возбудимости нервных центров, патологические судороги и смерть в результате тетанического сокращения дыхательных мышц
	Кальцитонин	Кости	Регулирует обмен кальция и фосфора. Вызывает снижение концентрации кальция в крови и поглощение его костной тканью , что способствует образованию и росту костей.
Кора надпочечников	Глюкокортикоиды (кортизон, гидрокортизол)	Весь организм	Регулируют обмен углеводов и повышают резистентность организма. Обеспечивают синтез глюкозы (глюконеогенез), образование запасов гликогена в печени и мышцах, увеличение концентрации глюкозы в крови (мобилизация из печени). Все указанные эффекты глюкокортикоидов обеспечивают повышение устойчивости организма к действию неблагоприятных факторов среды, стрессовым ситуациям, в связи с чем их называют адаптивными гормонами

Продолжение табл. 2

1	2	3	4
Кора надпочечников			Избыточное содержание кортизола в организме приводит к ожирению, гипергликемии , распаду белков, отекам, повышению артериального давления. При недостаточности кортизола развивается бронзовая (или Аддисонова) болезнь , которая сопровождается бронзовой окраской кожи, ослаблением деятельности сердечной и скелетных мышц, повышенной утомляемостью, снижением устойчивости к инфекционным заболеваниям
	Минералкортикоиды – Альдостерон	Канальцы почек	Регулирует минеральный и водный обмен. Поддерживает постоянство содержания натрия и калия в крови, лимфе и межтканевой жидкости. Нарушение секреции альдостерона может привести к гибели организма
Мозговое вещество надпочечников	Катехоламины Адреналин	Мышцы сердца Гладкие мышцы артериол	Повышает частоту и силу сокращений сердца, тонус артериол, артериальное давление, стимулирует сокращение многих гладких мышц. Обеспечивает рабочее перераспределение крови – путем сужения сосудов кожи и органов брюшной полости и расширения сосудов мозга, сердечной и скелетной мышц
		Печень Скелетные мышцы	Стимулирует распад гликогена, выход в кровь глюкозы из печеночных депо (мобилизация энергоресурсов организма)
		Жировая ткань	Стимулирует липолиз, выход в кровь жирных кислот из жировой ткани
		Весь организм	Усиливает в тканях окислительные реакции и повышает теплопродукцию, повышает возбудимость сенсорных систем и ЦНС
	Норадреналин	Артериолы	Повышает тонус артериол и артериальное давление. Адреналин и норадреналин играют важную роль в адаптации организма к чрезвычайным напряжениям – стрессам, т.е. они являются адаптивными гормонами

1	2	3	4
Эпифиз (шишковидная железа)	Мелатонин	Гипофиз	Угнетает функции гипофиза, в первую очередь подавляя образование гонадотропинов. Под действием мелатонина задерживается преждевременное развитие половых желез, формируется цикличность половых функций, определяется длительность овариально-менструального цикла женского организма. При прекращении образования этого гормона наступает раннее половое созревание (в 8 – 10 лет). Секреция гормона изменяется в зависимости от освещения (биологические часы организма)
Поджелудочная железа	Глюкагон (вырабатывается альфа-клетками островков Лангерганса)	Печень Жировая ткань	Стимулирует синтез и распад гликогена. Повышает содержание глюкозы в крови, стимулирует расщепление жиров
	Инсулин (вырабатывается бета-клетками островков Лангерганса)	Весь организм	<p>Регулирует обмен углеводов, стимулирует синтез белков. Повышая проницаемость клеточных мембран мышечных и жировых клеток, он способствует переходу глюкозы внутрь мышечных волокон, повышая мышечные запасы синтезируемого в них гликогена, а в клетках жировой ткани способствует превращению глюкозы в жир.</p> <p>Дефицит инсулина вызывает тяжелое заболевание – сахарный диабет (мочеизнурение), характеризующийся гипергликемией. В организме при этом нарушается утилизация в клетках глюкозы, резко повышается концентрация глюкозы в крови и в моче, что сопровождается значительными потерями воды с мочой (до 12 – 15 л в сутки), соответственно, сильной жаждой и большим потреблением воды. Возникает мышечная слабость, падение веса. Потерю углеводных источников энергии организм компенсирует распадом жиров и белков. В результате их неполной переработки в крови накапливаются ядовитые вещества, кетоновые тела и возникает сдвиг рН крови в кислую сторону (ацидоз). Это приводит к диабетической коме с потерей сознания и угрозой смерти.</p> <p>Гипогликемия может возникать при избытке инсулина в организме, при повышенном расходе глюкозы во время мышечной работы, в результате чего может развиваться гипогликемическая кома</p>

1	2	3	4
Яички (семенники)	Андрогены – Тестостерон	Мужские половые органы Весь организм	Стимулирует нормальный рост, развитие и функцию. Формирует организм по мужскому типу. Обеспечивает развитие первичных и вторичных половых признаков мужского организма, регулирует процессы сперматогенеза, протекание половых актов, формирует характерное половое поведение, особенности строения и состава тела, психические особенности. Тестостерон обладает сильным анаболическим действием – он стимулирует синтез белков, способствуя гипертрофии мышечной ткани
Яичники (клетки фолликулов)	Эстрогены – Эстрон, эстрадиол	Женские половые органы Молочная железа Весь организм	Стимулирует нормальный рост, развитие и циклическую функцию (женский половой цикл), протекание родового акта Стимулирует рост и развитие протоков. Регулирует процессы формирования женского организма. Стимулирует развитие вторичных половых признаков
Клетки желтого тела	Прогестерон	Матка	Подготавливает эндометрий к имплантации оплодотворенного яйца
Вилочковая железа (тимус, или зобная железа)	Тимозин	Кровь Весь организм	Способствует иммунологической специализации Т-лимфоцитов. Активизирует метаболические реакции в организме

3. Изменения эндокринных функций при различных состояниях

При чрезвычайных физических и психических раздражениях (перегревании, переохлаждении, боли, страхе, тяжелых психических переживаниях, непомерной физической нагрузке и др.) у человека возникает состояние напряжения – **стресс**. При этом в организме развертываются как специфические реакции защиты от действующего фактора, так и неспецифические приспособительные реакции. Комплекс защитных неспецифических реакций организма на неблагоприятные влияния среды был назван канадским ученым Г. Селье (1960) **общим адаптационным синдромом**. Эти стандартные реакции, которые возникают при любых раздражителях, связаны с эндокринными изменениями и протекают в 3 стадии.

Стадия тревоги проявляется дискоординацией различных функций организма, подавлением функций щитовидной и половых желез, в результате чего нарушаются анаболические процессы синтеза белков и РНК; отмечается снижение иммунных свойств организма – уменьшаются активность вилочковой железы и количество лимфоцитов в крови; организмом включаются срочные защитные реакции быстрого рефлекторного выброса в кровь гормона надпочечников адреналина, что позволяет резко повысить деятельность сердечной и дыхательной систем, начать мобилизацию углеводных и жировых источников энергии; характерен также излишне высокий уровень энерготрат **при низкой умственной и физической работоспособности**.

Стадия резистентности, т.е. повышенной устойчивости организма, характеризуется повышением секреции гормонов коркового слоя надпочечников – кортикоидов, что способствует нормализации белкового обмена (активации синтеза белков в тканях); повышается содержание в крови углеводов источников энергии; возникает преобладание концентрации в крови норадреналина над адреналином – это обеспечивает оптимизацию вегетативных изменений и экономизацию энерготрат; повышается тканевая устойчивость к действию на организм неблагоприятных факторов среды; возрастает работоспособность.

Стадия истощения возникает при чрезмерно сильных и длительных раздражениях; функциональные резервы организма исчерпываются; происходит истощение гормональных и энергетических ресурсов (содержание катехоламинов в надпочечниках снижается до 10 – 15 % от исходного уровня), уменьшается максимальное и пульсовое артериальное давление крови; падает сопротивляемость организма повреждающим воздействиям; все это может приводить к смертельному исходу.

Стрессовые реакции – это **нормальные приспособительные реакции организма** к действию сильных неблагоприятных раздражителей – *стрессоров*, действие которых воспринимается различными рецепторами тела и через кору больших полушарий передается на гипоталамус, где включаются нервные и нейрогуморальные механизмы адаптации. При этом происходит **вовлечение двух основных систем активации** всех метаболических и функциональных процессов в организме:

- происходит активация так называемой **симпато-адреналовой системы (САС)**. По симпатическим волокнам к мозговому слою надпочечников поступают рефлекторные влияния, вызывающие срочный выброс в кровь адаптивного гормона адреналина;
- действие адреналина на ядра гипоталамуса стимулируют активность **гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС)**. Образуемые в гипоталамусе либерины с током крови передаются в переднюю долю гипофиза и уже через 2 – 2,5 мин усиливают секрецию АКТГ, который, в свою очередь, уже через 10 мин вызывает увеличенный выброс гормонов коркового слоя надпочечников – глюкокортикоидов и альдостерона.

Вместе с повышенной секрецией соматотропного гормона и норадреналина эти гормональные изменения обуславливают мобилизацию энергетических ресурсов организма, активацию обменных процессов и повышение тканевой сопротивляемости.

Выполнение кратковременной и малоинтенсивной мышечной работы, как показали исследования работающего человека или экспериментальных животных, **не вызывают заметных изменений содержания гормонов** в плазме крови и в моче. Значительные мышечные нагрузки (превышающие 50 – 70 % от максимального потребления кислорода) вызывают состояние напряжения в организме и повышенную секрецию соматотропного гормона, кортикотропина, вазопрессина, глюкокортикоидов, альдостерона, адреналина, норадреналина и паратгормона.

С увеличением тяжести работы, повышением ее мощности и напряженности (особенно в соревнованиях) происходит повышение секреции адреналина, норадреналина и кортикоидов. Однако **гормональные реакции у нетренированных лиц и квалифицированных спортсменов заметно различаются**. У людей, не подготовленных к физическим нагрузкам, наступает быстрый и очень большой выброс в кровь этих гормонов, но запасы их невелики и вскоре наступает их истощение, ограничивающее

работоспособность. У тренированных спортсменов функциональные резервы надпочечников существенно увеличены. Секреция катехоламинов не является чрезмерной, она более равномерна и намного более длительна.

Активация симпато-адреналовой системы увеличивается еще в предстартовом состоянии, особенно у более слабых, тревожных и неуверенных в своих силах спортсменов, выступления которых в соревнованиях оказываются неуспешными. У них в большей мере нарастает секреция адреналина – «гормона тревоги». У высококвалифицированных и уверенных в себе спортсменов, с большим стажем, активация симпато-адреналовой системы оптимизируется и проявляется преобладание норадреналина – «гормона гомеостаза». Под его влиянием разворачиваются функции дыхательной и сердечно-сосудистой систем, усиливается доставка кислорода тканям и стимулируются окислительные процессы, повышаются аэробные возможности организма.

Увеличение выработки адреналина и норадреналина у спортсменов в условиях напряженной соревновательной деятельности сопряжено с состоянием эмоционального стресса. При этом секреция адреналина и норадреналина может быть увеличена в 5 – 6 раз по сравнению с исходным фоном в дни отдыха от нагрузок. Описаны отдельные случаи нарастания выделения адреналина в 25 раз, а норадреналина в 17 раз от исходного уровня при марафонском беге и лыжных гонках на 50 км.

Активизация гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы зависит от вида спорта, состояния тренированности и квалификации спортсмена. В циклических видах спорта подавление активности этой системы в предстартовом состоянии и во время соревнований коррелирует с низкой работоспособностью. Наиболее успешно выступают спортсмены, в организме которых секреция кортикоидов увеличивается в 2 – 4 раза по сравнению с исходным фоном. Особенное увеличение выхода кортикоидов и кортикотропина отмечается при выполнении физических нагрузок большого объема и интенсивности.

У спортсменов **скоростно-силовых видов спорта** (например, у десятиборцев в легкой атлетике) активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы в предстартовом состоянии снижена (эффект экономизации расхода гормонов), но во время соревнований – увеличена в 5 – 8 раз.

В возрастном плане отмечена повышенная фоновая и рабочая секреция кортикоидов и соматотропного гормона у спортсменов-подростков,

особенно у акселератов. У взрослых спортсменов их секреция увеличивается с ростом спортивного мастерства, что тесно коррелирует с успешностью выступлений на соревнованиях. *При этом отмечено, что в результате адаптации к систематическим физическим нагрузкам одно и то же количество гормонов быстрее совершает свой кругооборот в организме квалифицированных спортсменов, чем у людей, не занимающихся физическими упражнениями и не адаптированных к таким нагрузкам. Гормоны быстрее образуются и секретируются железами, успешнее проникают в клетки-мишени и стимулируют обменные процессы, быстрее проходят метаболические превращения в печени, а продукты их распада срочно выводятся почками. Таким образом, при одних и тех же стандартных нагрузках у опытных спортсменов секреция кортикоидов протекает более экономно, но при выполнении предельных нагрузок их выделение значительно превышает уровень нетренированных лиц.*

Глюкокортикоиды усиливают приспособительные реакции в организме, стимулируя глюконеогенез и восполняя затраты энергоресурсов в организме. Увеличение секреции альдостерона при мышечной работе позволяет компенсировать потери натрия с потом и вывести накопившиеся излишки калия.

Активность **щитовидной железы и половых желез** у большей части спортсменов (за исключением наиболее подготовленных) изменяется незначительно. **Усиление продукции инсулина и тиреоидных гормонов** особенно велико после окончания работы для пополнения затрат энергоресурсов в организме. Адекватные физические нагрузки являются важным стимулятором развития и функционирования половых желез. Однако большие нагрузки, особенно у юных спортсменов, подавляют их гормональную активность. В организме женщин-спортсменок большие объемы физических нагрузок могут нарушать протекание овариально-менструального цикла. В организме мужчин **андрогены** стимулируют нарастание мышечной массы и силы скелетных мышц. Размеры **вилочковой железы** у тренирующихся спортсменов уменьшаются, но активность ее не снижается.

Развитие утомления сопровождается снижением выработки гормонов, а состояние перетренированности – расстройством эндокринных функций. *Вместе с тем, оказалось, что высококвалифицированные спортсмены обладают особенно развитыми возможностями произвольной саморегуляции функций в работающем организме. При волевом пре-*

одоления утомления у них отмечено возобновление роста секреции адаптивных гормонов и новая активация метаболических процессов в организме. Следует также иметь в виду, что предельные нагрузки не только уменьшают выделение гормонов, но и нарушают процесс их связывания рецепторами клеток-мишеней (например, нарушается связывание глюкокортикоидов в миокарде и гормон теряет активирующее действие на работу сердечной мышцы).

Активность эндокринных желез находится под контролем деятельности эпифиза и подчиняется суточным колебаниям. **Перестройка суточных биоритмов гормональной активности у человека** при дальних перелетах, пересечении многих временных поясов занимает около двух недель.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Какие железы относятся к эндокринным?
2. Назовите общие свойства желез внутренней секреции.
3. Какие вещества называют гормонами?
4. На какие группы делят гормоны по химической структуре?
5. Назовите функции гормонов.
6. Какой отдел головного мозга является главным регулятором функций эндокринных желез?
7. Почему гипофиз называют главной эндокринной железой организма человека и животных?
8. Какое влияние на организм оказывают гормоны передней доли гипофиза?
9. По химической природе гормон поджелудочной железы, вызывающий снижение уровня глюкозы в крови, – это
10. Секрецию гипофиза регулирует
11. Клетки слизистой оболочки пилорической части желудка вырабатывают гормон, активирующий секрецию пищеварительных соков. Этот гормон называется
12. Окситоцин выделяется
13. Назовите железу, гипофункция которой в детском возрасте приводит к кретинизму.
14. Удаление какой железы вызывает преждевременное половое созревание?
15. Вазопрессин выделяется
16. Сокращение гладкой мускулатуры матки и отделение молока стимулирует гормон
17. Альфа-клетки островков Лангерганса вырабатывают гормон , бета-клетки – гормон
18. Назовите гормон коры надпочечников, регулирующий обмен ионов натрия и ионов калия.

19. Как называется гормон, повышающий проницаемость клеточных мембран мышечных, печеночных и жировых клеток для глюкозы и усиливающий синтез гликогена в печени человека?
20. При недостатке гормона инсулина у человека развивается заболевание, которое называется
21. Женские половые гормоны, выделяемые фолликулярными клетками яичника, называются
22. Повышение уровня глюкозы в крови человека стимулирует выработку гормона
23. Развитие вторичных половых признаков у женщин определяют гормоны
24. Какие гормоны влияют на развитие и рост молочных желез в период полового созревания?

Тесты

1. Железы внутренней секреции (ЖВС):
 - а. имеют протоки, открывающиеся во внутреннюю среду организма;
 - б. не имеют протоков;
 - в. имеют протоки, открывающиеся в полости тела.
2. К железам смешанной секреции относятся:
 - а. надпочечники и поджелудочная железа;
 - б. поджелудочная и половые железы;
 - в. щитовидная и половые железы.
3. Центр регуляции деятельности ЖВС располагается:
 - а. в продолговатом мозге;
 - б. в промежуточном мозге;
 - в. в коре больших полушарий.
4. При недостатке образования гормона тироксина у взрослых развивается:
 - а. базедова болезнь;
 - б. микседема;
 - в. кретинизм.
5. Адреналин вырабатывается:
 - а. клетками коркового слоя надпочечников;
 - б. клетками мозгового слоя надпочечников;
 - в. островковыми клетками поджелудочной железы.
6. Найдите неверный ответ.
Под влиянием адреналина происходит:
 - а. замедление ритма работы сердца, расширение сосудов кожи, сужение сосудов сердца и мозга;
 - б. учащение сокращений сердца, сужение сосудов кожи, расширение сосудов сердца и мозга;
 - в. замедление моторики желудка и кишечника;
 - г. усиление расщепления гликогена в печени до глюкозы.

7. Сахарный диабет развивается:
- при недостаточном синтезе инсулина;
 - при избыточном синтезе инсулина;
 - при недостаточном синтезе адреналина.
8. Гормон роста образуется:
- в передней доле гипофиза;
 - в средней доле гипофиза;
 - в задней доле гипофиза.
9. Действие гормонов задней доли гипофиза не вызывает:
- уменьшения мочеотделения;
 - сокращения гладкой мускулатуры матки;
 - изменения пигментации кожи.
10. Укажите, какой гормон определяет развитие вторичных половых признаков у мужчин:
- эстрадиол;
 - тестостерон;
 - пролактин;
 - прогестерон.
11. Какой из перечисленных ниже признаков у человека не определяется гормоном тестостероном?
- особенности характера;
 - рост скелета;
 - развитие сперматозоидов;
 - развитие яйцеклетки.

Модуль 9

ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМЫ КРОВИ И КРОВООБРАЩЕНИЯ

Лекция 25

ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМЫ КРОВИ

1. Понятие о системе крови. Гомеостаз.
2. Основные функции крови.
3. Состав и основные параметры крови.
4. Форменные элементы крови.

1. Понятие о системе крови. Гомеостаз

Кровь, лимфа и тканевая жидкость образуют внутреннюю среду организма, омывающую все клетки и ткани тела и осуществляющую гуморальную связь между ними. Благодаря наличию системы крово- и лимфообращения, а также деятельности ряда органов и систем, обеспечивающих поступление в кровь необходимых организму веществ и удаление из крови продуктов обмена, внутренняя среда организма имеет относительное постоянство состава и основных физиологических и биохимических параметров, что создает приблизительно одинаковые условия существования клеток организма (гомеостаз).

Представление о крови как системе создал советский ученый Г. Ф. Ланг в 1939 г. По Г. Ф. Лангу система крови включает:

1. периферическую кровь, циркулирующую по сосудам и состоящую из плазмы и находящихся в ней во взвешенном состоянии форменных элементов;
2. органы кроветворения (красный костный мозг, селезенка и лимфатические узлы);
3. органы кроверазрушения (костный мозг, печень, селезенка);
4. регулирующий нейрогуморальный аппарат.

Кровь является своеобразной формой ткани и характеризуется рядом особенностей: жидкая среда организма, находится в постоянном движении, составные части крови имеют разное происхождение, образуются и разрушаются в основном вне ее.

2. Основные функции крови

Кровь, циркулирующая в сосудах нашего тела, выполняет ряд исключительно важных физиологических функций.

Транспортная функция крови заключается в переносе всех необходимых для жизнедеятельности организма веществ (питательных веществ, газов, гормонов, ферментов, метаболитов). Это главная функция крови, которая определяет ряд других:

- **дыхательная функция** состоит в доставке кислорода от легких к тканям и углекислого газа от тканей к легким. Кислород переносится преимущественно эритроцитами в виде соединения с гемоглобином – оксигемоглобином (HbO_2), углекислый газ – плазмой крови в форме бикарбонатных ионов (HCO_3^-). *В обычных условиях при дыхании воздухом 1 г гемоглобина присоединяет 1,34 кислорода, а т.к. в одном литре крови содержится 140 – 160 г гемоглобина, то количество кислорода в нем составляет около 200 мл; эту величину принято называть кислородной емкостью крови (иногда этот показатель рассчитывают на 100 мл крови). Таким образом, если принять во внимание, что общий объем крови в организме человека составляет 5 л, то количество кислорода, связанное с гемоглобином, в ней будет равно около 1 л;*
- **питательная функция** – кровь переносит питательные вещества – аминокислоты, глюкозу, жиры, а также витамины, ферменты и минеральные вещества от органов пищеварения к тканям, системам и депо;
- **выделительная функция** – кровь переносит продукты обмена (мочевину, креатин, индикан, мочевую кислоту, воду, соли и др.) от мест их образования к органам выделения (к почкам, легким, потовым и слюнным железам);
- **терморегуляторная функция** – кровь переносит тепло от органов и тканей, в которых оно вырабатывается, к органам, отдающим тепло, что и поддерживает температурный гомеостаз;
- **обеспечение гомеостаза организма** – кровь поддерживает стабильность ряда констант гомеостаза: рН, осмотическое давление, ионный состав крови;
- **обеспечение водно-солевого обмена** (транспорт воды и ионов);
- **регуляторная функция** заключается в осуществлении как гуморальной (перенос кровью гормонов, газов и других физиологически активных веществ), так и рефлекторной регуляции, связанной с влиянием крови на интерорецепторы сосудов. Кровь обеспечивает химическое взаимодействие между всеми частями организма, т.е. гуморальную регуляцию;

- **защитная функция** крови, прежде всего, состоит в формировании иммунитета, т.е. защиты организма от живых тел и генетически чуждых веществ. Эта функция определяется фагоцитарной активностью лейкоцитов (клеточный иммунитет) и выработкой в крови антител, обезвреживающих микробы и их яды (гуморальный, или тканевой иммунитет). Иммунитет может быть как врожденным, так и приобретенным.

3. Состав и основные параметры крови

Кровь состоит из жидкой части – плазмы (55 – 60 %) и форменных элементов (40 – 45 %) – эритроцитов (красных кровяных клеток), лейкоцитов (белых кровяных клеток) и тромбоцитов (кровяных пластинок). Плазма крови, лишенная фибриногена, называется сывороткой. У взрослого человека общее количество крови составляет 5 – 8 % массы тела, что соответствует 5 – 6 л. Объем крови принято обозначать по отношению к массе тела (мл/ кг). В среднем, он равен у мужчин – 65 мл/кг, у женщин – 60 мл/кг и у детей – около 70 мл/кг.

Количество эритроцитов в крови примерно в тысячу раз больше, чем лейкоцитов, и в десятки раз больше, 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 45 %, у женщин – 40 %. Это означает, что у мужчин форменные элементы занимают 45 %, а плазма – 55 % объема крови, а у женщин – 40 и 60 %, соответственно.* Эта разница обусловлена тем, что у мужчин содержание эритроцитов в крови больше, чем у женщин. У детей гематокрит выше, чем у взрослых; в процессе старения гематокрит снижается. Увеличение гематокрита сопровождается возрастанием вязкости крови (внутренним ее трением), которая у здорового взрослого человека составляет 4 – 5 единиц, т.е. в 5 раз выше, чем у воды. Поскольку периферическое сопротивление кровотоку прямо пропорционально вязкости, любое существенное увеличение гематокрита приводит к повышению нагрузки на сердце, в результате чего кровообращение в некоторых органах может нарушаться, возрастает риск тромбообразования.

Относительная плотность крови (уд. вес) – 1050 – 1060 г/ л.

Ионный состав плазмы или сыворотки – Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- .

4. Форменные элементы крови

Образование форменных элементов крови называется **гемопоезом**. Он осуществляется в различных кроветворных органах. В костном мозге образуются эритроциты, нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. Образование моноцитов осуществляется в костном мозге и в ретикулярных клетках печени, селезенки и лимфатических узлов. Лимфоциты формируются во многих органах: лимфатических узлах, миндалинах, селезенке, тимусе, костном мозге. В красном костном мозге и селезенке образуются тромбоциты.

4.1. Функции эритроцитов

Основной физиологической функцией эритроцитов является связывание и перенос кислорода от легких к органам и тканям. Этот процесс осуществляется благодаря особенностям строения эритроцитов и химического состава гемоглобина.

Эритроциты – безъядерные клетки крови диаметром 7 – 8 мкм. В крови человека содержится $4,5 - 5,0 \cdot 10^{12}$ /л эритроцитов. Форма эритроцитов в виде двояковогнутого диска обеспечивает большую поверхность для свободной диффузии газов через его мембрану. Суммарная поверхность всех эритроцитов в циркулирующей крови составляет около $3\,000\text{ м}^2$.

В начальных фазах своего развития эритроциты имеют ядро и называются ретикулоцитами. В нормальных условиях ретикулоциты составляют около 1 % от общего числа циркулирующих в крови эритроцитов. Средняя продолжительность жизни зрелых эритроцитов составляет около 120 дней, после чего они разрушаются в печени и селезенке.

По мере созревания эритроцитов их ядро замещается дыхательным пигментом – гемоглобином (Hb), составляющим около 90 % сухого вещества эритроцитов, а 10 % составляют минеральные соли, глюкоза, белки и жиры. **Гемоглобин** – сложный белок, молекула которого состоит из белка глобина и железосодержащей части – гема. Гемоглобин обладает свойством легко соединяться с кислородом и столь же легко его отдавать. Соединяясь с кислородом, он становится оксигемоглобином (HbO₂), а отдавая его, превращается в восстановленный (редуцированный) гемоглобин (Hb). Гемоглобин крови человека составляет 14 – 15 % ее массы, т.е. около 700 г.

Кроме того, в венозной крови содержится соединение гемоглобина с углекислым газом – карбгемоглобин, который транспортирует CO₂ из тканей к легким – HbCO₂. Гемоглобин обладает способностью образовывать и патологические соединения. Одним из них является карбоксигемоглобин

(HbCO) – соединение гемоглобина с угарным газом, который неспособен присоединять кислород, что является опасным для жизни. Слабое отравление CO – обратимый процесс: при дыхании свежим воздухом CO постепенно отщепляется. Метгемоглобин – патологическое соединение, является окисленным гемоглобином, в котором под влиянием сильных окислителей Fe^{2+} превращается в Fe^{3+} . При накоплении в крови больших количеств метгемоглобина транспорт O_2 нарушается и может наступить смерть.

В скелетных и сердечной мышцах содержится близкий по своему строению белок миоглобин (мышечный гемоглобин). Он более активно, чем гемоглобин, соединяется с кислородом, обеспечивая им работающие мышцы. *Общее количество миоглобина у человека составляет около 25 % гемоглобина крови. В большей концентрации миоглобин содержится в мышцах, выполняющих функциональную нагрузку. Под влиянием физических нагрузок количество миоглобина в мышцах повышается.*

В процессе передвижения крови эритроциты не оседают, т.к. они, имея одноименные отрицательные заряды, отталкиваются друг от друга. При отстаивании крови в капилляре эритроциты оседают на дно. **Скорость оседания эритроцитов (СОЭ)** в нормальных условиях у мужчин составляет 1 – 10 мм/час, у женщин – 2 – 15 мм/час.

4.2. Функции лейкоцитов

Лейкоциты играют важную роль в защите организма от микробов, любых чужеродных веществ, т.е. они обеспечивают иммунитет.

Лейкоциты по функциональным и морфологическим признакам представляют собой обычные клетки, содержащие ядро и протоплазму. Количество лейкоцитов в крови здорового человека составляет $4 - 9 \cdot 10^9$ /л. Лейкоциты неоднородны по своему строению: в одних из них протоплазма имеет зернистое строение (гранулоциты), в других зернистости нет (агранулоциты). **Гранулоциты** составляют 65 – 70 % всех лейкоцитов и делятся в зависимости от способности окрашиваться нейтральными, кислыми или основными красками на нейтрофилы, эозинофилы и базофилы.

Агранулоциты составляют 30 – 35 % всех белых кровяных телец и включают в себя лимфоциты и моноциты. Функции различных лейкоцитов разнообразны.

Процентное соотношение различных форм лейкоцитов в крови называется **лейкоцитарной формулой**. Общее количество лейкоцитов и лейкоцитарная формула не являются постоянными.

Увеличение числа лейкоцитов в периферической крови называется лейкоцитозом, а уменьшение – лейкопенией. Продолжительность жизни лейкоцитов составляет 7 – 10 дней.

Нейтрофилы (60 – 70 % от числа всех лейкоцитов) являются наиболее важными клетками защиты организма от бактерий и их токсинов. Проникая через стенки капилляров, нейтрофилы попадают в межтканевые пространства, где осуществляется фагоцитоз – поглощение и переваривание бактерий и других инородных белковых тел. В зависимости от формы ядра различают юные, сегментоядерные и палочкоядерные нейтрофилы.

Эозинофилы (1 – 4 % от общего числа лейкоцитов) адсорбируют на свою поверхность антигены (чужеродные белки), многие тканевые вещества и токсины белковой природы, разрушая и обезвреживая их. Кроме того, эозинофилы принимают участие в предупреждении развития аллергических реакций.

Базофилы (0 – 1 % всех лейкоцитов) осуществляют синтез гепарина, входящего в антисвертывающую систему крови. Они участвуют также в синтезе ряда биологически активных веществ и ферментов (гистамина, серотонина, фосфатазы, липазы, пероксидазы). Количество базофилов возрастает при воспалительных процессах.

Лимфоциты (25 – 30 % от числа всех лейкоцитов) играют центральную роль в процессах образования **иммунитета** организма, а также активно участвуют в нейтрализации различных токсических веществ. Продолжительность жизни у некоторых – 20 и более лет.

Главным фактором иммунологической системы крови являются Т- и В-лимфоциты. Т-лимфоциты прежде всего выполняют роль строгого иммунного контролера. Вступив в контакт с любым антигеном, они надолго запоминают его генетическую структуру и определяют программу биосинтеза антител (иммуноглобулинов), которая осуществляется В-лимфоцитами. *В-лимфоциты, получив программу биосинтеза иммуноглобулинов, превращаются в плазмоциты, являющиеся фабрикой антител.*

В Т-лимфоцитах происходит синтез веществ, активирующих фагоцитоз и защитные воспалительные реакции. Они следят за генетической чистотой организма, препятствуя приживлению чужеродных тканей, активируя регенерацию и уничтожая отмершие или мутантные (в т.ч. и опухолевые) клетки собственного организма. *Т-лимфоцитам принадлежит также важная роль регуляторов кроветворной функции, заключающаяся в уничтожении чужеродных стволовых клеток костного мозга.* Лимфоциты способны синтезировать бета- и гамма-глобулины, входящие в состав антител.

Лимфоциты обладают удивительной способностью различать в организме «свое» и «чужое» вследствие наличия в их оболочке специфических участков-рецепторов. Лимфоциты способны возвращаться обратно в кровеносное русло.

К сожалению, лимфоциты не всегда могут выполнять свою роль в образовании эффективной системы иммунитета. В частности, вирус иммунодефицита человека (**ВИЧ**), вызывающий грозное заболевание **СПИД** (синдром приобретенного иммунодефицита), **может резко снижать иммунологическую защиту организма**. Главным пусковым механизмом СПИДа является проникновение ВИЧ из крови в Т-лимфоциты. Там вирус может оставаться в неактивном (латентном) состоянии несколько лет, пока в связи со вторичной инфекцией не начнется иммунологическая стимуляция Т-лимфоцитов. Тогда вирус активируется и размножается так бурно, что вирусные клетки, покидая пораженные лимфоциты, полностью повреждают мембрану и разрушают их. Прогрессирующая гибель лимфоцитов снижает сопротивляемость организма к различным интоксикациям, в т.ч. и к микробам, безвредным для человека с нормальным иммунитетом. Кроме того, резко ослабевает уничтожение Т-лимфоцитами мутантных (раковых) клеток, в связи с чем существенно возрастает вероятность возникновения злокачественных опухолей. Наиболее частыми проявлениями СПИДа являются воспаления легких, опухоли, поражения ЦНС и гнойничковые заболевания кожи и слизистых оболочек.

Первичные и вторичные нарушения при СПИДе обуславливают пеструю картину изменения периферической крови. Наряду со значительным снижением числа лимфоцитов в ответ на воспаление или гнойничковые поражения кожи (слизистых) может возникать нейтрофильный лейкоцитоз. При поражении системы крови появляются очаги патологического кроветворения, и в кровь будут поступать в большом количестве незрелые формы лейкоцитов. При внутренних кровотечениях и истощении больного начинает развиваться прогрессирующая анемия с уменьшением числа эритроцитов и гемоглобина в крови.

Моноциты (4 – 8 % от общего числа лейкоцитов) являются самыми крупными клетками белой крови, которые называют **макрофагами**. Они **обладают самой высокой фагоцитарной активностью** по отношению к продуктам распада клеток и тканей, а также обезвреживают токсины, образующиеся в очагах воспаления. Считают также, что моноциты принимают участие в выработке антител. К макрофагам, наряду с моноцитами, относят

ретикулярные и эндотелиальные клетки печени, селезенки, костного мозга и лимфатических узлов.

4.3. Функции тромбоцитов

Тромбоциты – это мелкие безъядерные кровяные пластинки неправильной формы диаметром 2 – 5 мкм. Несмотря на отсутствие ядра, тромбоциты обладают активным метаболизмом и являются третьими самостоятельными живыми клетками крови. Число их в периферической крови колеблется от 250 до $400 \cdot 10^9$ /л; продолжительность жизни тромбоцитов составляет 8 – 12 дней.

Тромбоцитам принадлежит ведущая роль в свертывании крови.

Недостаток тромбоцитов в крови – тромбопения – наблюдается при некоторых заболеваниях и выражается в повышенной кровоточивости.

Лекция 26

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПЛАЗМЫ КРОВИ

1. Физико-химические свойства плазмы крови.
2. Свертывание крови.
3. Переливание крови. Группы крови. Резус-фактор.
4. Регуляция системы крови.

1. Физико-химические свойства плазмы крови

Плазма крови человека представляет собой бесцветную жидкость, содержащую 90 – 92 % воды и 8 – 10 % твердых веществ (глюкозу, белки, жиры, различные соли, гормоны, витамины, продукты обмена веществ и др.). Физико-химические свойства плазмы определяются наличием в ней органических и минеральных веществ, они относительно постоянны и характеризуются целым рядом стабильных констант.

Удельный вес плазмы равен 1,02 – 1,03, а удельный вес крови – 1,05 – 1,06; у мужчин он несколько выше (больше эритроцитов), чем у женщин.

Осмотическое давление является важнейшим свойством плазмы. Оно присуще растворам, отделенным друг от друга полупроницаемыми мембранами, и создается движением молекул растворителя (воды) через

мембрану в сторону большей концентрации растворенных веществ. **Сила, определяющая движение растворителя через полупроницаемую мембрану, называется осмотическим давлением.** Это давление, обусловленное наличием растворенных в плазме минеральных солей, белков и других веществ. Осмотическое давление крови, лимфы и тканевой жидкости определяет обмен воды между кровью и тканями.

Основную роль в величине осмотического давления играют минеральные соли. У человека осмотическое давление крови довольно постоянно и составляет около 7,6 атм (6,6 – 8 атм) или 770 кПа. Та часть осмотического давления, которая обусловлена белками плазмы, называется онкотическим (1/200 часть из общего осмотического давления, т.е. примерно 3,8 кПа).

Клетки крови имеют осмотическое давление одинаковое с плазмой. Раствор, имеющий осмотическое давление, равное давлению крови, является оптимальным для форменных элементов и называется **изотоническим**.

Изменение осмотического давления жидкости, окружающей клетки, ведет к нарушениям в них водного обмена. Это видно на примере эритроцитов, которые в **гипертоническом** растворе NaCl (раствор с большей концентрацией солей) теряют воду и сморщиваются. Это бывает в тех случаях, когда из плазмы крови теряется много воды и концентрация солей в ней повышается. При этом в силу законов осмоса вода из эритроцитов начинает поступать в плазму через их полупроницаемую мембрану, что и вызывает сморщивание эритроцитов. Растворы с меньшей концентрацией солей называются **гипотоническими**; вода из этих растворов поступает в эритроциты, которые набухают и могут разрываться – происходит их гемолиз. Относительное постоянство осмотического давления обеспечивается осморепцепторами и реализуется, главным образом, через органы выделения (почки, потовые железы).

Кислотно-щелочное состояние – активная реакция крови (рН), обусловленная количественным соотношением в ней водородных (H^+) и гидроксильных ионов (OH^-), является одним из жестких параметров гомеостаза, т.к. только при определенном рН возможно оптимальное течение обмена веществ.

В чистой воде содержится одинаковое количество H^+ и OH^- ионов, поэтому она нейтральна. Если число ионов H^+ в единице объема раствора превышает число ионов OH^- , раствор имеет кислую реакцию; если соотношение этих ионов обратное, раствор является щелочным. Для характеристики активной реакции крови пользуются водородным показателем (или рН), который равен отрицательному десятичному логарифму концен-

трации водородных ионов. В химически чистой воде при температуре 25 °С рН равен 7 (нейтральная реакция).

Кровь имеет слабощелочную реакцию: рН артериальной крови равен 7,4; рН венозной крови – 7,35, что обусловлено большим содержанием в ней углекислого газа. Сдвиг рН в кислую сторону – ацидоз, в щелочную – алкалоз. Крайние колебания рН крови, совместимые с жизнью – 7,0 – 7,8.

Поддержание относительного постоянства рН крови обеспечивается буферными системами крови, которые нейтрализуют кислые и щелочные продукты, накапливающиеся в организме. Буферные системы состоят из смеси слабых кислот с их солями, образованными сильными основаниями.

В крови имеется четыре буферные системы:

- бикарбонатная: угольная кислота – двууглекислый натрий (H_2CO_3 – NaHCO_3);
- фосфатная: одноосновный – двуосновный фосфорнокислый натрий (NaH_2PO_4 – Na_2HPO_4);
- гемоглобиновая: восстановленный гемоглобин – калийная соль гемоглобина (HНв – КНвO_2);
- белков плазмы.

В поддержании буферных свойств крови ведущая роль принадлежит гемоглобину и его солям (около 75 %), в меньшей степени бикарбонатному, фосфатному буферам и белкам плазмы. Белки плазмы играют роль буферной системы благодаря своим амфотерным свойствам: в кислой среде они ведут себя как щелочи, в щелочной среде белки реагируют как кислоты.

В процессе метаболизма кислых продуктов образуется больше, чем щелочных, поэтому опасность сдвига рН в сторону закисления больше. В соответствии с этим буферные системы крови более устойчивы к действию кислот, чем щелочей.

Все буферные системы создают в крови **щелочной резерв**, который в организме относительно постоянен. *Величина его измеряется количеством миллилитров углекислого газа, которое может быть связано 100 мл крови при напряжении CO_2 в плазме, равном 40 мм рт. ст. В норме она равна 50 – 65 об. % CO_2 .* Резервная щелочность крови выступает прежде всего как резерв буферных систем против сдвига рН в кислую сторону.

Коллоидные свойства крови обеспечиваются, главным образом, за счет белков и в меньшей мере – углеводами и липоидами. Общее количество белков в плазме крови составляет 7 – 8 % ее объема. В плазме находится ряд белков, отличающихся по своим свойствам и функциональному значению: альбумины (около 4,5 %), глобулины (2 – 3 %) и фибриноген (0,2 – 0,4 %).

Белки плазмы крови выполняют функции регуляторов водного обмена между кровью и тканями. От количества белков зависят вязкость и буферные свойства крови; они играют важную роль в поддержании онкотического давления плазмы.

2. Свертывание крови

Жидкое состояние крови и замкнутость кровеносного русла являются необходимыми условиями жизнедеятельности организма. Эти условия создает система свертывания крови (система гемокоагуляции), сохраняющая циркулирующую кровь в жидком состоянии и предотвращающая ее потерю через поврежденные сосуды посредством образования кровяных тромбов; *остановка кровотечения называется гемостазом.*

Вместе с тем, при больших кровопотерях, некоторых отравлениях и заболеваниях возникает необходимость в переливании крови, которое должно осуществляться при строгом соблюдении ее совместимости.

Основоположником современной ферментативной теории свертывания крови является профессор Дерптского (Гартуского) университета А. А. Шмидт (1872). В дальнейшем эта теория была значительно дополнена и в настоящее время считают, что **свертывание крови проходит 3 фазы:**

- **образование протромбиназы;**
- **образование тромбина;**
- **образование фибрина.**

Образование протромбиназы осуществляется под влиянием тромбопластина (тромбокиназы), представляющего собой фосфолипиды разрушающихся тромбоцитов, клеток тканей и сосудов. Тромбопластин формируется при участии ионов Ca^{2+} и некоторых плазменных факторов свертывания крови.

Вторая фаза свертывания крови характеризуется превращением неактивного протромбина кровяных пластинок под влиянием протромбиназы в активный тромбин. Протромбин является глюкопротеидом, образуется клетками печени при участии витамина К.

В **третьей фазе** свертывания из растворимого фибриногена крови, активированного тромбином, образуется нерастворимый белок фибрин, нити которого образуют основу кровяного сгустка (тромба), прекращающего дальнейшее кровотечение. Фибрин служит также структурным материалом при заживлении ран. Фибриноген представляет собой самый крупномолекулярный белок плазмы и образуется в печени.

3. Переливание крови. Группы крови. Резус-фактор

Переливание крови (гемотрансфузия) применяется, в первую очередь, при острой кровопотере для восстановления объема циркулирующей крови (около 5 л). Первое удачное переливание крови было проведено в 1819 г. в Лондоне. Причины осложнений при переливании крови были выяснены в начале XX в. австрийским ученым К. Ландштейнером (1901) и чешским ученым Я. Янским (1903), которые обнаружили, что при смешивании крови разных людей часто наблюдается склеивание эритроцитов – явление агглютинации. При этом происходит их гемолиз – разрушение эритроцитов. Это явление зависит от наличия в эритроцитах антигенов (агглютиногенов А и В). В эритроцитах людей они могут быть по одному или вместе, либо отсутствовать. Одновременно было установлено, что в плазме находятся агглютинирующие агенты, которые склеивают эритроциты, – антитела. Указанные вещества названы агглютинидами – альфа и бета. В крови разных людей содержится либо один, либо два, либо ни одного агглютинина. Агглютиноген А и агглютинин альфа, а также В и бета называются одноименными. Склеивание эритроцитов происходит в том случае, если агглютиногены донора встречаются с одноименными агглютинидами реципиента: А + α, В + β, АВ + αβ. Отсюда ясно, что **в крови каждого человека находятся разноименные вещества.**

Т.к. у людей имеется 4 комбинации основных агглютиногенов и агглютининов системы АВ0, Я. Янский выделил четыре группы крови, встречающиеся у людей. Эта классификация не утратила своего значения и до настоящего времени. Группы крови обозначаются следующим образом:

I (0)	–	α β
II (A)	–	A β
III (B)	–	B α
IV (AB)	–	AB

Из этих обозначений следует, что у людей первой группы эритроциты не содержат агглютиногенов АВ, а в плазме имеется оба агглютинина. У людей второй группы эритроциты имеют агглютиноген А, а плазма – агглютинин β. К третьей группе относятся люди, у которых в эритроцитах находится агглютиноген В и в плазме – агглютинин α. Кровь людей IV группы характеризуется наличием в эритроцитах обоих агглютиногенов и отсутствием агглютининов. В табл. 3 показано, в каких случаях при переливании крови донора (человека, дающего кровь) реципиенту (человеку, принимающему кровь) возникает агглютинация (обозначена знаком +).

Агглютинация при переливании крови людей разных групп

Агглютинины в плазме реципиента	Агглютиногены в эритроцитах донора			
	I (0)	II (A)	III (B)	IV (AB)
I (α и β)	–	+	+	+
II (β)	–	–	+	+
III (α)	–	+	–	+
IV (0)	–	–	–	–

Людям первой (I) группы можно переливать кровь только этой группы. Кровь I группы можно переливать людям всех других групп. Поэтому людей с I группой называют **универсальными донорами**. Людям IV группы можно переливать одноименную кровь, а также кровь всех остальных групп, поэтому этих людей называют **универсальными реципиентами**. Кровь людей II и III групп можно переливать людям с одноименной, а также с IV группой. Указанные закономерности отражены на рис. 38.

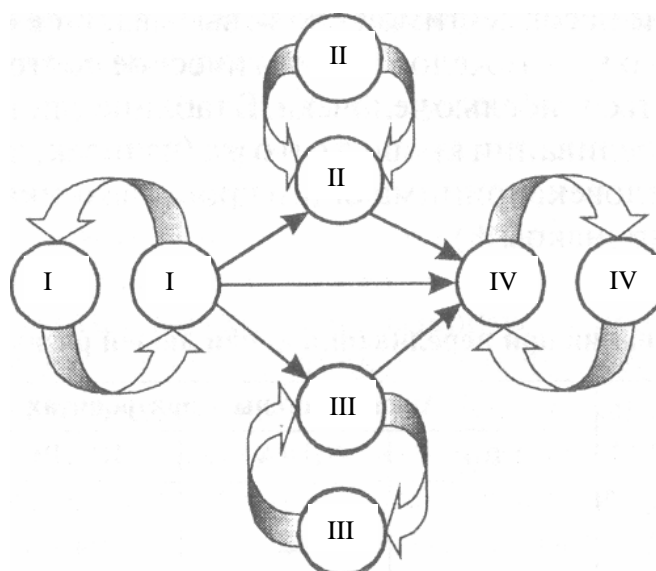


Рис 38. Схема допустимого переливания крови

Переливание несовместимой крови вызывает гемотрансфузионный шок – тяжелое патологическое состояние, которое может закончиться гибелью человека.

Прогрессивное развитие хирургии, гематологии заставило перейти к переливанию одногруппной крови. Даже переливание универсальной крови I группы допускается в исключительных случаях и только в небольших количествах (не более 500 мл). Одна из причин отказа – массивные гемотрансфузии. Если человеку с IV группой влить 4 – 5 л крови I группы, то

разведения агглютининов донора не происходит и они склеивают эритроциты реципиента.

Важное значение при переливании крови имеет совместимость по резус-фактору. В 1940 г. в эритроцитах обезьян-макак породы «резус» был обнаружен агглютиноген, который назвали **резус-агглютиноген**. Впоследствии оказалось, что он содержится в эритроцитах 85 % людей (резус-положительная кровь) и лишь у 15 % людей отсутствует (резус-отрицательная кровь).

Если кровь человека, содержащего резус-фактор, перелить человеку, не имеющего его, то у него образуются антитела. Повторное переливание такому реципиенту резус-положительной крови может привести к гемотрансфузионным осложнениям, связанным с агглютинацией несовместимых донорских эритроцитов.

При вступлении в брак резус-положительного мужчины с резус-отрицательной женщиной (что нередко случается) плод нередко наследует резус-фактор отца. Кровь плода проникает в организм матери, вызывая образование антител (антирезус-агглютининов), которые приводят к гемолизу эритроцитов ребенка. Для выраженных нарушений у первого ребенка их концентрация оказывается недостаточной и, как правило, плод рождается живым, но с гемолитической желтухой. При повторной беременности в крови матери резко возрастает концентрация антител (антирезусных веществ), что проявляется не только гемолизом эритроцитов плода, но и внутрисосудистым свертыванием крови, нередко приводящим к его гибели и выкидышу.

В нашей стране переливание крови впервые было проведено профессором Военно-медицинской академии В. Н. Шамовым в 1919 г., а в 1928 г. им было предложено переливание трупной крови, за что он был удостоен Ленинской премии.

4. Регуляция системы крови

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

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, кровообраще-

ния и 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. Гипоталамус принимает также участие в регуляции осмотического давления, поддержании необходимого уровня сахара в крови и других физико-химических констант плазмы крови.

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, кровораспределения 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.

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 (соматотропный и адренокортикотропный гормоны), коркового слоя надпочечников (глюкокортикоиды), мужские половые гормоны (андрогены). Женские половые гормоны (эстрогены) 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, отсутствуют они и у людей старческого возраста.

Лекция 27

ФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

1. Функции сердца и его физиологические свойства.
2. Электрокардиограмма.

1. Функции сердца и его физиологические свойства

Кровообращение представляет собой физиологические процессы, обеспечивающие непрерывное движение крови в организме благодаря деятельности сердца и сосудов. Посредством кровообращения достигается интеграция различных функций организма и его участие в реакциях на изменение окружающей среды.

Источником энергии, необходимой для продвижения крови по сосудам, является работа сердца. Оно представляет собой полый мышечный орган, разделенный продольной перегородкой на правую и левую половины. Каждая из них состоит из предсердия и желудочка, отделенных фиброзными перегородками. Односторонний ток крови из предсердий в желудочки и оттуда в аорту и легочные артерии обеспечивается соответствующими клапанами, открытие и закрытие которых зависит от градиента давлений по обе их стороны.

Толщина стенок различных отделов сердца неодинакова и определяется их функциональной ролью. У левого желудочка она составляет 10 – 15 мм, у правого – 5 – 8 мм и у предсердий – 2 – 3 мм. Масса сердца равна 250 – 300 г, а объем желудочков – 250 – 300 мл. Сердце снабжается кровью через коронарные (венечные) артерии, начинающиеся у места выхода аорты. Кровь через них поступает только во время расслабления миокарда, количество которой в покое составляет 200 – 300 мл/мин, а при напряженной физической работе может достигать 1 000 мл/мин.

Функции сердца – резервуарная и нагнетательная. В период диастолы в нем накапливается очередная порция крови, а во время систолы часть этой крови выбрасывается в большой или малый круги кровообращения.

К **основным свойствам** сердечной мышцы, обеспечивающим ее непрерывную ритмическую деятельность, относятся **автоматия, возбудимость, рефрактерность, проводимость и сократимость**.

Автоматией сердца называется его способность к ритмическому сокращению без внешних раздражений под влиянием импульсов, возникающих в самом органе.

Специфическая мускулатура образует в сердце **проводящую систему**. Возбуждение в сердце возникает в месте впадения полых вен в правое предсердие, где находится так называемый синусно-предсердный (синоатриальный) узел – **главный водитель ритма сердца**. Далее возбуждение по предсердиям распространяется до предсердно-желудочкового (атриовентрикулярного) узла, расположенного в стенке правого предсердия, затем по пучку Гисса, его ножкам и волокнам Пуркинье оно проводится к мускулатуре желудочков (рис. 39).

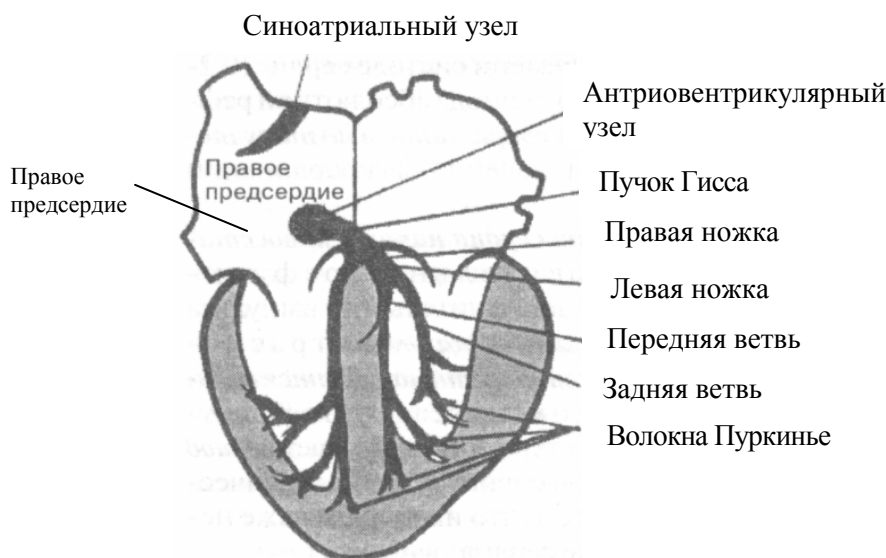


Рис. 39. Схема расположения водителя ритма и проводящей системы на фронтальном разрезе сердца

Автоматия обусловлена изменением мембранных потенциалов в водителе ритма, что связано со сдвигом концентрации ионов калия и натрия по обе стороны клеточных мембран. На характер проявления автоматии влияет содержание солей кальция в миокарде, рН внутренней среды и ее температура, некоторые гормоны (адреналин, норадреналин и ацетилхолин).

Возбудимость сердца проявляется в возникновении возбуждения при действии на него различных (электрических, химических, термических и других) раздражителей. В основе процесса возбуждения лежит появление потенциала действия в первоначально возбужденном участке, при этом сила раздражителя должна быть не менее пороговой.

В потенциале действия сердечной мышцы различают следующие фазы (рис. 40):

1. быструю начальную деполяризацию – фаза 0/1;
2. медленную реполяризацию, так называемое плато, – фаза 2;
3. быструю реполяризацию – фаза 3;

4. фазу покоя, или медленной диастолической деполяризации, – фаза 4.

В клетках водителя ритма сердца наблюдается спонтанная (непроизвольная) диастолическая деполяризация (фаза 4), при достижении критического уровня которой (около -50 мВ) возникает новый потенциал действия.

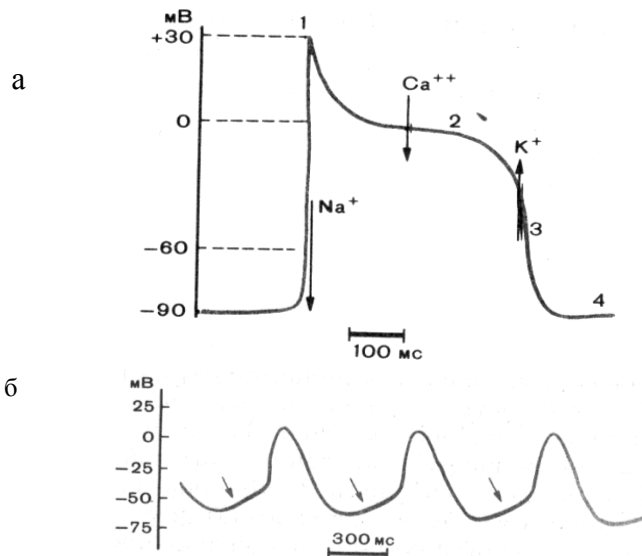


Рис. 40. Потенциал действия одиночной клетки миокарда: а – ПД желудочка (стрелками показаны преобладающие потоки ионов Na, Ca, K, ответственные за различные фазы (1 – 4) ПД); б – авторитмическая активность синоатриального узла (стрелками показана медленная диастолическая деполяризация)

Сердце реагирует на раздражитель по закону «Все или ничего», т.е. или не отвечает на раздражение, или отвечает сокращением максимальной силы. Однако этот закон 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.

Рефрактерность. Возбудимость миокарда непостоянна. В начальном периоде возбуждения сердечная мышца невосприимчива (рефрактерна) к повторным раздражениям, что составляет **фазу абсолютной рефрактерности**, равную по времени систоле сердца (0,2 – 0,3 с). Вследствие достаточно длительного периода абсолютной рефрактерности **сердечная мышца не может сокращаться по типу тетануса**, что имеет важное значение для координации работы предсердий и желудочков.

С началом расслабления возбудимость сердца начинает восстанавливаться и наступает **фаза относительной рефрактерности**. Поступление в этот момент дополнительного импульса способно вызвать внеочередное сокращение сердца – **экстрасистолу**. При этом период, следующий за экс-

трасистолой, длится больше времени, чем обычно, и называется **компенсаторной паузой**. После фазы относительной рефрактерности наступает **период повышенной возбудимости**. По времени он совпадает с диастолой и характеризуется тем, что импульсы даже небольшой силы могут вызвать сокращение сердца.

Проводимость сердца обеспечивает распространение возбуждения от клеток водителей ритма по всему миокарду (см. рис. 39). Потенциал действия, возникающий в одной мышечной клетке, является раздражителем для других. Проводимость в разных участках сердца неодинакова и зависит от структурных особенностей миокарда и проводящей системы, толщины миокарда, а также от температуры, уровня гликогена, кислорода и микроэлементов в сердечной мышце.

Сократимость сердечной мышцы обуславливает увеличение напряжения или укорочение ее мышечных волокон при возбуждении. Возбуждение и сокращение являются функциями разных структурных элементов мышечного волокна. Возбуждение – это функция поверхностной клеточной мембраны, а сокращение – функция миофибрилл. Связь между возбуждением и сокращением, сопряжение их деятельности достигается при участии особого образования внутримышечного волокна – саркоплазматического ретикулума.

Сила сокращения сердца прямо пропорциональна длине его мышечных волокон, т.е. степени их растяжения при изменении величины потока венозной крови. Иными словами, **чем сильнее сердце растянуто во время диастолы, тем оно сильнее сокращается во время систолы**. Эта особенность сердечной мышцы, *установленная О. Франком и Е. Старлингом*, получила название **закона сердца Франка – Старлинга**.

Поставщиками энергии для сокращения сердца служат АТФ и КрФ, восстановление которых осуществляется окислительным и гликолитическим фосфорилированием. При этом предпочтительными являются аэробные реакции.

2. Электрокардиограмма

В процессе возбуждения и сокращения миокарда в нем возникают биотоки и сердце становится электрогенератором. Ткани тела, обладая высокой электропроводностью, позволяют регистрировать усиленные электрические потенциалы с различных участков его поверхности. **Запись биотоков сердца**

называется электрокардиографией, а ее кривые – электрокардиограммой (ЭКГ), которая впервые была записана в 1902 г. В. Эйнтховеном.

Для регистрации ЭКГ у человека применяют **3 стандартных** (двух-полюсных) **отведения**, при этом электроды накладывают на поверхность конечностей: I – правая рука – левая рука, II – правая рука - левая нога, III – левая рука – левая нога. Помимо стандартных применяют однополюсные грудные отведения ($V_1 - V_6$) и усиленные отведения от конечностей (aVL, aVR и aVF).

При анализе ЭКГ определяют величину зубцов в милливольтгах и длину интервалов между ними в долях секунды. В каждом сердечном цикле различают зубцы P, Q, R, S, T (рис. 41). Зубец P отражает возбуждение предсердий, интервал P-Q – время проведения возбуждения от предсердия к желудочкам (0,12 – 0,20 с). Комплекс зубцов QRS (0,06 – 0,09 с) характеризует возбуждение желудочков, а интервал S-T и зубец T – процессы восстановления в желудочках, т.е. их реполяризацию. Интервал Q-T (0,36 – 0,40 с), называемый электрической систолой, отражает распространение электрических процессов в миокарде, т.е. его возбуждение. Время возбуждения миокарда зависит от продолжительности сердечного цикла, которую удобнее всего определять по интервалу R-R.

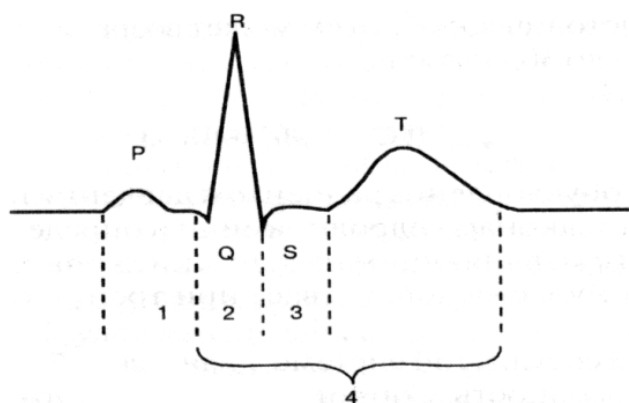


Рис. 41. Схема ЭКГ здорового человека:
1 – интервал PQ; 2 – интервал QRS; 3 – интервал ST;
4 – интервал QT (электрическая систола сердца)

По показателям ЭКГ можно судить об автоматии, возбудимости, сократимости и проводимости сердечной мышцы. **Особенности автоматии** сердца проявляются в изменениях частоты и ритма зубцов ЭКГ, **характер возбудимости и сократимости** – в динамике ритма и высоте зубцов, а **особенности проводимости** – в продолжительности интервалов.

Ритм работы сердца зависит от возраста, пола, массы тела, тренированности. У молодых здоровых людей частота сердечных сокращений

(ЧСС) составляет 60 – 80 ударов в минуту. ЧСС менее 60 уд./ мин называется брадикардией, а более 90 – тахикардией. У здоровых людей может наблюдаться синусовая аритмия, при которой разница в продолжительности сердечных циклов в покое составляет 0,2 – 0,3 с и более. Иногда аритмия связана с фазами дыхания (дыхательная аритмия), она обусловлена преобладающими влияниями блуждающего или симпатического нервов. В этих случаях сердцебиения учащаются при вдохе и становятся реже при выдохе.

Безостановочное движение крови по сосудам обусловлено ритмическими сокращениями сердца, которые чередуются с его расслаблением. Сокращение сердечной мышцы называется **систолой**, а ее расслабление – **диастолой**. Период, включающий систолу и диастолу, составляет **сердечный цикл**. Он состоит из трех фаз: систолы предсердий, систолы желудочков и общей диастолы сердца. Длительность сердечного цикла зависит от ЧСС. При сердечном ритме 75 уд./ мин она составляет 0,8 с, при этом систола предсердия равна 0,1 с, систола желудочков – 0,33 с и общая диастола сердца – 0,37 с.

Левый и правый желудочки при каждом сокращении сердца человека изгоняют соответственно в аорту и легочные артерии примерно 60 – 80 мл крови; этот объем называется **систолическим, или ударным объемом крови (УОК)**. Умножив УОК на ЧСС, можно вычислить **минутный объем крови (МОК)**, составляющий, в среднем, 4,5 – 5 л. *Важным показателем является сердечный индекс – отношение МОК к площади поверхности тела; эта величина у взрослых людей в среднем равна 2,5 – 3,5 л/мин · м². При мышечной деятельности систолический объем может возрастать до 100 – 150 мл и более, а МОК – до 30 – 35 л.*

Лекция 28

ДВИЖЕНИЕ КРОВИ ПО СОСУДАМ (ГЕМОДИНАМИКА)

1. Движение крови по сосудам.
2. Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы.

1. Движение крови по сосудам

Движение крови по сосудам обусловлено градиентом давления в артериях и венах. Оно подчинено законам гидродинамики и определяется

двумя силами: **давлением**, влияющим на движение крови, и **сопротивлением**, которое она испытывает при трении о стенки сосудов.

Силой, создающей давление в сосудистой системе, является работа сердца, его сократительная способность. Сопротивление кровотоку зависит прежде всего от диаметра сосудов, их длины и тонуса, а также от объема циркулирующей крови и ее вязкости. При уменьшении диаметра сосуда в два раза сопротивление в нем возрастает в 16 раз. Сопротивление кровотоку в артериолах в 10^6 раз превышает сопротивление ему в аорте.

Различают объемную и линейную скорости движения крови.

Объемной скоростью кровотока называют количество крови, которое протекает за 1 минуту через всю кровеносную систему. Согласно законам гидродинамики количество жидкости Q , протекающее через любую трубу, прямо пропорционально разности давлений в начале (P_1) и в конце (P_2) трубы и обратно пропорционально сопротивлению (R) току жидкости

$$Q = \frac{P_1 - P_2}{R}.$$

Если применить это уравнение к сосудистой системе человека, то следует учитывать, что давление в конце данной системы, т.е. в месте впадения полых вен в сердце, близко к нулю. В этом случае уравнение можно записать так

$$Q = \frac{P}{R}.$$

Величина объемной скорости кровотока соответствует МОК и измеряется в миллилитрах в 1 мин. Как общая, так и местная объемные скорости кровотока непостоянны и существенно меняются при физических нагрузках (табл. 4).

Таблица 4

Общая и местная объемная скорость кровотока у человека
(по Вейду и Бишопу)

Показатели	Объемная скорость кровотока (мл /мин)			
	Состояние покоя	Физическая работа		
		Легкая	Средняя	Тяжелая
Общая объемная скорость кровотока	5 800	9 500	17 500	25 000
Скелетные мышцы	1 200	4 500	12 500	22 500
Мозг	750	750	750	750
Сердце	250	350	750	1 000
Органы брюшной полости	1 400	1 100	600	300
Почки	1 100	900	600	250
Кожа	700	1 500	1 900	600
Другие органы	600	400	400	100

Линейной скоростью кровотока называют скорость движения частиц крови вдоль сосудов. Эта величина (V), измеренная в сантиметрах в 1 с, прямо пропорциональна объемной скорости кровотока (Q) и обратно пропорциональна площади сечения кровеносного русла (πr^2),

$$V = \frac{Q}{\pi r^2}.$$

Линейная скорость, вычисленная по этой формуле, есть средняя скорость. В действительности линейная скорость неодинакова: она больше в центре сосуда и меньше около его стенок, выше в аорте и крупных артериях и ниже в венах. Самая низкая скорость кровотока в капиллярах, общая площадь сечения которых в 600 – 800 раз больше площади сечения аорты. О средней линейной скорости кровотока можно судить по времени полного кругооборота крови. В состоянии покоя оно составляет 21 – 23 с, при тяжелой работе снижается до 8 – 10 с.

При каждом сокращении сердца кровь выбрасывается в артерии под большим давлением. Вследствие сопротивления кровеносных сосудов ее передвижению в них создается давление, которое называют **кровяным давлением**. Величина его неодинакова в разных отделах сосудистого русла. Наибольшее давление в аорте и крупных артериях. В мелких артериях, артериолах, капиллярах и венах оно постепенно снижается; **в полых венах давление крови меньше атмосферного**.

На протяжении сердечного цикла давление в артериях неодинаково: оно выше в момент систолы и ниже при диастоле. Наибольшее давление называют **систолическим** (максимальным), наименьшее – **диастолическим** (минимальным). Колебания кровяного давления при систоле и диастоле сердца происходят лишь в аорте и артериях; в артериолах и венах давление крови постоянно на всем протяжении сердечного цикла. Среднее артериальное давление представляет собой ту величину давления, которое могло бы обеспечить течение крови в артериях без колебаний давления при систоле и диастоле. Это давление выражает энергию непрерывного течения крови, показатели которого близки к уровню диастолического давления (рис. 42).

Величина артериального давления зависит от сократительной силы миокарда, величины МОК, длины, емкости и тонуса сосудов, вязкости крови. *Уровень систолического давления зависит, в первую очередь, от силы сокращения миокарда. Отток крови из артерий связан с сопротивлением в периферических сосудах, их тонусом, что в существенной мере определяет уровень диастолического давления.* Таким образом, **давление**

в артериях будет тем выше, чем сильнее сокращения сердца и чем больше периферическое сопротивление (тонус сосудов).

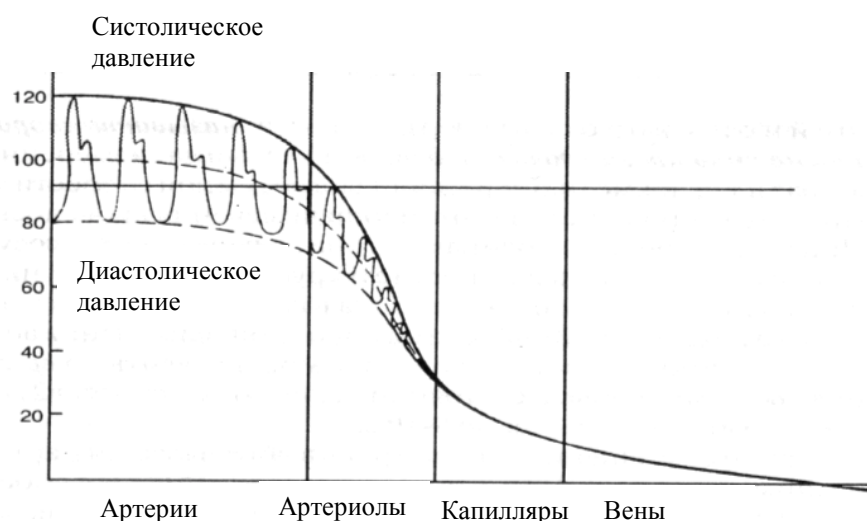


Рис. 42. Изменение кровяного давления в разных частях сосудистого русла

Артериальное давление у человека может быть измерено прямым и косвенным способами. В первом случае в артерию вводится полая игла, соединенная с манометром. Это наиболее точный способ, однако, он мало пригоден для практических целей. Второй, так называемый манжеточный способ, был предложен Рива-Роччи в 1896 г. и основан на определении величины давления, необходимой для полного сжатия артерии манжетой и прекращения в ней тока крови. Этим методом можно определить лишь величину систолического давления. Для определения систолического и диастолического давления применяется звуковой способ, предложенный Н. С. Коротковым в 1905 г. При этом способе также используется манжета и манометр, но о величине давления судят не по пульсу, а по возникновению и исчезновению звуков, выслушиваемых на артерии ниже места наложения манжеты (звуки возникают лишь тогда, когда кровь течет по сжатой артерии). *В последние годы для измерения артериального давления у человека на расстоянии используются радиотелеметрические приборы.*

В состоянии покоя у взрослых здоровых людей систолическое давление в плечевой артерии составляет 110 – 120 мм рт. ст., диастолическое – 60 – 80 мм рт. ст. По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ) артериальное давление до 140/90 мм рт. ст. является нормой, выше этих величин – гипертоническим, а ниже 100/60 мм рт. ст. – гипотоническим. Разница между систолическим и диастолическим давлениями называется **пульсовым давлением** (или *пульсовой амплитудой*); Оно в среднем

равно 40 – 50 мм рт. ст. У людей пожилого возраста кровяное давление выше, чем у молодых; у детей оно ниже, чем у взрослых.

В капиллярах происходит обмен веществ между кровью и тканями, поэтому количество капилляров в организме человека очень велико. Оно больше там, где интенсивнее метаболизм. Например, на единицу площади сердечной мышцы капилляров приходится в два раза больше, чем скелетной. Кровяное давление в разных капиллярах колеблется от 8 до 40 мм рт. ст.; скорость кровотока в них небольшая – 0,3 – 0,5 мм/с.

В начале венозной системы давление крови равно 20 – 30 мм рт. ст., венах конечностей – 5 – 10 мм рт. ст. и в полых венах оно колеблется около 0. Стенки вен тоньше, и их растяжимость в 100 – 200 раз больше, чем у артерий. Поэтому емкость венозного сосудистого русла может возрасти в 5 – 6 раз даже при незначительном повышении давления в крупных венах. В этой связи вены называют емкостными сосудами в отличие от артерий, которые оказывают большое сопротивление току крови и называются резистивными сосудами (сосудами сопротивления).

Линейная скорость кровотока даже в крупных венах меньше, чем в артериях. Например, в полых венах скорость движения крови почти в два раза ниже, чем в аорте. Участие дыхательных мышц в венозном кровообращении образно называется **дыхательным насосом**, скелетных мышц – **мышечным насосом**. При динамической работе мышц движению крови в венах способствуют оба этих фактора. При статических усилиях приток крови к сердцу снижается, что приводит к уменьшению сердечного выброса, падению артериального давления и ухудшению кровоснабжения головного мозга.

В легких имеется двойное кровоснабжение. Газообмен обеспечивается сосудами малого круга кровообращения, т.е. легочными артериями, капиллярами и венами. Питание легочной ткани осуществляется группой артерий большого круга – бронхиальными артериями, отходящими от аорты. Легочное русло, пропускающее за одну минуту то же количество крови, что и большой круг, имеет меньшую протяженность. Крупные легочные артерии более растяжимы, чем артерии большого круга. Поэтому они могут вмещать относительно больше крови без существенных изменений кровяного давления. Емкость легочных сосудов непостоянна: при вдохе она увеличивается, при выдохе – уменьшается. Легочные сосуды могут вмещать от 10 до 25 % всего объема крови.

Сопротивление току крови в сосудах малого круга кровообращения примерно в 10 раз меньше, чем в сосудах большого круга. Это в значительной мере обусловлено широким диаметром легочных артериол. В связи с

пониженным сопротивлением правый желудочек сердца работает с небольшой нагрузкой и развивает давление в несколько раз меньшее, чем левый. Систолическое давление в легочной артерии составляет 25 – 30 мм рт. ст., диастолическое – 5 – 10 мм рт. ст.

Капиллярная сеть малого круга кровообращения имеет поверхность около 140 м². Одновременно в легочных капиллярах находится от 60 до 90 мл крови. За одну минуту через все капилляры легких проходит 3,5 – 5 л крови, а при физической работе – до 30 – 35 л. Эритроциты проходят через легкие за 3 – 5 с, находясь в легочных капиллярах (где происходит газообмен) в течение 0,7 с, при физической работе – 0,3 с. Большое количество сосудов в легких приводит к тому, что кровоток здесь в 100 раз выше, чем в других тканях организма.

Кровоснабжение сердца осуществляется коронарными (венечными) сосудами. В отличие от других органов в сосудах сердца кровоток происходит преимущественно во время диастолы. В период систолы желудочков сокращение миокарда настолько сдавливает расположенные в нем артерии, что кровоток в них резко снижается.

В покое через коронарные сосуды протекает 200 – 250 мл/ мин. крови, что составляет около 5 % МОК. Во время физической работы коронарный кровоток может возрасти до 3 – 4 л/ мин. Кровоснабжение миокарда в 10 – 15 раз интенсивнее, чем тканей других органов. Через левую венечную артерию осуществляется 85 % коронарного кровотока, через правую – 15 %.

2. Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы

Работа сердца усиливается при увеличении венозного притока крови. Мышца сердца при этом сильнее растягивается во время диастолы, что способствует более мощному последующему ее сокращению. Однако эта зависимость проявляется не всегда. При очень большом притоке крови сердце не успевает полностью освободить свои полости, сокращения его не только не усиливаются, но даже ослабевают.

Главную роль в регуляции деятельности сердца играют нервные и гуморальные влияния. Сердце сокращается благодаря импульсам, поступающим от главного водителя ритма, деятельность которого контролируется центральной нервной системой.

Нервная регуляция деятельности сердца осуществляется афферентными ветвями блуждающего (парасимпатический отдел ВНС) и симпатического нервов. Исследование нервной регуляции деятельности серд-

ца началось с открытия в Петербурге в 1845 г. братьями Вебер **тормозящего влияния блуждающего нерва**, а в 1867 г. там же братья Цион обнаружили **ускоряющее влияние симпатического нерва**. И. П. Павлов в 1887 г. обнаружил симпатические нервные волокна, усиливающие сердечные сокращения без заметного учащения ритма. По его мнению **усиливающие нервные волокна являются трофическими**, т.е. действуют на сердце путем повышения обмена веществ в миокарде.

На основе анализа всех влияний блуждающего и симпатического нервов на сердце создана современная классификация их эффектов. **Хронотропный эффект** характеризует изменение частоты сердечных сокращений, **батмотропный** – изменение возбудимости, **дромотропный** – изменение проводимости и **инотропный** – изменение сократимости. **Все эти процессы блуждающие нервы замедляют и ослабляют, а симпатические – ускоряют и усиливают.**

Центры блуждающих нервов находятся в продолговатом мозге. Вторые их нейроны расположены непосредственно в нервных узлах сердца. Отростки этих нейронов иннервируют синусно-предсердный (синоатриальный) и предсердно-желудочковый (атриовентрикулярный) узлы и мышцы предсердий; **миокард желудочков блуждающими нервами не иннервируется.**

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

Центры блуждающих нервов 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**. Т.е. при нормальных условиях кровообращения по блуждающим нервам к сердцу поступают тормозящие влияния. Тонус центров симпатических нервов выражен слабее. Возбуждение в этих центрах усиливается при эмоциях и мышечной деятельности, что ведет к учащению и усилению сердечных сокращений.

В рефлекторной регуляции работы 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 (в дуге аорты, области разветвления сонных артерий и др.). Такие же рецепторы имеются и 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 $p\text{CO}_2$ или снижения $p\text{O}_2$.

На деятельность сердечно-сосудистой системы влияют импульсы от рецепторов легких, кишечника, раздражение тепловых и болевых рецепторов, эмоциональные и условнорефлекторные воздействия. В частности, при повышении температуры тела на $1\text{ }^\circ\text{C}$ частота сердцебиений возрастает на 10 ударов в мин.

Гуморальная регуляция деятельности сердца осуществляется путем воздействия на него химических веществ, находящихся в крови.

Гуморальные влияния на сердце могут оказываться гормонами, продуктами распада углеводов и белков, изменениями pH, ионов калия и кальция. Адреналин, норадреналин и тироксин усиливают работу сердца, ацетилхолин – ослабляет. Снижение pH, увеличение уровня мочевины и молочной кислоты повышают сердечную деятельность. При избытке ионов калия урежается ритм и уменьшается сила сокращений сердца, его возбудимость и проводимость. Высокая концентрация калия приводит к расслаблению миокарда и остановке сердца в диастоле. Ионы кальция учащают ритм и усиливают сердечные сокращения, повышают возбудимость и проводимость миокарда; при избытке кальция сердце останавливается в систоле.

Функциональное состояние сосудистой системы, как и сердца, регулируется нервными и гуморальными влияниями. Нервы, регулирующие тонус сосудов, называются сосудодвигательными и состоят из сосудосуживающих и сосудорасширяющих. Симпатические нервные волокна, оказывают суживающее действие на сосуды кожи, органов брюшной полости, почек, легких и мозговых оболочек, но расширяют сосуды сердца. Сосудорасширяющие влияния оказываются парасимпатическими волокнами.

Определенные взаимоотношения сосудосуживающих и сосудорасширяющих нервов поддерживаются сосудодвигательным центром, расположенным в продолговатом мозге и открытым в 1871 г. В. Ф. Овсянниковым. Сосудодвигательный центр состоит из сосудосуживающего (прессорного) и сосудорасширяющего (депрессорного) 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. Низшая регуляция тонуса сосудов осуществляется и рефлекторным путем. На основе безусловных рефлексов (оборонительных, пищевых, половых) вырабатываются сосудистые условные реакции на слова, вид объектов, эмоции и др.

Основными естественными рецептивными полями, где возникают рефлексы на сосуды, являются кожа, слизистые оболочки (экстероцептивные зоны) и сердечно-сосудистая система (интероцептивные зоны).

Гуморальная регуляция тонуса сосудов осуществляется как сосудосуживающими, так и сосудорасширяющими веществами. К первой группе относят гормоны мозгового слоя надпочечников – адреналин и норадреналин, а также задней доли гипофиза – вазопрессин. К числу гуморальных сосудосуживающих факторов относят 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 – гипертензиноген, превращая его в активный гипертензин (ангиотонин).

В настоящее время во многих тканях тела обнаружено значительное количество сосудорасширяющих веществ. Таким эффектом обладает медуллин, вырабатываемый мозговым слоем почек, и простагландины, 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.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Что включает система крови?
2. Что называют периферической кровью?
3. Назовите состав крови.
4. Что называют гематокритом? Почему у мужчин гематокрит выше, чем у женщин?

5. Чему равна вязкость крови?
6. Перечислите функции крови.
7. В каких органах осуществляется образование форменных элементов крови (гемопоз)?
8. Что является основной физиологической функцией эритроцитов; лейкоцитов; тромбоцитов?
9. Почему кровь красного цвета?
10. Какие виды лейкоцитов Вы знаете?
11. Охарактеризуйте агранулоциты; гранулоциты.
12. Сколько эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов содержится в крови человека в норме?
13. Как называются соединения гемоглобина с кислородом; углекислым газом; угарным газом?
14. Что представляет собой плазма крови?
15. Какой раствор называется изотоническим?
16. Что произойдет с эритроцитами, если их поместить в гипотонический раствор; в гипертонический раствор?
17. Каким образом поддерживается относительное постоянство рН крови?
18. Перечислите буферные системы крови.
19. Назовите фазы свертывания крови.
20. Людей с какой группой крови называют универсальными донорами; универсальными реципиентами?
21. В каких случаях при переливании крови может наблюдаться агглютинация эритроцитов?
22. Какие группы крови системы АВ0 Вы знаете? Охарактеризуйте их.
23. Что такое резус-фактор?
24. Дайте определение процесса кровообращения.
25. Назовите функции сердца.
26. Назовите основные физиологические свойства сердечной мышцы.
27. Что понимают под автоматией сердца?
28. Что называют главным водителем ритма сердца?
29. Сформулируйте закон сердца Франка – Старлинга.
30. Запись биотоков сердца называется
31. От каких факторов зависит ритм работы сердца?
32. Что называется брадикардией; тахикардией?
33. Назовите фазы сердечного цикла. Какова их длительность?
34. Чему равен систолический (ударный) объем крови; минутный объем крови (МОК); Как определить МОК?
35. Что является основной причиной движения крови по сосудам?
36. Что называют объемной скоростью кровотока и чему она соответствует?
37. Что называют линейной скоростью кровотока?
38. От каких факторов зависит величина артериального давления?
39. Какие существуют способы измерения артериального давления?
40. Какое давление называют систолическим; диастолическим; пульсовым?
41. Какое артериальное давление является нормотоническим; гипертоническим; гипотоническим?
42. Чему равно давление крови в венозной системе?
43. Как осуществляется регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы?

44. Какое влияние на работу сердца оказывают симпатические? блуждающие нервы?
45. Какое влияние на работу сердца оказывают адреналин? норадреналин? тироксин? ионы калия? ионы кальция?
46. Как осуществляется регуляция тонуса сосудов?
47. В каком отделе головного мозга находится сосудодвигательный центр?

Тесты

1. Внутренней средой организма являются:
 - а. кровь и лимфа;
 - б. кровь и тканевая жидкость;
 - в. кровь, тканевая жидкость и лимфа.
2. Депо крови являются:
 - а. селезенка, печень, кожа;
 - б. селезенка, печень, кожа, легкие;
 - в. селезенка, печень, кожа, кишечник.
3. Объем крови от общей массы тела взрослого человека достигает:
 - а. 3 – 4 %;
 - б. 6 – 8 %;
 - в. 9 – 11 %.
4. Соотношение объемов плазмы и клеток крови составляет соответственно (%):
 - а. 30 : 70;
 - б. 50 : 50;
 - в. 55 : 45.
5. Содержание воды в плазме крови составляет:
 - а. 85 %;
 - б. 90 – 91 %;
 - в. 95 %.
6. Содержание неорганических веществ в плазме крови составляет:
 - а. 0,5 %;
 - б. 0,9 %;
 - в. 1,1 %;
7. Физиологический раствор соответствует:
 - а. качественному составу солей плазмы крови;
 - б. концентрации солей плазмы крови;
 - в. а + б.
8. В поддержании постоянной концентрации водородных ионов в плазме крови участвуют:
 - а. минеральные соли и белки плазмы крови;
 - б. только минеральные соли;
 - в. гемоглобин и минеральные соли.

9. Доля белков в плазме крови составляет:
- 7 – 8 %;
 - 10 %;
 - 12 %.
10. К основным белкам плазмы крови принадлежат:
- альбумины и глобулины;
 - альбумины и фибриноген;
 - альбумины, глобулины, фибриноген.
11. Сыворотка крови – это:
- плазма крови без глобулинов;
 - плазма крови без фибриногена;
 - плазма крови без альбуминов.
12. Количество эритроцитов в 1 мм^3 крови женщин и мужчин составляет, соответственно:
- 3 и 6 млн;
 - 4 и 5 млн;
 - 4 и 5 тыс.
13. Эритроциты образуются:
- в печени;
 - в селезенке;
 - в красном костном мозге.
14. Продолжительность жизни эритроцитов составляет (в сутках):
- 30;
 - 80;
 - 100 – 120.
15. Эритроциты разрушаются:
- в печени и селезенке;
 - в красном костном мозге;
 - в легких.
16. Основной функцией эритроцитов является:
- перенос кислорода от легких ко всем тканям тела;
 - перенос кислорода от легких к тканям и углекислоты от тканей тела в легкие;
 - перенос углекислого газа от тканей в легкие.
17. Гемоглобин является:
- простым белком;
 - небелковым веществом;
 - сложным белком.
18. Концентрация гемоглобина в крови составляет (в г/100 мл):
- 5;
 - 14 – 16;
 - 18.

19. В норме количество лейкоцитов (белых кровяных телец) в 1 мм^3 крови составляет:
- 2 – 3 тыс.;
 - 4 – 9 тыс.;
 - свыше 10 тыс.
20. Лейкоциты образуются:
- в селезенке;
 - в печени;
 - в лимфатических узлах, селезенке, красном костном мозге.
21. Наибольшей способностью к фагоцитозу обладают:
- базофилы и лимфоциты;
 - нейтрофилы и моноциты;
 - эозинофилы и лимфоциты.
22. Антитела синтезируются:
- нейтрофилами;
 - базофилами и эозинофилами;
 - лимфоцитами.
23. Лейкоцитарная формула – это:
- химическая формула основных белков цитоплазмы лейкоцита;
 - количественное соотношение между всеми типами лейкоцитов крови человека;
 - количественное соотношение между лейкоцитами зернистой и незернистой групп.
24. Содержание тромбоцитов в 1 мм^3 крови человека составляет:
- 50 тыс.;
 - 100 тыс.;
 - 250 – 400 тыс.
25. Самыми мелкими клетками крови являются:
- эритроциты;
 - лейкоциты;
 - тромбоциты.
26. Сущность свертывания крови заключается:
- в слипании эритроцитов в месте травмы;
 - в переходе растворенного в плазме крови фибриногена в нерастворимый фибрин;
 - в разрушении тромбоцитов в месте травмы.
27. Процесс свертывания крови начинается с высвобождения:
- протромбина;
 - тромбопластина;
 - витамина К.

28. Укажите правильную последовательность в механизме свертывания крови:
1. фибриноген;
 2. фибрин;
 3. тромбопластин;
 4. протромбин;
 5. тромбин.
- а. 3 → 5 → 4 → 2 → 1;
- б. 4 → 3 → 5 → 2 → 1;
- в. 3 → 4 → 5 → 1 → 2.
29. Веществами, способствующими свертыванию крови, являются:
- а. гепарин;
 - б. гирудин;
 - в. витамин К и ионы Ca^{2+} .
30. Тромбоз – это:
- а. снижение содержания тромбоцитов в крови;
 - б. внутрисосудистое свертывание крови;
 - в. повышение содержания тромбоцитов в крови.
31. Кровь I группы можно переливать людям с любой группой крови, потому что ее эритроциты:
- а. не содержат агглютиногены;
 - б. не содержат агглютинины;
 - в. содержат только антиген А.
32. Укажите неправильный ответ.
Лимфа по составу отличается от плазмы крови:
- а. большим содержанием белков;
 - б. меньшей вязкостью;
 - в. отсутствием эритроцитов.
33. Причина неутомляемости сердечной мышцы заключается:
- а. в чередовании ее сокращения и расслабления;
 - б. в возможности парасимпатического отдела вегетативной нервной системы замедлять ритм работы сердца;
 - в. в возможности рефлекторного изменения работы сердца под действием различных раздражителей.
34. Частота сердечного ритма возрастает под влиянием:
- а. возбуждения симпатических нервов и выделения адреналина;
 - б. возбуждения парасимпатических нервов;
 - в. ионов калия.
35. Давление крови в венах составляет:
- а. 100 – 120 мм рт. ст.;
 - б. 50 – 60 мм рт. ст.;
 - в. низкое или отрицательное.

36. Самая высокая скорость тока крови:
- а. в артериях;
 - б. в венах;
 - в. в капиллярах.
37. Сосудодвигательный центр находится:
- а. в среднем мозге;
 - б. в продолговатом мозге;
 - в. в промежуточном мозге.
38. Адреналин:
- а. сужает сосуды головного мозга и сердца;
 - б. расширяет сосуды головного мозга и сердца, сужает периферические сосуды;
 - в. расширяет периферические сосуды.

Модуль 10

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

Лекции 29 – 30

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

1. Внешнее дыхание (вентиляция легких).
2. Обмен газов в легких и их перенос кровью.
3. Обмен газов в тканях.
4. Регуляция дыхания.

1. Внешнее дыхание (вентиляция легких)

Дыхание – это совокупность физиологических процессов, обеспечивающих поступление кислорода в организм, использование его тканями для окислительно-восстановительных реакций и выведение из организма углекислого газа.

Дыхание включает следующие процессы:

1. внешнее (легочное) дыхание, или вентиляция легких, – обмен газов между альвеолами легких и атмосферным воздухом;
2. обмен газов в легких между альвеолярным воздухом и кровью;
3. транспорт газов кровью, т.е. процесс переноса O_2 от легких к тканям и CO_2 от тканей к легким;
4. газообмен в тканях между кровью капилляров и клетками тканей.

У человека внешнее дыхание обеспечивается трахеей, бронхами, бронхиолами и альвеолами, общее количество которых составляет около 700 млн. Площадь альвеол равна $80 - 100 \text{ м}^2$, а объем воздуха в них около 2 – 3 л; объем воздухоносных путей – 150 – 180 мл. В обычных условиях альвеолы не спадаются, т.к. находящаяся на их внутренней поверхности жидкость содержит сурфактанты – вещества, снижающие поверхностное натяжение.

Вентиляция легких (смена воздуха), т.е. газообмен между легкими и окружающей средой, осуществляется в результате периодических изменений объема грудной полости за счет вдоха и выдоха, которые составляют **дыхательный цикл**. При вдохе объем легких увеличивается, **давление** в них становится **ниже атмосферного**, и воздух поступает в дыхательные

пути. Этот процесс носит активный характер и обусловлен сокращением наружных межреберных мышц и опусканием (сокращением) диафрагмы, в результате чего объем легких возрастает на 250 – 300 мл. Во время выдоха объем грудной полости уменьшается, воздух в легких сжимается, **давление** в них становится **выше атмосферного**, и воздух выходит наружу. Выдох в спокойном состоянии осуществляется пассивно за счет тяжести грудной клетки и расслабления диафрагмы. Форсированный выдох происходит вследствие сокращений внутренних межреберных мышц, частично – за счет мышц плечевого пояса и брюшного пресса.

Давление в плевральной полости. Важное значение для осуществления вдоха и выдоха имеет герметически замкнутая плевральная полость (щель), образованная **висцеральным** (покрывает легкое) и **париетальным** (выстилает грудную клетку изнутри) листками плевры и содержащая небольшое количество жидкости. Давление в плевральной полости ниже атмосферного, еще больше оно снижается при вдохе, способствуя поступлению воздуха в легкие. При попадании воздуха или жидкости в плевральную полость легкие спадаются за счет их эластической тяги, дыхание становится невозможным, и развиваются тяжелые осложнения – пневмогидроторакс.

Легочные объемы. Количество воздуха, находящегося в легких после максимального вдоха, составляет **общую емкость легких**, величина которой у взрослого человека равна 4 – 6 л. Таким образом, общей емкостью легких называется максимальное количество воздуха, которое может находиться в легких. В общей емкости легких принято выделять дыхательный объем, резервные объемы вдоха и выдоха и остаточный объем.

Дыхательный объем – это количество воздуха, проходящего через легкие при спокойном вдохе (выдохе) и равное 400 – 500 мл. **Резервный объем вдоха** (1,5 – 3 л) составляет воздух, который можно вдохнуть дополнительно после обычного вдоха. **Резервным объемом выдоха** (1 – 1,5 л) называется объем воздуха, который еще можно выдохнуть после обычного выдоха. Сумма этих трех объемов (дыхательного, резервных объемов вдоха и выдоха) составляет жизненную емкость легких (ЖЕЛ), равную 3,5 – 5 л; у спортсменов она может достигать 6 л и более. **Остаточный объем** (1 – 1,2 л) – это количество воздуха, которое остается в легких после максимального выдоха и выходит только при пневмотораксе. ЖЕЛ + остаточный объем составляют общую емкость легких.

Мертвое пространство. Воздух находится не только в альвеолах, но и в воздухоносных путях (полости рта, носа, глотки, гортани, трахеи и бронхов). Этот воздух (за исключением дыхательных бронхиол) не участ-

вует в газообмене, поэтому просвет воздухоносных путей называют анатомически мертвым (вредным) пространством (120 – 150 мл). Однако, проходя через это пространство, заполняющий его воздух увлажняется, согревается, очищается от пыли и микроорганизмов.

Интенсивность вентиляции легких, обеспечивающей обновление состава альвеолярного газа, зависит от глубины и частоты дыхания. Количественным показателем вентиляции легких служит **минутный объем дыхания** (МОД), определяемый как произведение дыхательного объема на число дыхательных циклов в минуту. В покое человек делает 10 – 16 дыхательных циклов в 1 мин, поэтому МОД составляет 5 – 8 л.

Легочная вентиляция обеспечивается работой дыхательных мышц. При физических нагрузках МОД достигает 150 – 200 л/мин.

Состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха. Из воздуха альвеол O_2 переходит в кровь, а в него поступает CO_2 . Поэтому газовый состав воздуха в процессе вентиляции легких неодинаков (табл. 5).

Таблица 5

Состав воздуха (в %) при спокойном дыхании

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

Альвеолярный воздух является внутренней газовой средой организма. От его состава зависит газовый состав артериальной крови. Выдыхаемый воздух состоит из смеси альвеолярного и воздуха вредного пространства, по составу мало отличающегося от атмосферного. Поэтому выдыхаемый воздух содержит больше O_2 и меньше CO_2 по сравнению с альвеолярным. **Назначение легочной вентиляции состоит в поддержании относительного постоянства уровня парциального давления O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе.**

Парциальное давление – давление компонента идеальной газовой смеси, которое он оказывал бы, если бы один занимал объем всей смеси. Согласно закону Дальтона давление смеси газов, химически не взаимодействующих друг с другом, равно сумме их парциальных давлений. Парциальное давление газа в газовой смеси пропорционально процентному содержанию газа и общему давлению смеси.

При атмосферном давлении 760 мм рт. ст. p_{O_2} в нем равно 159 мм рт. ст. и p_{CO_2} – 0,2 мм рт. ст., а в альвеолярном воздухе – 102 мм рт. ст. и 40 мм рт. ст. соответственно. Характер легочной вентиляции определяется

градиентом парциального давления этих газов в различных отделах дыхательных путей.

2. 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. 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. 6.

Таблица 6

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

Среда	Кислород	Углекислый газ
Альвеолярный воздух	100 – 102	40
Венозная кровь	40	46
Артериальная кровь	96 – 100	39 – 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 pO_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 уравновеситься с альвеолярным pO_2 .

Диффузия CO_2 из венозной крови в альвеолы даже при сравнительно небольшом градиенте pCO_2 (около 6 мм рт. ст.) происходит достаточно легко, т.к. растворимость CO_2 в жидких средах в 20 – 25 раз больше, чем у кислоро-

да. Поэтому после прохождения крови через легочные капилляры $p\text{CO}_2$ 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 $p\text{O}_2$ в крови соответствует определенное процентное насыщение гемоглобина кислородом. Кривую зависимости процентного насыщения гемоглобина кислородом от величины парциального напряжения называют **кривой диссоциации оксигемоглобина** (рис. 43). Анализ хода этой кривой сверху вниз показывает, что с уменьшением $p\text{O}_2$ в крови происходит диссоциация оксигемоглобина, т.е. процентное содержание оксигемоглобина уменьшается, а восстановленного – растет.

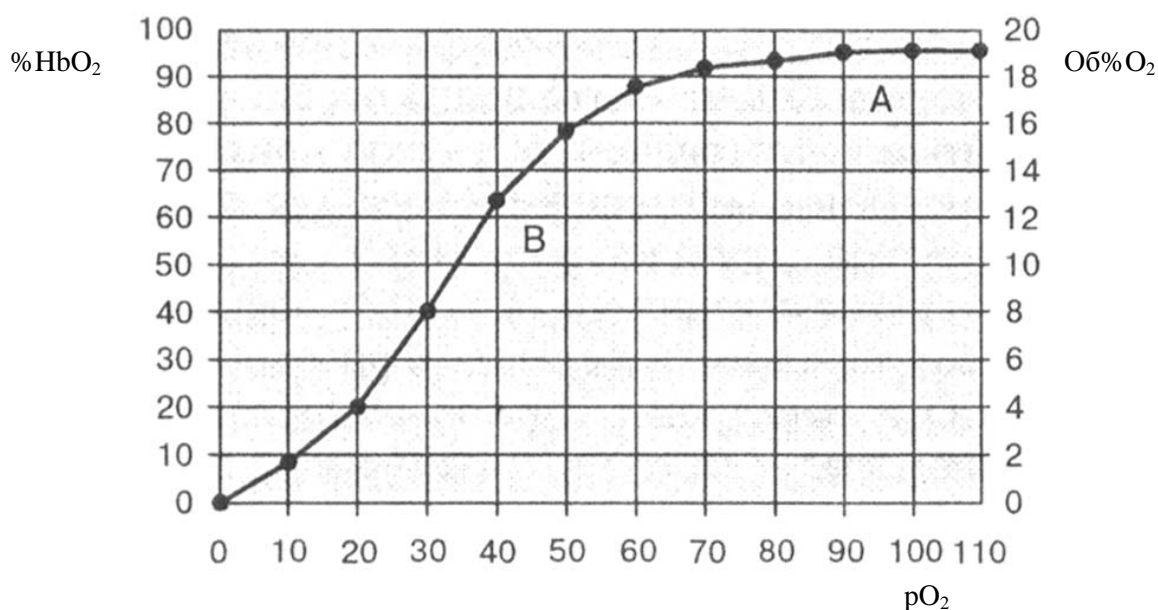


Рис. 43. **Кривая диссоциации оксигемоглобина в крови человека в покое:**
 А – содержание HbO_2 в артериальной крови; В – то же в венозной крови

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.

Транспорт CO_2 . 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 крови находится в виде угольной кислоты (H_2CO_3), солей угольной кислоты ($NaHCO_3$) и в связи с гемоглобином ($HbHCO_3$) – 4,5 об. %.

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 внутренней среды организма.

3. Обмен газов в тканях

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 тканевой (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.

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 отделов 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 хеморецепторов), 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 продолгова-

того мозга и вышележащих отделов ЦНС, обеспечивающих тонкое приспособление дыхания к различным условиям внешней среды. 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.

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

1. **Рецепторы растяжения легких** находятся в гладких мышцах трахеи и бронхов. Адекватным раздражителем этих рецепторов является растяжение стенок воздухоносных путей.
2. **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.
3. **Джи-рецепторы** расположены в стенках альвеол в местах их контакта с капиллярами. Эти рецепторы формируют частое поверхностное дыхание при патологии легких (воспаление, отек, повреждения легочной ткани), а также раздражаются при действии некоторых биологически активных веществ (никотина, гистамина и др.).
4. **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, 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 тканевой (интерстициальной) жидкости мозга (т.е. при повышении концентрации водородных

ионов) 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 в месте деления общей сонной артерии. Эти рецепторы вызывают рефлекторное увеличение легочной вентиляции в ответ на снижение pO_2 в крови (гипоксемия).

Афферентные влияния с 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 значение в регуляции дыхания имеют 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 (уровня АД, величины МОК), температуры внешней среды и других факторов.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Что называют дыханием?
2. Какие процессы включает дыхание?
3. Как происходит вентиляция легких?
4. Какую роль в осуществлении актов вдоха и выдоха играет плевральная полость?
5. Что называют пневмогидротораксом?
6. Из каких объемов состоит общая емкость легких?
7. Чему равна жизненная емкость легких (ЖЕЛ)?
8. Какой легочный объем называют остаточным?
9. Какое значение имеет мертвое (вредное) пространство?
10. Чему равен минутный объем дыхания (МОД) у человека в состоянии покоя? Как его вычислить?
11. Назовите состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха.
12. Почему выдыхаемый воздух содержит больше O_2 и меньше CO_2 по сравнению с альвеолярным?
13. Что называют парциальным давлением?
14. Каким образом осуществляется обмен газов в легких?
15. Что является движущей силой диффузии газов?
16. Что называют кислородной емкостью крови и чему она равна?

17. Что называют артерио-венозной разностью по кислороду?
18. Как определить коэффициент утилизации кислорода?
19. Как осуществляется регуляция процессов дыхания?
20. В каком отделе головного мозга находится дыхательный центр?
21. Какие группы механорецепторов легких принимают участие в регуляции процессов дыхания?
22. Какие хеморецепторы участвуют в поддержании постоянства газового состава внутренней среды организма?
23. Как мышечная работа влияет на процессы дыхания?

Тесты

1. Дыхание – это:
 - а. обмен газами (O_2 и CO_2) между организмом и внешней средой;
 - б. окислительные процессы в клетках, в результате которых выделяется энергия;
 - в. транспорт газов кровью;
 - г. а + б + в.
2. В носовой полости воздух:
 - а. очищается от пыли и микроорганизмов;
 - б. увлажняется;
 - в. согревается;
 - г. а + б + в.
3. Стенки альвеол состоят:
 - а. из однослойного эпителия и тонкой эластичной мембраны;
 - б. из двуслойного эпителия;
 - в. из двуслойного эпителия и эластичной мембраны.
4. Диаметр альвеол составляет (мм):
 - а. 0,02 – 0,03;
 - б. 0,5 – 0,8;
 - в. 0,2 – 0,3.
5. Общая поверхность альвеол легких равна (m^2):
 - а. 10 – 20;
 - б. 80 – 100;
 - в. 150 – 300.
6. Давление в межплевральной полости:
 - а. давление атмосферное;
 - б. ниже атмосферного;
 - в. выше атмосферного.
7. Жизненная емкость легких – это:
 - а. максимальный объем воздуха, выдыхаемый после спокойного вдоха;
 - б. максимальный объем воздуха, выдыхаемый после сильного вдоха;
 - в. объем воздуха, выдыхаемый после спокойного вдоха.

8. Жизненная емкость легких у взрослых женщин и мужчин составляет соответственно (см³):
 - а. 2 000 и 3 000;
 - б. 3 000 и 3 500;
 - в. 5 000 и 6 000.

9. Остаточным называют часть воздуха, остающуюся при выдохе:
 - а. в дыхательных путях;
 - б. только в трахее и главных бронхах;
 - в. только в альвеолах.

10. Дыхательный центр расположен:
 - а. в среднем мозге;
 - б. в продолговатом мозге;
 - в. в спинном мозге.

11. Центральные и периферические хеморецепторы стимулируются концентрацией:
 - а. адреналина;
 - б. ацетилхолина;
 - в. CO₂, содержащегося в крови.

12. Первый вдох новорожденного осуществляется благодаря возбуждению центра вдоха за счет:
 - а. выделения адреналина;
 - б. повышения концентрации CO₂ в крови;
 - в. понижения концентрации CO₂ в крови.

13. Центры защитных дыхательных рефлексов расположены в одном из отделов мозга:
 - а. промежуточном;
 - б. среднем;
 - в. продолговатом.

14. Газообмен в легких объясняется:
 - а. законом диффузии газов;
 - б. избирательной проницаемостью O₂ в направлении кровеносных капилляров;
 - в. избирательной проницаемостью CO₂ в направлении альвеолярного воздуха.

Модуль 11

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Лекции 31 – 32

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

1. Общая характеристика пищеварительных процессов.
2. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта.
3. Всасывание продуктов переваривания пищи.
4. Влияние мышечной работы на процессы пищеварения.

1. Общая характеристика пищеварительных процессов

Любой организм связан с окружающей средой через пищу. Это необходимая или, как говорил И. П. Павлов, существенная связь. Пища – источник жизни.

Пищеварением называется процесс физической и химической переработки пищи, в результате которого становится возможным всасывание питательных веществ из пищеварительного тракта, поступление их в кровь и лимфу и усвоение организмом.

Пищеварение – сложный физико-химический процесс превращения пищи, который осуществляется благодаря **секреторной, моторной и всасывающей функциям** пищеварительного тракта. Кроме того, органы пищеварительной системы выполняют и **эксcretорную функцию**, выводя из организма остатки непереваренной пищи и некоторые продукты обмена веществ.

Физическая обработка пищи состоит в ее размельчении, перемешивании и растворении содержащихся в ней веществ.

Химические изменения пищи происходят под влиянием гидролитических пищеварительных ферментов, вырабатываемых секреторными клетками пищеварительных желез, в результате чего сложные вещества пищи расщепляются на более простые, которые всасываются в кровь или лимфу и могут быть использованы организмом. Компоненты пищи, сохранив энергетическую и пластическую ценность, утрачивают свою видовую специфичность, но становятся доступными для усвоения организмом и включаются в обмен веществ.

Длительный путь со сложной обработкой проходят продукты питания, прежде чем питательные вещества окажутся подготовленными для поступления в кровь. Весь путь пищевые массы совершают у здорового человека за 1 – 2 суток. Половина этого времени приходится на продвижение в толстом кишечнике.

Секреторная функция пищеварительного тракта осуществляется соответствующими клетками, входящими в состав слюнных желез полости рта, желез желудка и кишечника, а также поджелудочной железы и печени. Пищеварительные секреты содержат ферменты и другие вещества, создающие оптимальный рН для действия соответствующих ферментов, активирующие или ингибирующие их, вызывающие денатурацию белков. Выделяют три группы ферментов, принимающих участие в пищеварении:

- протеазы, расщепляющие белки;
- липазы, расщепляющие жиры;
- карбогидразы, расщепляющие углеводы.

Все пищеварительные железы вырабатывают около 6 – 8 литров секрета в сутки, значительная часть которого подвергается обратному всасыванию в кишечнике.

Другой функцией пищеварительного тракта, также направленной на достижение эффективного гидролиза питательных веществ, является **двигательная (или моторная)**. Она обеспечивает равномерное и более полное переваривание пищи, благодаря ее перемешиванию с пищеварительными секретами и передвижению по желудочно-кишечному тракту за счет сокращения гладких мышц стенок желудка и кишечника. Их двигательная активность характеризуется перистальтикой, ритмической сегментацией, маятникообразными движениями и тоническим сокращением.

Еще одна функция пищеварительной системы – всасывание из полости желудка и кишечника продуктов гидролиза питательных веществ и самих секретов, воды, солей, витаминов.

Пищеварительная система играет важную роль в поддержании гомеостаза благодаря ее **эксcretорной функции**. Пищеварительные железы способны выделять в полость желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) многие продукты обмена веществ (мочевину, мочевую кислоту), воду, соли, вещества экзогенного происхождения – различные лекарственные и ядовитые вещества. Существует тесная взаимосвязь выделительной функции органов пищеварения с функциональным состоянием почек.

Процессы пищеварения классифицируются по их локализации. Выделяют **внутриклеточное пищеварение**, роль которого невелика: в орга-

низме человека оно характерно для лейкоцитов и клеток лимфоретикулоцитарной системы; и **внеклеточное**, которое делится на дистантное (полостное) и контактное (пристеночное, мембранное).

Полостное пищеварение характеризуется тем, что выделившиеся ферменты находятся в ЖКТ, здесь они действуют на питательные вещества, гидролизуя их (пищеварение осуществляется на значительной дистанции от места образования ферментов). Так, ферменты слюны действуют в ротовой полости и желудке, ферменты желез желудка – в его полости, ферменты поджелудочной железы – в полости тонкой кишки.

Контактное пищеварение осуществляется ферментами, фиксированными на клеточной мембране. Характерно для тонкого кишечника.

В регуляции обмена веществ всего организма принимают участие гормоны ЖКТ, образуемые огромным количеством расположенных в нем эндокринных желез.

Исследование физиологии пищеварения является прежде всего заслугой И. П. Павлова и его учеников. Ими был разработан новый метод изучения желудочной секреции – оперативным путем выкраивалась часть желудка собаки с сохранением вегетативной иннервации. В этот маленький желудочек вживлялась фистула, дающая возможность получать чистый желудочный сок (без примеси пищи) на любом этапе пищеварения. Это позволило подробно характеризовать функции органов пищеварения и раскрыть сложные механизмы их деятельности. В знак признания заслуг И. П. Павлова по изучению физиологии пищеварения ему 7 октября 1904 г. была присуждена Нобелевская премия. Дальнейшие исследования процессов пищеварения в лаборатории И. П. Павлова раскрыли механизмы деятельности слюнных и поджелудочной желез, печени и желез кишечника. При этом было установлено, что **чем выше расположены железы по ходу пищеварительного тракта, тем большее значение имеют нервные механизмы в регуляции их функций**. Деятельность желез, находящихся в нижних отделах пищеварительного тракта, регулируется преимущественно гуморальным путем.

2. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта

Процессы пищеварения в разных отделах желудочно-кишечного тракта имеют свои особенности. Эти отличия касаются физической и химической переработки пищи, моторной, секреторной, всасывающей и выделительной функций органов пищеварения.

2.1. Пищеварение в полости рта

Переработка принятой пищи начинается в ротовой полости. Здесь происходят ее измельчение, смачивание слюной, анализ вкусовых свойств пищи, начальный гидролиз некоторых пищевых веществ и формирование пищевого комка. Пища в полости рта находится в среднем 15 – 18 сек. Поступившая в рот пища раздражает вкусовые, тактильные и температурные рецепторы слизистой оболочки сосочков языка. Раздражение этих рецепторов вызывает рефлекторные акты секреции слюнных, желудочных и поджелудочной желез, выход желчи в двенадцатиперстную кишку, изменяет моторную активность желудка, а также имеет важное значение в осуществлении актов жевания, глотания, вкусовой оценке пищи. Акт жевания осуществляется рефлекторно (тройничный нерв → центр жевания).

Наряду с измельчением пища во рту подвергается химической обработке благодаря действию гидролитических ферментов слюны. В полость рта открываются протоки слюнных желез. В зависимости от вырабатываемого секрета они бывают трех типов: 1) **слизистые** (вырабатывают слизистую, богатую муцином слюну) – многочисленные железы ротовой полости и языка; 2) **серозные** (вырабатывают жидкую, не содержащую слизи (муцина), слюну, богатую ферментами) – околоушные железы и 3) **смешанные** (вырабатывают смешанную слюну) – подчелюстные и подъязычные. Муцин слюны (гликопротеин) делает пищевой комок скользким, что облегчает глотание пищи и продвижение ее по пищеводу.

Слюна – первый пищеварительный сок, достаточно богатый ферментами, хотя содержание некоторых из них невелико. Фермент слюны амилаза превращает крахмал в дисахариды, а фермент мальтаза – дисахариды в моносахариды. Поэтому при достаточно длительном пережевывании пищи, содержащей крахмал, она приобретает сладкий вкус. В состав слюны входят также кислая и щелочная фосфатазы, небольшое количество протеаз, липаз и нуклеаз. Слюна обладает выраженными бактерицидными свойствами, обусловленными наличием в ней фермента **лизоцима**, растворяющего оболочку бактерий. Общее количество слюны, выделяемое за сутки, может составлять 1–1,5 л.

Сформированный в ротовой полости пищевой комок перемещается к корню языка и далее поступает в глотку. Аfferентная импульсация при раздражении рецепторов зева и мягкого неба передается по волокнам тройничного, языкоглоточного и верхнего гортанного нерва в центр глотания, находящийся в продолговатом мозге. Отсюда эfferентные импульсы

следуют к мышцам гортани и глотки, при последовательном сокращении которых пищевой комок поступает в пищевод и далее в желудок. Жидкая пища проходит пищевод за 1 – 2 сек, твердая – за 8 – 10 сек. С завершением акта глотания начинается желудочное пищеварение.

Регуляция слюноотделения. И.П. Павлов и его ученики провели операцию по наложению фистулы на околоушную слюнную железу собаки (слюна не поступала в рот, а стекала в пробирку). Это позволило изучить, как происходит процесс слюноотделения.

Слюноотделение начинается по типу условных рефлексов – в ответ на вид и запах пищи. Прием пищи возбуждает слюноотделение рефлекторно: рецепторы → афферентные волокна тройничного, языкоглоточного, лицевого, блуждающего нервов → в основной слюноотделительный центр в продолговатом мозге и в спинной мозг (в боковые рога верхних грудных сегментов) и в кору больших полушарий → эфферентные волокна парасимпатической и симпатической нервной системы → слюнные железы. Слюнные железы связаны через нервную систему со всеми органами.

2.2. Пищеварение в желудке

Пищеварительные функции желудка заключаются:

- в депонировании пищи;
- ее механической и химической обработке;
- постепенной эвакуации пищевого содержимого через привратник в двенадцатиперстную кишку.

Химическая обработка пищи осуществляется желудочным соком, которого у человека образуется 2,0 – 2,5 л в сутки. Желудочный сок выделяется многочисленными железами тела желудка, которые состоят:

- из **главных**, секретирующих пищеварительные ферменты;
- из **обкладочных**, секретирующих соляную кислоту;
- из **добавочных**, выделяющих слизь, клеток.

Основными ферментами желудочного сока являются протеазы и липазы. К протеазам относятся несколько пепсинов, а также желатиназа и химозин. Пепсины выделяются в виде неактивных пепсиногенов, которые превращаются в активный пепсин под воздействием соляной кислоты. Пепсины расщепляют белки до полипептидов. Дальнейший распад их до аминокислот происходит в кишечнике. Химозин створаживает молоко. Липаза желудочного сока расщепляет только эмульгированные жиры (молоко) на глицерин и жирные кислоты.

Желудочный сок имеет кислую реакцию (рН при переваривании пищи равен 1,5 – 2,5), что обусловлено содержанием в нем 0,5 % соляной кислоты.

Желудочный сок обладает также антибактериальным действием: HCl убивает бактерии гниения и защищает организм от многих заразных микробов. Так, туберкулезные палочки и холерный вибрион гибнут в кислой среде желудочного сока.

У здоровых людей для нейтрализации 100 мл желудочного сока требуется 40 – 60 мл децинормального раствора щелочи. Этот показатель называется **общей кислотностью** желудочного сока.

Желудочная слизь (муцин) покрывает слизистую желудка, как и всего пищеварительного тракта, по всей поверхности и предохраняет ее как от механических повреждений, так и от самопереваривания, т.к. он обладает выраженной антипептической активностью и способен нейтрализовать соляную кислоту.

Фазы желудочной секреции. Весь процесс желудочной секреции принято делить на три фазы: сложнорефлекторную (мозговую), нейрохимическую (желудочную) и кишечную.

Начальная секреция желудка возбуждается **условнорефлекторно** (видом и запахом пищи, звуками и т.п.). Т.е. пусковые эффекты осуществляются нервными влияниями. К ним присоединяются безусловные рефлексы, возникающие при раздражении рецепторов полости рта и глотки. В первой фазе участвует и гормон гастрин.

На первую фазу секреции наслаивается вторая, которая называется **желудочной**, т.к. вызывается действием пищевого содержимого на слизистую оболочку желудка, а также нейрогуморальным путем (желудочную секрецию стимулируют гормон гастрин, гистамин, а также продукты гидролиза белка, экстрактивные вещества мяса и овощей).

Афферентные влияния из кишечника стимулируют секрецию желудочного сока в **третью фазу (кишечную)**. Здесь имеют место нервные и гуморальные механизмы (влияют продукты гидролиза, всосавшиеся в кровь).

Секреторная деятельность желудка зависит от состава и количества поступающей пищи. *Мясная пища является сильным раздражителем желудочных желез, деятельность которых стимулируется в течение многих часов. При углеводной пище максимальное отделение желудочного сока происходит в сложнорефлекторной фазе, затем секреция снижается.*

Тормозящее воздействие на желудочную секрецию оказывают жир, концентрированные растворы солей, кислот и щелочей.

Переваривание пищи в желудке обычно происходит в течение 4 – 8 ч. Длительность этого процесса зависит от состава пищи, ее объема и консистенции, а также от количества выделившегося желудочного сока. Особенно долго в желудке задерживается жирная пища (8 – 10 ч и более). Жидкости переходят в кишечник сразу же после их поступления в желудок.

2.3. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке

В двенадцатиперстной кишке пищевые массы подвергаются воздействию кишечного сока, желчи и сока поджелудочной железы. Длина двенадцатиперстной кишки невелика, поэтому пища здесь не задерживается, и основные процессы пищеварения происходят в нижележащих отделах кишечника. Кишечный сок, образуемый железами слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, содержит большое количество слизи и ферменты **пептидазы** (карбоксипептидазы, аминопептидазы, дипептидазы), расщепляющие белки. Более слабое действие этот сок оказывает на жиры и крахмал. В нем содержится также фермент **энтерокиназа**, который активизирует трипсиноген поджелудочного сока. Клетки двенадцатиперстной кишки вырабатывают два гормона: **секретин**, который тормозит секрецию соляной кислоты в желудке и усиливает секрецию бикарбонатов поджелудочной железы, и **холецистокинин-панкреозимин**, усиливающий секрецию поджелудочной железы.

Кислое содержимое желудка при переходе в двенадцатиперстную кишку приобретает щелочную реакцию под влиянием желчи, кишечного и поджелудочного сока. У человека рН кишечного содержимого колеблется от 4,0 до 8,0. В гидролизе питательных веществ, осуществляемом в двенадцатиперстной кишке, особенно значима роль сока поджелудочной железы.

Значение **поджелудочной железы** в пищеварении очень велико. Поджелудочная железа вырабатывает пищеварительный сок, который выводится через проток в полость двенадцатиперстной кишки. У человека за сутки выделяется 1,5 – 2,0 л поджелудочного сока, представляющего собой прозрачную жидкость со щелочной реакцией (рН = 7,8 – 8,5). Сок поджелудочной железы богат ферментами, которые расщепляют белки, жиры и углеводы. Амилаза, лактаза, нуклеаза и липаза секретятся поджелудочной железой в активном состоянии и расщепляют соответственно крахмал, молочный сахар, нуклеиновые кислоты и жиры. Протеазы (**трипсин** и **химотрипсин**) образуются клетками железы в недействительном состоя-

нии в виде **трипсиногена и химотрипсиногена**. Трипсиноген в двенадцатиперстной кишке под действием ее фермента **энтерокиназы** превращается в трипсин. В свою очередь, трипсин превращает химотрипсиноген в активный химотрипсин. Под влиянием трипсина и химотрипсина расщепляются белки и высокомолекулярные полипептиды до низкомолекулярных пептидов и свободных аминокислот.

Значительна роль **печени** в пищеварении. Клетки печени непрерывно выделяют желчь, которая является одним из важнейших пищеварительных соков. У человека за сутки образуется около 500 – 1 000 мл желчи. Процесс образования желчи идет непрерывно, а поступление ее в двенадцатиперстную кишку – периодически, в основном, в связи с приемом пищи. Натощак желчь в кишечник не поступает, она направляется в желчный пузырь, где концентрируется и несколько изменяет свой состав.

В состав желчи входят желчные кислоты, желчные пигменты и другие органические и неорганические вещества. Желчные кислоты принимают участие в процессе переваривания жира. Желчный пигмент **билирубин** образуется из гемоглобина в процессе разрушения эритроцитов в печени. Темный цвет желчи обусловлен наличием в ней этого пигмента.

Функции желчи:

1. Желчь повышает активность ферментов поджелудочного и кишечного соков, особенно липазы.
2. Она эмульгирует жиры и растворяет продукты их гидролиза, чем способствует их всасыванию. Жиры эффективно перевариваются только в виде эмульсии, т.е. в состоянии мельчайших капелек, взвешенных в жидкости. Пример эмульсии – молоко.
3. Создавая щелочную реакцию в двенадцатиперстной кишке, желчь препятствует разрушению трипсина пепсином.
4. Она выполняет и регуляторную роль, являясь стимулятором желчеобразования, желчевыделения, моторной и секреторной деятельности тонкого кишечника.
5. Желчь задерживает гнилостные процессы в кишечнике.
6. Желчь способствует всасыванию из кишечника жирорастворимых витаминов, холестерина, аминокислот и солей кальция.

Печень, образуя желчь, выполняет не только секреторную, но и **экскреторную** (выделительную) функцию. Основными органическими экскретами печени являются соли желчных кислот, билирубин, холестерин, жирные кислоты и лецитин, а также кальций, натрий, хлор, бикарбонаты. Попадая с желчью в кишечник, все эти вещества выводятся из организма.

Исключительно важную роль играет **антитоксическая (барьерная) функция** печени.

Долгое время ученые считали, что образование желчи и является главной функцией печени. Но это мнение оказалось ошибочным. Роль печени, как выяснилось, гораздо более значительная. Выключение желчеобразовательной функции не вызывает нарушений деятельности организма, несовместимых с жизнью. Удаление же печени неминуемо ведет к смерти в течение нескольких дней. Дело в том, что печень представляет собой центральную химическую лабораторию организма, участвующую во всех видах обмена, в процессе кроветворения (фибриноген, протромбин) и, главное, в осуществлении защитных функций (в печени происходит обезвреживание ядовитых веществ, которые образуются в результате гниения белков в толстом кишечнике и всасываются в кровь) (рис. 44).



Рис. 44. Функции печени

2.4. Пищеварение в тонком кишечнике

В тонком кишечнике имеется полостное и открытое академиком А. М. Уголевым мембранное (пристеночное) пищеварение.

Пищевые массы (химус) из двенадцатиперстной кишки перемещаются в тонкий кишечник, где продолжается их переваривание пищеварительными соками, выделившимися в двенадцатиперстную кишку (полостное пищеварение). Таким образом, полостное пищеварение в тонком кишечнике осуществляется ферментами, поступившими с пищевым химусом. Полостное пищеварение наиболее эффективно для гидролиза крупномолекулярных веществ.

Вместе с тем, здесь начинает действовать и собственный **кишечный сок**, вырабатываемый железами слизистой оболочки тонкой кишки. В кишечном соке содержится более 20 различных ферментов. Основные среди них – **энтерокиназа**, пептидазы, липаза, амилаза, сахараза, лактаза и др. Эти ферменты участвуют лишь в пристеночном пищеварении, т.к. в полость кишки они не выделяются.

Пристеночное (мембранное) пищеварение происходит на поверхности микроворсинок тонкой кишки. Оно завершает процесс пищеварения путем гидролиза промежуточных продуктов расщепления. Продукты промежуточного гидролиза попадают в зону так называемой щеточной каймы, образованной микроворсинками, где происходит заключительная стадия гидролиза и начинается всасывание. Микроворсинки представляют собой цилиндрические выросты кишечного эпителия высотой 1 – 2 мкм. Количество их огромно – от 50 до 200 млн на 1 мм² поверхности кишки, что увеличивает внутреннюю поверхность тонкого кишечника в 300 – 500 раз. Обширная поверхность микроворсинок улучшает и процессы всасывания. Благодаря этому пищеварению происходит расщепление 80 – 90 % пептидных и гликозидных связей и 55 – 60 % триглицеридов.

Пристеночное пищеварение находится в тесном взаимодействии с полостным, которое подготавливает исходные пищевые субстраты для пристеночного пищеварения, а последнее уменьшает объем обрабатываемого химуса в полостном пищеварении за счет перехода продуктов частичного гидролиза в щеточную кайму. Эти процессы способствуют наиболее полному перевариванию всех компонентов пищи и подготавливают их к всасыванию.

Моторная деятельность тонкого кишечника обеспечивает перемешивание химуса с пищеварительными секретами и продвижение его по кишке благодаря сокращению круговой и продольной мускулатуры. При сокращении продольных волокон гладкой мускулатуры кишечника происходит укорочение участка кишки, при расслаблении – его удлинение. Продолжительность периодов сокращения и расслабления участков кишки при

маятникообразных движениях составляет 4 – 6 с. Такая периодичность обусловлена **автоматией** гладкой мускулатуры кишечника – способностью мышц периодически сокращаться и расслабляться без внешних воздействий. Сокращения круговой мускулатуры кишечника вызывают перистальтические движения, которые способствуют передвижению пищи вперед. По длине кишки одновременно движется несколько перистальтических волн.

Сокращение продольных и круговых мышц регулируется блуждающим и симпатическим нервами. Блуждающий нерв стимулирует моторную функцию кишечника. По симпатическому нерву передаются тормозные сигналы, которые снижают тонус мышц и угнетают механические движения кишечника. На моторную функцию кишечника оказывают влияние и гуморальные факторы: серотонин, холин и энтерокинин стимулируют движение кишечника.

2.5. Пищеварение в толстом кишечнике

Переваривание пищи заканчивается в основном в тонком кишечнике. Железы толстого кишечника выделяют небольшое количество сока, богатого слизью и бедного ферментами. Низкая ферментативная активность сока толстого кишечника обусловлена малым количеством непереваренных веществ в химусе, поступающем из тонкого кишечника. Сокоотделение в этом отделе кишечника регулируется, главным образом, местными влияниями; механическое раздражение усиливает секрецию в 8 – 10 раз.

Большую роль в жизнедеятельности организма и функций пищеварительного тракта играет микрофлора толстого кишечника, где обитают миллиарды различных микроорганизмов (анаэробные и молочнокислые бактерии, кишечная палочка и др.). Нормальная микрофлора толстого кишечника принимает участие в осуществлении нескольких функций:

- защищает организм от вредных микробов;
- участвует в синтезе ряда витаминов (некоторых витаминов группы В, витамина К) и других биологически активных веществ;
- инактивирует и разлагает ферменты (трипсин, амилазу, желатиназу и др.), поступившие из тонкого кишечника;
- сбраживает углеводы и вызывает гниение белков.

Движения толстого кишечника очень медленные, поэтому около половины времени, затрачиваемого на пищеварительный процесс (1 – 2 суток), идет на продвижение остатков пищи в этом отделе кишечника.

В толстом кишечнике интенсивно происходит всасывание воды, вследствие чего образуются каловые массы, состоящие из остатков непереваренной пищи, слизи, желчных пигментов и бактерий. Опорожнение прямой кишки (дефекация) осуществляется рефлекторно.

3. Всасывание продуктов переваривания пищи

Всасыванием называется процесс поступления в кровь и лимфу различных веществ из пищеварительной системы. Кишечный эпителий является важнейшим барьером между внешней средой, роль которой выполняет полость кишечника, и внутренней средой организма (кровью, лимфой), куда поступают питательные вещества.

Всасывание представляет собой сложный процесс и обеспечивается различными механизмами: **фильтрацией**, связанной с разностью гидростатического давления в средах, разделенных полупроницаемой мембраной; **диффузией** веществ по градиенту концентрации; **осмосом**. Кроме того, слизистая оболочка органов пищеварения обладает способностью избирательно всасывать одни вещества и ограничивать всасывание других.

Способностью к всасыванию обладает эпителий слизистых оболочек всего пищеварительного тракта. Например, слизистая полости рта может всасывать в небольшом количестве эфирные масла, на чем основано применение некоторых лекарств. В незначительной степени способна к всасыванию и слизистая оболочка желудка. Вода, алкоголь, моносахариды, минеральные соли могут проходить через слизистую желудка в обоих направлениях.

Наиболее интенсивно процесс всасывания осуществляется в тонком кишечнике, особенно в тощей и подвздошной кишке, что определяется их большой поверхностью, во много раз превышающей поверхность тела человека. Поверхность кишечника увеличивается наличием ворсинок, внутри которых находятся гладкие мышечные волокна и хорошо развитая кровеносная и лимфатическая сеть. Интенсивность всасывания в тонком кишечнике составляет около 2 – 3 л/ч.

Углеводы всасываются в кровь в основном в виде глюкозы, хотя могут всасываться и другие гексозы (галактоза, фруктоза). Всасывание происходит преимущественно в двенадцатиперстной кишке и верхней части тощей кишки, но частично может осуществляться в желудке и толстом кишечнике.

Белки всасываются в кровь в виде аминокислот и в небольшом количестве в виде полипептидов через слизистые оболочки двенадцати-

перстной и тощей кишок. Некоторые аминокислоты могут всасываться в желудке и толстом кишечнике.

Жиры всасываются большей частью в лимфу в виде жирных кислот и глицерина только в верхней части тонкого кишечника. Жирные кислоты нерастворимы в воде, поэтому их всасывание, а также всасывание холестерина и других липоидов происходит лишь при наличии желчи.

Вода и некоторые электролиты проходят через мембраны слизистой оболочки пищеварительного канала в обоих направлениях. Вода проходит путем диффузии, и в ее всасывании большую роль играют гормональные факторы. Наиболее интенсивное всасывание происходит в толстом кишечнике. Растворенные в воде соли натрия, калия и кальция всасываются преимущественно в тонком кишечнике по механизму активного транспорта, против градиента концентрации.

4. Влияние мышечной работы на процессы пищеварения

Мышечная деятельность, повышая обмен веществ и энергии, увеличивает потребность организма в питательных веществах и тем самым стимулирует желудочную и кишечную секрецию, 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 работы 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 ч 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.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Дайте определение процесса пищеварения.
2. Назовите функции пищеварительного аппарата.
3. В чем заключается секреторная функция пищеварительного тракта; моторная; всасывающая; экскреторная?
4. Какова роль И. П. Павлова и его учеников в исследовании физиологии пищеварения?
5. Назовите 3 группы слюнных желез. Какую слюну они выделяют?
6. Какие ферменты входят в состав слюны?
7. Как происходит регуляция слюноотделения?
8. В чем заключаются пищеварительные функции желудка?
9. Назовите основные ферменты желудочного сока.
10. Какую роль играет в желудочном пищеварении соляная кислота?
11. Охарактеризуйте фазы желудочной секреции.
12. Какие факторы влияют на секреторную деятельность желудка?
13. Какие ферменты содержит кишечный сок, образуемый железами слизистой 12-типерстной кишки?
14. Каково значение в пищеварении поджелудочной железы?
15. Охарактеризуйте ферменты поджелудочного сока.
16. Какова роль печени в пищеварении?
17. Какие вещества входят в состав желчи?
18. Назовите основные функции желчи.
19. В чем заключается антитоксическая (барьерная) функция печени?
20. Какое пищеварение называют полостным?
21. Для какого отдела кишечника характерно пристеночное (мембранное) пищеварение и чем оно характеризуется?
22. Как происходит движение пищевых масс по кишечнику?
23. Какую роль в процессах пищеварения играет микрофлора толстого кишечника?
24. Какими процессами обусловлено всасывание различных веществ из пищеварительной системы?

25. В каком отделе кишечника процесс всасывания происходит наиболее интенсивно?
26. В каком отделе кишечника всасываются белки, жиры, углеводы?
27. Какое влияние на процесс пищеварения оказывает мышечная деятельность и, наоборот, как процессы пищеварения влияют на работу мышц?

Тесты

1. Функциями пищеварительной системы являются:
 - а. ферментативное расщепление сложных органических молекул до более простых;
 - б. всасывание простых соединений в кровь и лимфу;
 - в. механическая обработка пищи и выведение наружу неусвоенных составных частей пищи;
 - г. а + б + в.
2. Из перечисленных отделов к пищеварительной системе не относится:
 - а. глотка;
 - б. гортань;
 - в. пищевод;
 - г. поджелудочная железа;
 - д. печень.
3. Белки расщепляются:
 - а. амилазами;
 - б. липазами;
 - в. протеазами.
4. Количество слюнных желёз у человека:
 - а. две пары;
 - б. три пары;
 - в. четыре пары.
5. Отметьте неверный ответ. В слизистой оболочке желудка имеются железы, выделяющие в его полость:
 - а. пищеварительные ферменты;
 - б. соляную кислоту;
 - в. слизистый секрет;
 - г. специальные биологические вещества, убивающие бактерии.
6. В желудке под действием ферментов расщепляются:
 - а. белки и углеводы;
 - б. белки и жиры в любой форме;
 - в. белки и эмульгированные жиры.
7. Функцией соляной кислоты является:
 - а. расщепление жиров;
 - б. превращение неактивного пепсиногена в активный фермент пепсин;
 - в. расщепление белков.

8. Ферментами, расщепляющими белки в желудке, являются:
 - а. трипсин;
 - б. пепсин;
 - в. мальтаза.

9. Тонкая кишка состоит из отделов:
 - а. 12-перстной и тощей;
 - б. 12-перстной и подвздошной;
 - в. 12-перстной, тощей и подвздошной.

10. Функцией желчи не является:
 - а. эмульгирование жиров;
 - б. усиление активности пищеварительных ферментов кишечника;
 - в. усиление двигательной активности мышц стенки кишечника;
 - г. создание щелочной среды в тонкой кишке;
 - д. ферментативное расщепление жиров.

11. Поджелудочная железа выделяет пищеварительные ферменты, расщепляющие:
 - а. жиры и белки;
 - б. жиры, белки и углеводы;
 - в. жиры и углеводы.

12. Проток поджелудочной железы открывается :
 - а. в желудок;
 - б. в 12-перстную кишку;
 - в. в тощую кишку.

13. Белки расщепляются до аминокислот:
 - а. в желудке;
 - б. в тонком кишечнике;
 - в. в желудке и тонком кишечнике.

14. Кишечная ворсинка представляет собой выпячивание:
 - а. всей стенки кишки;
 - б. только эпителия кишки;
 - в. эпителия и мышечных слоев.

15. На 1 мм² тонкой кишки число ворсинок составляет:
 - а. 3 – 5;
 - б. 10;
 - в. 25.

16. В кровеносные капилляры ворсинок кишечника всасываются растворенные продукты расщепления:
 - а. жиров и углеводов;
 - б. белков и углеводов;
 - в. только углеводов.

17. В лимфатический сосуд ворсинок кишечника всасываются растворенные продукты расщепления:
- а. только жиров;
 - б. углеводов и жиров;
 - в. белков и жиров.
18. Функцией печени не является:
- а. образование желчи;
 - б. запасание животного крахмала – гликогена;
 - в. выработка ферментов;
 - г. обезвреживание ядовитых веществ, всасываемых в кровь из кишечника.
19. Кишечник человека выполняет функции:
- а. секреторную, двигательную;
 - б. секреторную, двигательную, всасывательную;
 - в. секреторную, всасывательную.
20. Всасывание воды не осуществляется:
- а. в желудке;
 - б. в тонком кишечнике;
 - в. в толстом кишечнике;
 - г. в ротовой полости и пищеводе.
21. Растворенные в воде минеральные вещества всасываются преимущественно:
- а. в желудке;
 - б. в тонком кишечнике;
 - в. в толстом кишечнике.

Модуль 12

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Лекция 33 ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

1. Общая характеристика обмена веществ и энергии. Обмен белков.
2. Обмен углеводов.
3. Обмен липидов.
4. Обмен воды и минеральных солей.

1. Общая характеристика обмена веществ и энергии.

Обмен белков

Обмен веществ и энергии – это совокупность физических, химических и физиологических процессов усвоения питательных веществ в организме с высвобождением энергии. **В обмене веществ (метаболизме) выделяют два взаимосвязанных, но разнонаправленных процесса – анаболизм и катаболизм.** Анаболизм – это совокупность процессов биосинтеза органических соединений, компонентов клеток, органов и тканей из поглощенных питательных веществ. Катаболизм – это процессы расщепления сложных компонентов до простых веществ, обеспечивающих энергетические и пластические потребности организма. Жизнедеятельность организма обеспечивается энергией за счет **анаэробного и аэробного** катаболизма поступающих с пищей белков, жиров и углеводов.

Белки являются основным пластическим материалом, из которого построены клетки и ткани организма. Они являются составной частью мышц, ферментов, гормонов, гемоглобина, антител и других жизненно важных образований. Белки состоят из различных аминокислот, которые подразделяются на заменимые и незаменимые. Заменимые аминокислоты могут синтезироваться в организме, а незаменимые (валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, триптофан, треонин, фенилаланин, аргинин и гистидин) должны поступать в организм только с пищей.

Поступившие в организм белки расщепляются в ЖКТ до аминокислот и в таком виде всасываются в кровь и транспортируются в печень. **В печени аминокислоты подвергаются дезаминированию и переаминированию.** Эти процессы обеспечивают синтез **видоспецифичных** аминокислот.

кислот, которые из печени поступают в ткани и используются для синтеза **тканеспецифических** белков. При избыточном поступлении белков с пищей, после отщепления от них аминогрупп, они превращаются в организме в углеводы и жиры. **Белковых депо в организме человека нет.**

Наряду с основной, пластической функцией, белки могут играть роль источников энергии. **При окислении в организме 1 г белка выделяется 4,1 ккал энергии.** Конечными продуктами расщепления белков в тканях являются мочевины, мочевая кислота, аммиак, креатин, креатинин и некоторые другие вещества. Они выводятся из организма почками и частично потовыми железами.

О состоянии белкового обмена в организме судят по азотистому балансу, т.е. по соотношению количества азота, поступившего в организм, и его количества, выведенного из организма. Если это количество одинаково, то состояние называется азотистым равновесием. Состояние, при котором усвоение азота превышает его выведение, называется **положительным азотистым балансом**. Оно характерно для растущего организма, спортсменов в период их тренировки и лиц после перенесенных заболеваний. При полном или частичном белковом голодании, а также во время некоторых заболеваний азота усваивается меньше, чем выделяется. Такое состояние называется **отрицательным азотистым балансом**. При голодании белки одних органов могут использоваться для поддержания жизнедеятельности других, более важных. При этом расходуются в первую очередь белки печени и скелетных мышц; содержание белков в миокарде и тканях мозга остается почти без изменений.

Нормальная жизнедеятельность организма возможна лишь при азотистом равновесии или положительном азотистом балансе. Такие состояния достигаются, если организм получает **около 100 г белка в сутки**; при больших физических нагрузках потребность в белках возрастает до 120 –150 г. Всемирная Организация Здравоохранения рекомендует употреблять не менее 0,75 г белка на 1 кг массы тела в сутки.

2. Обмен углеводов

Углеводы **поступают в организм человека, в основном, в виде крахмала, гликогена, сахарозы, лактозы.** В процессе пищеварения из них образуются глюкоза, фруктоза, галактоза. Глюкоза всасывается в кровь и через воротную вену поступает в печень. Фруктоза и галактоза превращаются в глюкозу в печеночных клетках. Избыток глюкозы в печени фосфорилируется и переходит в гликоген. Его запасы в печени и мыш-

цах у взрослого человека составляют 400 – 500 г. При углеводном голодании происходит распад гликогена и глюкоза поступает в кровь.

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 при окислении жиров. Это особенно повышает роль углеводов при мышечной деятельности. При уменьшении концентрации глюкозы в крови резко снижается физическая работоспособность. Большое значение углеводы имеют для нормальной деятельности нервной системы.

Глюкоза выполняет в организме и некоторые пластические функции. В частности, промежуточные продукты ее обмена (пентозы) входят в состав нуклеотидов и нуклеиновых кислот, некоторых ферментов, а также служат структурными элементами клеток. Важным производным глюкозы является аскорбиновая кислота (витамин С), которая не синтезируется в организме человека.

При голодании запасы гликогена в печени и концентрация глюкозы в крови уменьшаются. То же происходит при длительной и напряженной физической работе без дополнительного приема углеводов. Снижение содержания глюкозы в крови до 0,06 – 0,07 % (нормальная концентрация 0,08 – 0,12 %) приводит к развитию гипогликемии, что проявляется мышечной слабостью, падением температуры тела, а в дальнейшем – судорогами и потерей сознания. При гипергликемии (содержание сахара в крови достигает 0,15 % и более) избыток глюкозы быстро выводится почками. Такое состояние может возникать при эмоциональном возбуждении, после приема пищи, богатой легкоусвояемыми углеводами, а также при заболеваниях поджелудочной железы. При истощении запасов гликогена усиливается синтез ферментов, обеспечивающих реакцию глюконеогенеза, т.е. синтеза глюкозы из лактата или аминокислот.

3. Обмен липидов

Физиологическая роль липидов (**нейтральных жиров, фосфатидов и стероидов**) в организме заключается в том, что они входят в состав клеточных структур (**пластическая функция липидов**) и являются богатыми источниками энергии (**энергетическая функция**).

Нейтральные жиры расщепляются в кишечнике до глицерина и жирных кислот. Эти вещества, проходя через кишечник, вновь превращаются в жир, который всасывается в лимфу и в большом количестве в

кровь. Кровь транспортирует жиры в ткани, где они используются для пластического синтеза и в качестве энергетического материала.

Общее количество жира в организме человека колеблется в широких пределах и составляет 10 – 20 % массы тела, при ожирении оно может достигать 40 – 50 %. Жировые депо в организме непрерывно обновляются. При обильном углеводном питании и отсутствии жиров в пище синтез жира в организме может происходить из углеводов.

Нейтральные жиры, поступающие в ткани из кишечника и жировых депо, 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 жиров больше, чем при окислении углеводов. Как энергетический материал жиры используются, главным образом, в состоянии покоя и при выполнении длительной малоинтенсивной физической работы. В начале более напряженной мышечной деятельности используются преимущественно углеводы, которые в дальнейшем в связи с уменьшением их запасов замещаются жирами. При длительной работе до 80 % всей энергии расходуется в результате окисления жиров.

Жировая ткань, покрывающая различные органы, предохраняет их от механических воздействий. Скопление жира в брюшной полости обеспечивает фиксацию внутренних органов, а подкожная жировая клетчатка защищает организм от излишних теплопотерь. Секрет сальных желез предохраняет кожу от высыхания и излишнего смачивания водой.

Пищевые продукты, богатые жирами, содержат некоторое количество **фосфатидов и стерингов.** Эти вещества также синтезируются в стенке кишечника и в печени из нейтральных жиров, фосфорной кислоты и холина. Фосфатиды входят в состав клеточных мембран, ядра и протоплазмы; они имеют большое значение для функциональной активности нервной ткани и мышц.

Важная физиологическая роль принадлежит стеринам (в частности, **холестерину**), которые являются источником образования в организме желчных кислот, а также гормонов коры надпочечников и половых желез. При избытке холестерина в организме развивается патологическое заболевание – атеросклероз. Некоторые стерины пищи, например, **витамин Д**, также обладают большой физиологической активностью.

Обмен липидов тесно связан с обменом белков и углеводов. Поступающие в организм в избытке белки и углеводы превращаются в жир. Наоборот, при голодании жиры, расщепляясь, служат источником углеводов.

4. Обмен воды и минеральных солей

Вода является составной частью всех клеток и тканей и в организме находится в виде солевых растворов. Тело взрослого человека на 50 – 65 % состоит из воды, у детей – на 80 % и более. В разных органах и тканях содержание воды на единицу массы неодинаково. Оно меньше всего в костях (20 %) и жировой ткани (30 %). В мышцах воды содержится 70 %, во внутренних органах – 75 – 85 % их массы. Наиболее велико и постоянно содержание воды в крови (92 %).

Лишение организма воды и минеральных солей вызывает тяжелые нарушения и смерть. Полное голодание, но при приеме воды переносится человеком в течение 40 – 41 суток, без воды – лишь 5 – 7 дней. При минеральном голодании, несмотря на достаточное поступление в организм питательных веществ и воды, у животных наблюдались потеря аппетита, отказ от еды, исхудание и смерть. При обычной температуре и влажности внешней среды **суточный водный баланс** взрослого человека составляет 2,2 – 2,8 л. Около 1,5 л жидкости поступает в виде выпитой воды, 600 – 900 мл – в составе пищевых продуктов и 300 – 400 мл образуется в организме в результате окислительных реакций. Организм теряет в сутки примерно 1,5 л с мочой, 400 – 600 мл с потом, 350 – 400 мл с выдыхаемым воздухом и 100 – 150 мл с испражнениями.

Обмен минеральных солей в организме имеет большое значение для его жизнедеятельности. Они находятся во всех тканях, составляя примерно 0,9 % общей массы тела человека. В состав клеток входят многие минеральные элементы (калий, кальций, натрий, фосфор, магний, железо, йод, сера, хлор и др.). Нормальное функционирование тканей обеспечивается не только наличием в них тех или иных солей, но и строго определенными их количественными соотношениями. 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.

Биологическое значение минеральных солей многообразно. Они составляют основную массу костной ткани, определяют уровень осмотического давления, участвуют в образовании буферных систем и влияют на обмен веществ. Велика роль минеральных веществ в процессах возбуждения нервной и мышечной тканей, в возникновении электрических потенциалов в клетках, а также в свертывании крови и переносе ею кислорода.

Все необходимые для организма минеральные элементы поступают с пищей и водой. Большинство минеральных солей легко всасываются в

кровь; их выведение из организма происходит, главным образом, с мочой и потом. При напряженной мышечной деятельности потребность в некоторых минеральных веществах увеличивается.

И коротко о **значении витаминов**, которые не выполняют энергетическую или пластическую функцию, а, являясь составными компонентами ферментных систем, играют важную роль в обменных процессах. Они представляют собой вещества органической природы, необходимые для нормального обмена веществ, роста, развития организма, поддержания высокой работоспособности и здоровья.

Витамины делят на водорастворимые (группы В, С, Р и др.) и жирорастворимые (А, D, Е, К). Достаточное поступление витаминов в организм зависит от правильного рациона питания и нормальной функции процессов пищеварения; некоторые витамины (К, В₁₂) синтезируются бактериями в кишечнике. Недостаточное поступление витаминов в организм (гиповитаминоз) или полное их отсутствие (авитаминоз) приводят к нарушению многих функций.

Лекция 34 ОБМЕН ЭНЕРГИИ

1. Обмен энергии.
2. Регуляция обмена веществ и энергии.

1. Обмен энергии

В организме должен поддерживаться **энергетический баланс** поступления и расхода энергии. В процессе обмена веществ постоянно происходит превращение энергии: потенциальная энергия сложных органических соединений, поступивших с пищей, превращается в тепловую, механическую и электрическую. В процессе биологического окисления эта энергия высвобождается и используется прежде всего для синтеза АТФ.

Запасы АТФ в клетках невелики, поэтому они должны постоянно восстанавливаться. Этот процесс осуществляется путем окисления питательных веществ. Запас энергии в пище выражается ее **калорийностью**, т.е. способностью освободить при окислении то или иное количество энергии. Расход энергии зависит от возраста и пола, характера и количества выполняемой работы, времени года, состояния здоровья и других факторов.

Преобладающим результатом энергетических процессов в организме является теплообразование, поэтому вся энергия, образовавшаяся в организме, может быть выражена в единицах тепла – калориях или джоулях. Для определения интенсивности энергообмена в организме применяют методы **прямой и непрямой калориметрии**.

Прямая калориметрия основана на измерении тепла, выделяемого организмом, и проводится с помощью специальных камер (калориметров). Это тепло определяет величину израсходованной энергии. Метод прямой калориметрии наиболее точный, но очень громоздкий и сложный, и неприемлем во многих видах профессиональной и спортивной деятельности.

Методы непрямой калориметрии. Т.к. в основе теплообразования в организме лежат окислительные процессы, при которых потребляется кислород и образуется CO_2 , то значительно проще определять расходы энергии по его газообмену – учету количества потребленного O_2 и выделенного за это время CO_2 (т.е. косвенно). С этой целью используются различные газоанализаторы.

Для окисления различных питательных веществ требуется разное количество кислорода. **Количество энергии, освобождаемое при использовании 1 л кислорода, называется его калорическим эквивалентом.** При окислении углеводов калорический эквивалент равен 5,05 ккал, жиров – 4,7 ккал и белков – 4,6 ккал. В организме обычно окисляется смесь питательных веществ, поэтому калорический эквивалент O_2 колеблется от 4,7 до 5,05 ккал (в среднем 4,85). С увеличением в окисляемой смеси углеводов калорический эквивалент повышается, а с увеличением жиров – снижается.

О величине калорического эквивалента O_2 узнают по уровню **дыхательного коэффициента (ДК)**, равному отношению объема выдыхаемой углекислоты к объему поглощаемого кислорода (CO_2/O_2). Величина ДК зависит от состава окисляемых веществ. При окислении углеводов он равен 1,0; жиров – 0,7 и белков – 0,8. При окислении смеси питательных веществ величина его колеблется в пределах 0,8 – 0,9. Во время интенсивной мышечной работы ДК повышается и приближается к 1.

При втором методе непрямой калориметрии (**алиментарная калориметрия**) учитывают калорийность принимаемой пищи и ведут наблюдения за массой тела. Постоянство массы тела свидетельствует о балансе между поступлением энергетических ресурсов в организм и их использованием. Однако при использовании этого метода возможны существенные ошибки; кроме того, он не позволяет определить энерготраты за короткие промежутки времени.

В зависимости от активности организма и воздействий на него факторов внешней среды различают три уровня энергетического обмена: основной обмен, энерготраты в состоянии покоя и энерготраты при различных видах труда.

Основным обменом называется количество энергии, которое тратит организм при полном мышечном покое, через 12 – 14 ч после приема пищи и при окружающей температуре 20 – 22 °С. У взрослого человека он в среднем равен 1 ккал на 1 кг массы тела в 1 ч. У людей при массе тела в 70 кг основной обмен в среднем равен около 1 700 ккал. Нормальные его колебания составляют $\pm 10\%$. У женщин основной обмен несколько ниже, чем у мужчин; у детей он выше, чем у взрослых.

Энерготраты в состоянии относительного покоя превышают величину основного обмена. Это обусловлено влиянием на энергообмен процессов пищеварения, терморегуляцией вне зоны комфорта и тратами энергии на поддержание позы тела человека.

Энерготраты при различных видах труда определяются характером деятельности человека. Суточный расход энергии в таких случаях включает величину основного обмена и энергию, необходимую для выполнения конкретного вида труда. По характеру производственной деятельности и величине энерготрат взрослое население может быть разделено на 4 группы:

1. люди умственного труда, их суточный расход энергии составляет 2 200 – 3 000 ккал;
2. люди, выполняющие механизированную работу (2 300 – 3 200 ккал);
3. люди частично механизированного труда (2 500 – 3 400 ккал);
4. люди немеханизированного тяжелого физического труда (3 500 – 4 000 ккал). При спортивной деятельности расход энергии может составлять 4 500 – 5 000 ккал и более. Это обстоятельство следует учитывать при составлении пищевого рациона спортсменов, который должен обеспечивать восполнение расходуемой энергии.

На механическую работу тратится не вся освобождающаяся в организме энергия. Большая ее часть превращается в тепло. То количество энергии, которое идет на выполнение работы, называется коэффициентом полезного действия (кпд). У человека кпд не превышает 20 – 25 %. **кпд при мышечной** деятельности зависит от мощности, структуры и темпа движений, от количества вовлекаемых в работу мышц и степени тренированности человека.

2. Регуляция обмена веществ и энергии

Центральной структурой регуляции обмена веществ и энергии является гипоталамус. В гипоталамусе локализованы ядра и центры регуляции голода и насыщения, осморегуляции и энергообмена. В ядрах гипоталамуса осуществляется анализ состояния внутренней среды организма и формируются управляющие сигналы, которые посредством эфферентных систем приспособливают ход метаболизма потребностям организма. Эфферентными звеньями системы регуляции обмена являются симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы и эндокринная система.

Обмен веществ и получение аккумулируемой в АТФ энергии протекают внутри клеток. Поэтому регуляция обмена веществ заключается в воздействии на скорость биохимических реакций, протекающих в клетках.

Воздействие гипоталамуса на обмен белков осуществляется через систему гипоталамус-гипофиз-щитовидная железа. Повышенная продукция тиреотропного гормона передней доли гипофиза приводит к увеличению синтеза тироксина и трийодтиронина щитовидной железы, регулирующих белковый обмен. На обмен белков оказывает прямое влияние соматотропный гормон гипофиза.

Влияние гипоталамуса на обмен жиров опосредовано изменением гормональной функции гипофиза, щитовидной и половых желез. Недостаточность гормональной функции желез ведет к ожирению. Более сложные расстройства жирового обмена наблюдаются при изменении функций поджелудочной железы, что связано с нарушениями углеводного обмена. Истощение запасов гликогена при инсулиновой недостаточности приводит к компенсаторному усилению процессов глюконеогенеза. Вследствие этого в крови увеличивается содержание **кетоновых тел** (бета-оксимасляной, ацетоуксусной кислот и ацетона). Нарушение фосфолипидного обмена приводит к жировой инфильтрации печени. Лецитины и кефалины при этом легко отдают жирные кислоты, идущие на синтез холестерина, что в последующем обуславливает изменения, связанные с гиперхолестеринемией.

На углеводный обмен гипоталамус воздействует через симпатическую нервную систему. Симпатические влияния усиливают функцию мозгового слоя надпочечников, выделяющего адреналин, который стимулирует мобилизацию гликогена из печени и мышц. Действие «сахарного» укола в дно IV желудочка продолговатого мозга также связано с усилением симпатических влияний. **Главными гуморальными факторами регуляции угле-**

водного обмена являются гормоны коры надпочечников и поджелудочной железы (глюкокортикоиды, инсулин и глюкагон). **Глюкокортикоиды** (кортизон, гидрокортизон) снижают уровень глюкозы в крови, **инсулин** способствует утилизации сахара клетками, а глюкагон усиливает мобилизацию гликогена, его расщепление и увеличение содержания глюкозы в крови.

В гипоталамусе расположены нервные центры, регулирующие водно-солевой обмен. Здесь же находятся и осморорецепторы, раздражение которых рефлекторно влияет на водно-солевой обмен, обеспечивая постоянство внутренней среды организма. Большую роль в регуляции водно-солевого обмена играют **антидиуретический гормон гипофиза (вазопрессин)** и **гормоны коры надпочечников (минералкортикоиды)**. Вазопрессин стимулирует обратное всасывание воды в почках и уменьшает этим мочеобразование. Минералкортикоиды (альдостерон) действуют на эпителий почечных канальцев и повышают обратное всасывание в кровь натрия. Регулирующее воздействие на обмен воды и солей оказывают также **гормоны щитовидной и паращитовидной желез.** Первый увеличивает мочеобразование, второй способствует выведению из организма солей кальция и фосфора.

Энергетический обмен в организме регулируется нервной и эндокринной системами. Уровень энергообмена даже в состоянии относительного покоя может изменяться под влиянием **условнорефлекторных раздражителей.** Например, у спортсменов расход энергии повышается в предстартовом состоянии. Существенное влияние на уровень энергообмена оказывают **гормоны гипофиза и щитовидной железы.** При усилении функции этих желез величина его повышается, при ослаблении – понижается.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Какие процессы называют анаболизмом; катаболизмом?
2. В чем заключается биологическая роль белков?
3. Какие аминокислоты называют заменимыми; незаменимыми?
4. Какие белки называют полноценными?
5. Назовите конечные продукты расщепления белков в организме?
6. Что понимают под азотистым балансом?
7. Что такое положительный азотистый баланс; отрицательный азотистый баланс?
8. Суточная норма потребления белка – . . . г.
9. Охарактеризуйте обмен углеводов.
10. Какова основная роль углеводов в организме человека?

11. В каких случаях развивается в организме человека состояние гипогликемии (гипергликемии)?
12. В чем состоит физиологическая роль жиров?
13. Сколько ккал энергии образуется при расщеплении 1 г белка; 1 г углеводов; 1 г жиров?
14. Охарактеризуйте обмен воды; минеральных солей.
15. Какова физиологическая роль витаминов?
16. В чем заключается метод прямой калориметрии; непрямо́й калориметрии?
17. Что называют калорическим эквивалентом?
18. Что называют основным обменом?
19. Как осуществляется регуляция обмена веществ и энергии?

Тесты

1. Обмен веществ – это:
 - а. совокупность процессов образования сложных органических веществ;
 - б. распад и окисление органических веществ в клетке;
 - в. совокупность процессов химического превращения веществ от момента их поступления в организм до выделения конечных продуктов обмена.
2. Суточная потребность человека в белках составляет примерно (г):
 - а. 10 – 30;
 - б. 200 – 300;
 - в. 80 – 120.
3. Конечными продуктами распада белков являются:
 - а. H_2O и CO_2 ;
 - б. H_2O , CO_2 и азотсодержащие соединения;
 - в. NH_3 и мочевина.
4. Конечными продуктами окисления углеводов в клетке являются:
 - а. H_2O ;
 - б. CO_2 ;
 - в. H_2O и CO_2 .
5. Потребность человека в углеводах в сутки составляет примерно (г):
 - а. 200;
 - б. 500;
 - в. 800.
6. Конечными продуктами окисления жиров в клетке являются:
 - а. только CO_2 ;
 - б. $CO_2 + H_2O$;
 - в. только H_2O .
7. Потребность человека в жирах в сутки составляет около (г):
 - а. 50;
 - б. 100;
 - в. 200.

8. Какие из соединений являются наиболее энергоемкими?
 - а. белки;
 - б. жиры;
 - в. углеводы.

9. Витамины являются:
 - а. источником энергии;
 - б. строительным материалом для организма;
 - в. составной частью многих ферментов и некоторых физиологически активных веществ.

10. К жирорастворимым витаминам относятся:
 - а. витамины А, D, Е, С;
 - б. витамины D и группы В;
 - в. витамины А, D, Е, К.

11. При отсутствии в пище витамина А развивается:
 - а. заболевание бери-бери;
 - б. куриная слепота, замедление роста молодого организма, поражение кожи, роговицы глаза;
 - в. злокачественное малокровие.

12. К водорастворимым принадлежат витамины:
 - а. А и группы В;
 - б. А, С, D;
 - в. С и группы В.

13. Развитие рахита у детей происходит от недостатка в пище витамина:
 - а. D;
 - б. В;
 - в. Е.

14. Заболевание цингой возникает из-за отсутствия в пище витамина:
 - а. К;
 - б. С;
 - в. В₁₂.

15. Отсутствие витамина К вызывает:
 - а. перерождение мышечной ткани;
 - б. нарушение свертываемости крови, обильные кровотечения;
 - в. нарушения кроветворения.

16. Витамины:
 - а. образуются в организме человека;
 - б. поступают только с пищей;
 - в. в основном поступают с пищей, а некоторые могут синтезироваться в организме человека.

Модуль 13

ТЕПЛОВОЙ ОБМЕН

Лекция 35

ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕПЛОВОГО ОБМЕНА

1. Температура тела человека и изотермия.
2. Механизмы теплообразования.
3. Механизмы теплоотдачи.
4. Регуляция теплообмена.
5. Особенности теплообмена при мышечной работе.

Способность организма человека сохранять постоянную температуру обусловлена сложными биологическими и физико-химическими процессами терморегуляции. В отличие от холоднокровных (**пойкилотермных**) животных температура тела теплокровных (**гомойотермных**) животных при колебаниях температуры внешней среды поддерживается на определенном уровне, наиболее выгодном для жизнедеятельности организма. Поддержание теплового баланса осуществляется благодаря строгой соразмерности в образовании тепла и в ее отдаче.

Величина теплообразования зависит от интенсивности **химических реакций**, характеризующих уровень обмена веществ. Теплоотдача регулируется преимущественно **физическими процессами** (теплоизлучением, теплопроводением, испарением) (рис. 45).

Т.е. постоянство температуры тела у человека может сохраняться лишь при условии равенства теплообразования и теплопотери всего организма. Это достигается с помощью физиологических механизмов терморегуляции. Терморегуляция проявляется в форме взаимосочетания процессов теплообразования и теплоотдачи, регулируемых нервно-гуморальным путем. Терморегуляцию принято разделять на химическую и физическую.

Химическая терморегуляция осуществляется путем изменения уровня теплообразования, т.е. усиления или ослабления интенсивности обмена веществ в клетках организма. Все механизмы, которые регулируют окислительные процессы, регулируют и теплообразование.

Физическая терморегуляция осуществляется путем изменения интенсивности отдачи тепла организмом.

Центром терморегуляции в организме человека является гипоталамус.

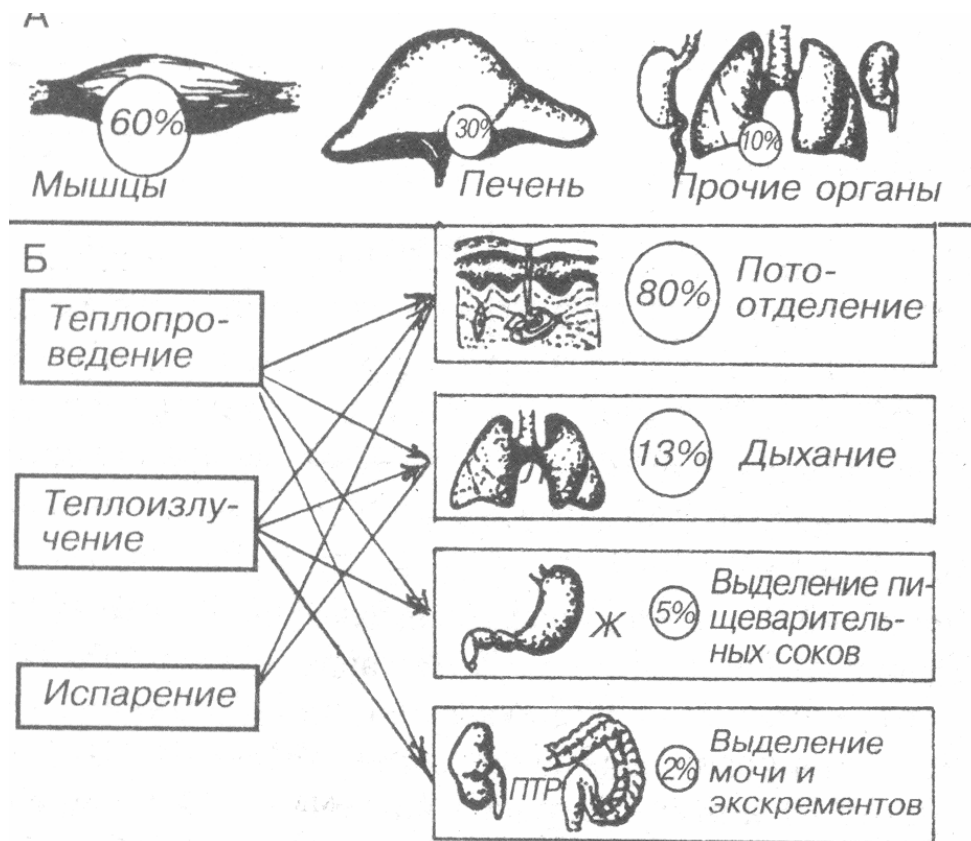


Рис. 45.

Механизмы теплопродукции и теплоотдачи:

А – роль органов в теплопродукции; Б – роль органов в теплоотдаче (теплопродукция – результат биохимических процессов; теплоотдача – результат физических процессов)

1. Температура тела человека и изотермия

Температура тела человека и высших животных поддерживается на относительно постоянном уровне, несмотря на колебания температуры внешней среды. Это постоянство температуры тела носит название **изотермии**. Изотермия в процессе онтогенеза развивается постепенно. У новорожденных детей она далеко не совершенна и устойчивый характер приобретает с возрастом. Перераспределение тепла между тканями осуществляется кровью. Кровь, обладая высокой теплоемкостью, переносит тепло от тканей с высоким уровнем теплообразования к тканям, где тепло образуется в небольших количествах. В результате выравнивается уровень температуры в различных частях тела.

Температура **поверхностных тканей («оболочки»)**, как правило, ниже температуры **глубоких тканей («ядра»)**. Температура поверхности тела неравномерна и зависит от интенсивности переноса к ней тепла кровью из глубоких частей тела, а также от охлаждающего или согревающего

действия температуры внешней среды (рис. 46). Так, температура кожи на покрытых одеждой участках колеблется от 29° до 34° ; колебания температуры кожи на открытых частях тела в существенной мере зависят от температуры внешней среды.

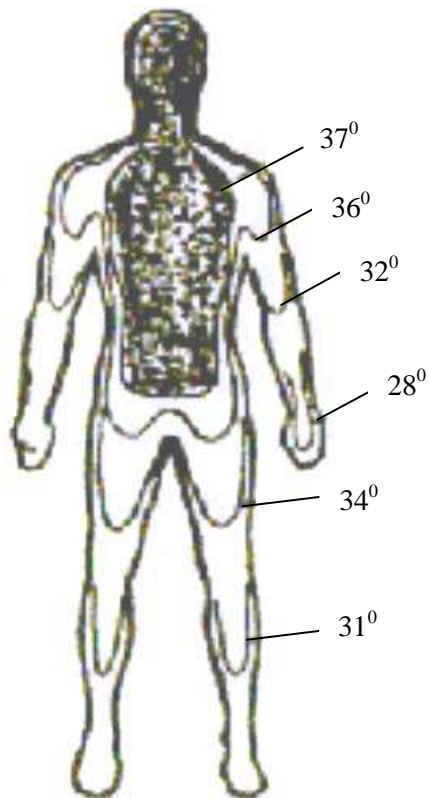


Рис. 46. Температурное ядро (черным цветом) и оболочка

Температура глубоких тканей более равномерна и составляет $37 - 37,5^{\circ}$. Температура печени, мозга, почек несколько выше, чем других внутренних органов.

О температуре тела человека судят обычно на основании ее измерения в подмышечной впадине. Здесь температура у здорового человека равна $36,5 - 37^{\circ}$. Температура тела ниже 24° и выше 43° не совместима с жизнью человека. Изотермия имеет большое значение для метаболических процессов. Ферменты и гормоны обладают наибольшей активностью при температуре $35 - 40^{\circ}$. Температура тела человека не остается постоянной, а колеблется в течение суток в пределах $0,5 - 0,8^{\circ}$. Максимальная температура тела наблюдается в 16 – 18 ч, а минимальная – в 3 – 4 ч.

Постоянство температуры тела у человека может сохраняться лишь при условии равенства теплообразования и теплопотери всего организма. Это достигается посредством физиологических механизмов терморегуляции. Способность человека противостоять воздействию тепла и холода, сохраняя стабильную температуру тела, имеет известные пределы. При чрезмерно низкой или очень высокой температуре среды защитные терморегуляционные механизмы оказываются недостаточными, и температура тела начинает резко падать или повышаться. В первом случае развивается состояние гипотермии, во втором – гипертермии.

2. Механизмы теплообразования

Образование тепла в организме происходит главным образом в результате химических реакций обмена веществ. При окислении пищевых компонентов и других реакций тканевого метаболизма образуется тепло.

Величина теплообразования находится в тесной связи с уровнем метаболической активности организма. Поэтому теплопродукцию называют также химической терморегуляцией. Химическая терморегуляция имеет особо важное значение для поддержания постоянства температуры тела в условиях охлаждения. При понижении температуры окружающей среды происходит увеличение интенсивности обмена веществ и, следовательно, теплообразования. У человека усиление теплообразования отмечается в том случае, когда температура окружающей среды становится ниже оптимальной температуры (или зоны комфорта). В обычной легкой одежде эта зона находится в пределах 18 – 20°, а для обнаженного человека – 28°С.

Суммарное теплообразование в организме происходит в ходе химических реакций обмена веществ (окисление, гликолиз), что составляет так называемое **первичное тепло** и при расходовании энергии макроэргических соединений (АТФ) на выполнение работы (**вторичное тепло**). В виде первичного тепла в тканях рассеивается 60 – 70 % энергии. Остальные 30 – 40 % после расщепления АТФ обеспечивают работу мышц, различные процессы синтеза, секреции и др. Но и при этом та или иная часть энергии переходит затем в тепло. Таким образом, и вторичное тепло образуется вследствие экзотермических химических реакций, а при сокращении мышечных волокон – в результате их трения. В конечном итоге переходит в тепло или вся энергия, или подавляющая ее часть.

Наиболее интенсивное теплообразование в организме происходит в мышцах при их сокращении. Относительно небольшая двигательная активность ведет к увеличению теплообразования в 2 раза, а тяжелая работа – в 4 – 5 раз и более. Однако в этих условиях существенно возрастают потери тепла с поверхности тела.

При продолжительном охлаждении организма возникают непроизвольные периодические сокращения скелетной мускулатуры (холодовая дрожь). При этом почти вся метаболическая энергия в мышце освобождается в виде тепла. Активация в условиях холода симпатической нервной системы стимулирует липолиз в жировой ткани. В кровоток выделяются и в последующем окисляются с образованием большого количества тепла свободные жирные кислоты. Наконец, повышение теплопродукции связано с усилением функций надпочечников и щитовидной железы. Гормоны этих желез, усиливая обмен веществ, вызывает повышенное теплообразование. Следует также иметь в виду, что все физиологические механизмы, которые регулируют окислительные процессы, влияют в то же время и на уровень теплообразования.

3. Механизмы теплоотдачи

Отдача тепла организмом осуществляется путем **излучения, проведения и испарения**.

Излучением путем лучеиспускания за счет инфракрасной части спектра теряется примерно 50 – 55 % тепла в окружающую среду. Количество тепла, рассеиваемого организмом в окружающую среду с излучением, пропорционально площади поверхности частей тела, которые соприкасаются с воздухом, и разности средних значений температур кожи и окружающей среды. Отдача тепла излучением прекращается, если выравнивается температура поверхности кожи и окружающей среды.

Теплопроводение может происходить путем **кондукции** и **конвекции**. Кондукцией тепло теряется при непосредственном контакте участков тела человека с другими физическими средами. При этом количество теряемого тепла пропорционально разнице средних температур контактирующих поверхностей и времени теплового контакта. Конвекция – способ теплоотдачи организма, осуществляемый путем переноса тепла движущимися частицами воздуха. Конвекцией тепло рассеивается при обтекании поверхности тела потоком воздуха с более низкой температурой, чем температура кожи. Движение воздушных потоков (ветер, вентиляция) увеличивают количество отдаваемого тепла. Путем теплопроводения организм теряет 15 – 20 % тепла, при этом конвекция представляет более мощный механизм теплоотдачи, чем кондукция.

Теплоотдача путем испарения – это способ рассеивания организмом тепла (около 30 %) в окружающую среду за счет его затраты на испарение пота или влаги с поверхности кожи и слизистых дыхательных путей. При температуре внешней среды 20° испарение влаги у человека составляет 600 – 800 г в сутки. При переходе в воздух 1 г воды организм теряет 0,58 ккал тепла. Если внешняя температура превышает среднее значение температуры кожи, то организм не отдает во внешнюю среду тепло излучением и проведением, а наоборот, поглощает тепло извне. Испарение жидкости с поверхности тела происходит при влажности воздуха менее 100 %.

4. Регуляция теплообмена

Регуляция теплообмена обеспечивает баланс между количеством продуцируемого в единицу времени тепла и количеством тепла, рассеиваемого организмом за то же время в окружающую среду. В результате

температура тела человека поддерживается на относительно постоянном уровне. Восприятие и анализ температуры окружающей среды осуществляется с помощью терморцепторов. Терморцепторы имеются в коже, мышцах, сосудах, во внутренних органах, дыхательных путях, спинном и среднем мозге. Одни из них реагируют на холод (холодовые рецепторы), которых на поверхности тела человека насчитывается около 250 000, другие – на тепло (тепловые рецепторы), их примерно 30 000. Разветвленная сеть терморцепторов обеспечивает подробную информацию о температурных сдвигах во внешней и внутренней среде организма, которая поступает в высшие центры теплообмена. Центральный аппарат терморегуляции находится в передней и задней части гипоталамуса, а также в ретикулярной формации среднего мозга. Центр терморегуляции содержит различные по функциям группы нервных клеток. Термочувствительные нейроны переднего гипоталамуса поддерживают базальный уровень («установочную точку») температуры тела в организме человека. Эффекторные нейроны заднего гипоталамуса и среднего мозга управляют процессами теплопродукции и теплоотдачи.

Важная роль в терморегуляции принадлежит высшим отделам ЦНС – коре и ближайшим подкорковым центрам. Эмоциональное возбуждение, изменения в психическом состоянии оказывают существенное влияние на уровень теплообразования и теплоотдачи. Отчетливые изменения температуры тела наблюдаются у спортсменов при стартовом возбуждении (предстартовая лихорадка). При длительной мышечной работе температура тела может повышаться до 39 – 40° и более.

В осуществлении гуморальной регуляции теплообмена участвуют железы внутренней секреции, главным образом, щитовидная и надпочечники. Участие щитовидной железы в терморегуляции обусловлено тем, что влияние пониженной температуры приводит к усиленному выделению ее гормонов, повышающих обмен веществ, и, следовательно, теплообразование. Роль надпочечников связана с выделением ими в кровь катехоламинов, которые, усиливая окислительные процессы в тканях, в частности, в мышцах, увеличивают теплопродукцию и суживают кожные сосуды, уменьшая теплоотдачу.

5. Особенности теплообмена при мышечной работе

При работе в мышцах образуется большое количество тепла. Это приводит к подъему их температуры. Из работающих мышц тепло разно-

сится током крови по всему телу, вызывая общий подъем их температуры. 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 тела можно зарегистрировать в предстартовом состоянии и без разминки (оно возникает условнорефлекторно). 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.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Чем обусловлена способность организма человека сохранять постоянную температуру?
2. Как осуществляется поддержание теплового баланса?
3. Постоянство температуры тела носит название
4. Перераспределение тепла между тканями осуществляется
5. Как происходит образование тепла в организме?
6. Что называют первичным и вторичным теплом?
7. Какие гормоны вызывают повышенную теплопродукцию?
8. Какие механизмы теплоотдачи вы знаете?
9. Что такое кондукция; конвекция?
10. Как осуществляется регуляция теплообмена?
11. Назовите особенности теплообмена при физических нагрузках.

Модуль 14

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Лекция 36

ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ

1. Общая характеристика выделительных процессов. Функции почек.
2. Процесс мочеобразования и его регуляция.
3. Гомеостатическая функция почек.
4. Мочевыведение и мочеиспускание.
5. Потоотделение.
6. Влияние мышечной работы на функции выделения.

Основной физиологической функцией выделительных систем являются освобождение организма от конечных продуктов обмена веществ, избытка воды, органических и неорганических соединений, т.е. сохранение постоянства внутренней среды организма.

1. Общая характеристика выделительных процессов.

Функции почек

Выделительные функции у человека осуществляются многими органами и системами организма: почками, желудочно-кишечным трактом, легкими, потовыми, сальными железами и др. Через почки у человека удаляются избыток воды, солей и продукты обмена веществ. Желудочно-кишечный тракт выводит из организма остатки пищевых веществ и пищеварительных соков, желчь, соли тяжелых металлов и некоторые лекарственные вещества. Через легкие выделяются углекислый газ, пары воды и летучие вещества (продукты распада алкоголя, лекарственные вещества). Потовые железы удаляют воду, соли, мочевину, креатинин и молочную кислоту; сальные железы – кожное сало, образующее защитный слой на поверхности тела. Ведущая роль в выделительных процессах и сохранении гомеостаза принадлежит почкам и

Функции почек. Почки выполняют целый ряд выделительных и гомеостатических функций в организме человека. К ним относятся:

- поддержание нормального содержания в организме воды, солей и некоторых веществ (глюкозы, аминокислот);
- регуляция рН крови, осмотического давления, ионного состава;
- экскреция из организма продуктов белкового обмена и чужеродных веществ;
- регуляция кровяного давления, эритропоэза и свертывания крови;
- секреция ферментов и биологически активных веществ (ренин, брадикинин, простагландин и др.).

Таким образом, почка является органом, обеспечивающим два главных процесса – мочеобразовательный и гомеостатический.

Основные функции почек осуществляются в нефронах. В каждой почке человека имеется около одного миллиона нефронов, являющихся ее **функциональными единицами** и включающими мальпигиево (почечное) тельце и мочевые канальцы.

Мальпигиево тельце состоит из капсулы Шумлянского – Боумена, внутри которой находится сосудистый клубочек (рис. 47).

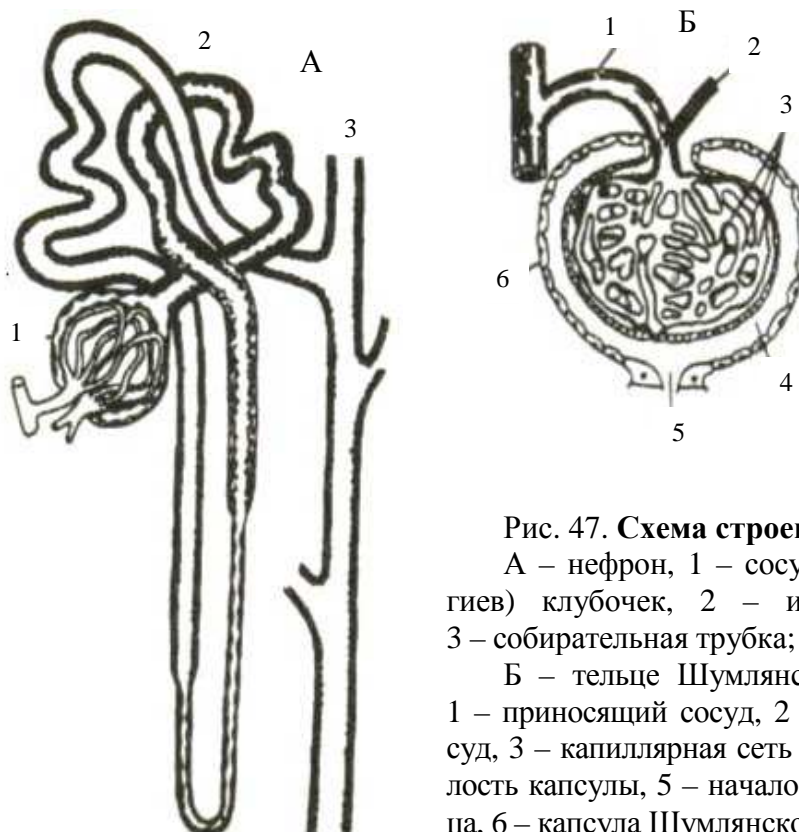


Рис. 47. Схема строения нефрона:

А – нефрон, 1 – сосудистый (мальпигиев) клубочек, 2 – извитой каналец, 3 – собирательная трубка;

Б – тельце Шумлянского – Боумена, 1 – приносящий сосуд, 2 – выносящий сосуд, 3 – капиллярная сеть клубочка, 4 – полость капсулы, 5 – начало извитого канальца, 6 – капсула Шумлянского – Боумена

В корковом слое расположено около 75 % капсул и извитых канальцев. В пограничной зоне (между корковым и мозговым слоем) – **юкстамедуллярная зона** – располагаются остальные капсулы; извитые канальцы этого комплекса находятся у границы

с почечной лоханкой. Юкстамедуллярные нефроны отличаются от корковых некоторыми особенностями в строении и кровоснабжении (одинаковый диаметр приносящих и выносящих артериол). Считают также, что юкстамедуллярный комплекс выполняет эндокринную роль (образуется ренин), стимулирует секрецию гормона альдостерона надпочечниками и регулирует водно-солевой баланс.

Капсула Шумлянского – Боумена имеет форму двустенной чаши и образована вдавлением слепого расширенного конца мочевого канальца в ее просвет. Внутренняя стенка капсулы, состоящая из однослойного плоского эпителия, тесно соприкасается со стенками капилляров сосудистого клубочка, образуя базальную фильтрующую мембрану.

Между ней и наружной стенкой капсулы находится **щелевидная полость**, в которую поступает плазма крови, фильтрующаяся через базальную мембрану из капилляров клубочка.

Клубочек состоит из приносящей артерии, сложной сети артериальных капилляров и выносящей артерии. Диаметр выносящей артериолы меньше, чем 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 каналец выпрямляется и образует **петлю Генле**, переходящую в **дистальный** (каналец второго порядка) извитой каналец, открывающийся в собирательную трубку. Собирательные трубки проходят через мозговой слой почки и открываются на верхушках сосочков. Собираение конечной мочи происходит в почечных лоханках, куда открываются почечные чашечки.

В обычных условиях через обе почки, составляющие лишь 0,43 % массы тела человека, проходит около 25 % объема крови, выбрасываемой сердцем. Кровоток в коре почки достигает 4 – 5 мл/ мин на 1 г ткани – это наиболее высокий уровень органного кровотока. Особенность почечного кровотока заключается также в том, что, несмотря на существенные колебания артериального давления, кровоток в почках остается постоянным. Это обусловлено специальной системой саморегуляции кровообращения в них.

2. Процесс мочеобразования и его регуляция

Согласно современным представлениям, образование конечной мочи является результатом трех процессов: фильтрации, реабсорбции и секреции.

Процесс фильтрации воды и низкомолекулярных компонентов плазмы через стенки капилляров клубочка происходит только в том случае, если давление крови в капиллярах (около 70 мм рт. ст.) превышает сумму онкотического давления белков плазмы (около 30 мм рт. ст.) и давления жидкости (около 20 мм рт. ст.) в капсуле клубочка. Таким образом, эффек-

тивное фильтрационное давление, определяющее скорость клубочковой фильтрации, составляет около 20 мм рт. ст.

Фильтрат, поступивший в капсулу Шумлянского – Боумена, составляет первичную мочу, **которая по своему содержанию отличается от состава плазмы только отсутствием белков.** В сутки через почки человека протекает 1 500 – 1 800 л крови, и из каждых 10 л крови, проходящей через капилляры клубочков, образуется около 1 л фильтрата, что составляет в течение суток 150 – 180 л первичной мочи. Такая интенсивная фильтрация возможна только в условиях обильного кровоснабжения почек и при особом строении фильтрационной поверхности капилляров клубочка, в которых поддерживается высокое давление крови.

Канальцевая реабсорбция, или обратное всасывание, **происходит в извитых канальцах и петле Генле, куда поступает образовавшаяся первичная моча.** Из 150 – 180 л первичной мочи реабсорбируется около 148 – 178 л воды. В почечных канальцах остается небольшое количество жидкости – вторичная (конечная) моча, суточный объем которой равен около 1,5 л. Через собирательные трубки, почечные лоханки и мочеточники она поступает в мочевой пузырь. Такое значительное обратное всасывание объясняется тем, что общая суммарная площадь канальцев почек человека составляет 40 – 50 м², а длина всех извитых канальцев достигает 80 – 100 км. Длина канальцев одного нефрона не превышает 40 – 50 мм. Реабсорбции подвергаются, кроме воды, многие необходимые для организма органические (глюкоза, аминокислоты, витамины) и неорганические (ионы K⁺, Na⁺, Ca²⁺, фосфаты) вещества.

Канальцевая секреция осуществляется клетками канальцев, которые также способны выводить из организма некоторые вещества. Такие вещества слабо фильтруются или совсем не проходят из плазмы крови в первичную мочу (некоторые коллоиды, органические кислоты). Механизм канальцевой секреции состоит в том, что клетки эпителия нефрона захватывают названные вещества из крови и межклеточной жидкости и переносят их в просвет канальца. Другой вариант канальцевой секреции заключается в выделении в просвет канальцев новых органических веществ, синтезированных в клетках нефрона (мочевина, мочева кислота, уробилин и др.). Скорость каждого из этих процессов регулируется в зависимости от состояния организма и характера воздействия на него.

Регуляция мочеобразования **осуществляется нейрогуморальным путем.** Высшим подкорковым центром регуляции мочеобразования является гипоталамус. Импульсы от рецепторов почек по симпатическим нер-

вам поступают в гипоталамус, где вырабатывается **антидиуретический гормон (АДГ) (или вазопрессин)**, усиливающий реабсорбцию воды из первичной мочи и являющийся основным компонентом гуморальной регуляции. Этот гормон поступает в гипофиз, там накапливается и затем выделяется в кровь. Повышение секреции АДГ сопровождается увеличением проницаемости и извитых канальцев и собирательных трубок для воды. Усиленная реабсорбция воды при недостаточном ее поступлении в организм приводит к снижению диуреза; моча при этом характеризуется высокой концентрацией находящихся в ней веществ. При избытке воды в организме осмотическое давление плазмы падает. Через осмо- и ионорецепторы гипоталамуса и почек происходит рефлекторное снижение продукции АДГ и его поступления в кровь. В этом случае организм избавляется от избытка воды путем выделения большого количества мочи низкой концентрации. Существенное значение в гуморальной регуляции мочеобразования принадлежит гормону коры надпочечников альдостерону (из группы минералкортикоидов), который увеличивает реабсорбцию ионов натрия и секрецию ионов K^+ , уменьшая диурез.

Нервная регуляция мочеобразования выражена слабее, чем гуморальная, и осуществляется как условно-рефлекторным, так и безусловно-рефлекторным путем. В основном она происходит благодаря рефлекторным изменениям просвета почечных сосудов под влиянием различных воздействий на организм. Это ведет к сдвигам почечного кровотока и, следовательно, процесса мочеобразования. Условно-рефлекторное повышение диуреза на индифферентный раздражитель, подкрепленное повышенным потреблением воды, свидетельствует об участии коры больших полушарий в регуляции мочеобразования. Следует иметь в виду, что почки обладают высокой способностью к саморегуляции. Выключение высших корковых и подкорковых центров регуляции не приводит к прекращению мочеобразования.

3. Гомеостатическая функция почек

Поддержание почками постоянства объема и состава внутренней среды, прежде всего крови, осуществляется специальной системой рефлекторной регуляции, включающей специфические рецепторы, афферентные пути и нервные центры, где происходит переработка информации. Команды к почкам поступают по эфферентным нервам или гуморальным путем. Приспособление работы почек к изменяющимся условиям определяется преимущественным влиянием на клубочковый и канальцевый аппа-

рат различных гормонов (АДГ, альдостерон, паратгормон, инсулин, гастрин, тиреокальцитонин).

Почки являются основным органом осмо- и волюморегуляции (регуляции объема). Они обеспечивают выделение избытка воды из организма в виде гипотонической мочи при увеличенном содержании воды (**гипергидратации**) или задерживают воду и выводят мочу, гипертоническую по отношению к плазме крови, при обезвоживании организма (**дегидратации**). Эти особенности мочевыведения определяются активностью центральных и периферических осмо- и хеморецепторов и уровнем выделения АДГ из гипоталамуса.

В почках осуществляется синтез ряда биологически активных веществ (ренина, брадикинина, урокиназы, простагландинов и др.), которые участвуют в регуляции и поддержании постоянства внутренней среды организма, т.е. почки являются типичным органом внутренней секреции.

4. Мочевыведение и мочеиспускание

Образующаяся в почечных канальцах конечная моча по собирательным трубкам поступает в почечные лоханки, мочеточники и мочевой пузырь. Объем мочи в нем постепенно увеличивается, его стенки растягиваются. На начальном этапе заполнения пузыря напряжение его стенок не изменяется, и давление внутри его не растет. Когда объем мочи в пузыре достигает 250 – 300 мл, напряжение гладкомышечных волокон его стенок резко нарастает, давление жидкости в его полости достигает 15 – 16 см вод. ст. и наступает рефлекторный акт мочеиспускания.

Ведущим фактором, вызывающим раздражение механорецепторов мочевого пузыря, является именно растяжение его стенок и в меньшей степени – увеличение давления. Если поместить пузырь в капсулу, препятствующую его растяжению, то повышение давления внутри пузыря не вызывает соответствующих рефлекторных реакций. Возбуждение, возникшее при раздражении механорецепторов мочевого пузыря, поступает по афферентным нервам в крестцовый отдел спинного мозга, где находится рефлекторный центр мочеиспускания. **Эфферентная иннервация мочевого пузыря осуществляется симпатическими и парасимпатическими волокнами.** Импульсы, передающиеся по симпатическим волокнам, расслабляют мышцы пузыря и повышают тонус его жома, что способствует заполнению пузыря мочой и ее удержанию в нем. Противоположный эффект вызывают импульсы, поступающие по парасимпатическим волокнам, что приводит к более частому мочеиспусканию.

Спинальный центр мочеиспускания находится под контролем вышележащих отделов мозга: тормозящие влияния исходят из коры головного мозга и среднего мозга, возбуждающие – из гипоталамуса и варолиева моста. Первые позывы к мочеиспусканию появляются у взрослого человека, когда объем мочи в пузыре достигает 150 мл. Усиленный поток импульсов наступает при увеличении объема мочи в пузыре до 250 – 300 мл. При этом имеет место произвольное мочеиспускание. При дальнейшем повышении объема содержимого пузыря акт мочеиспускания становится непроизвольным.

5. Потоотделение

Потоотделение выполняет ряд важных функций в организме. Выделение пота освобождает организм от конечных продуктов обмена веществ; путем выведения воды и солей поддерживается постоянство осмотического давления, а также нормализуется температура тела вследствие теплоотдачи при испарении пота с поверхности кожи.

Пот содержит 98 – 99 % воды, минеральные соли (хлористый натрий и хлористый калий, сульфаты, фосфаты) и органические вещества (мочевину, мочевую кислоту, креатинин, гиппуровую кислоту). Плотность пота составляет 1,010 – 1,012. В среднем за сутки в условиях относительного физического и эмоционального покоя при комфортной температуре окружающей среды выделяется 500 – 600 мл пота.

Различают термическое и эмоциональное потоотделение. **Термическое потоотделение** происходит на всей поверхности тела, эмоциональное – на ладонях, подошвенной стороне стоп, в подмышечных впадинах, на лице и реже на других участках тела.

Интенсивность и скорость термического потоотделения находится в прямой зависимости от уровня повышения температуры окружающей среды. При температуре воздуха около 60 °С у человека в течение часа образуется около 2,5 л пота. В горячих цехах за рабочую смену выделение пота может составлять 10 – 12 л. Испарение пота в таких условиях имеет исключительное значение для поддержания температурного гомеостаза, т.к. на испарение 1 г воды с поверхности тела человека расходуется 2,43 кДж (0,58 ккал).

Эмоциональное (холодное) потоотделение возникает при различных психических реакциях (страхе, радости, гневе), умственном напряжении, т.е. факторах, не оказывающих существенного влияния на терморегу-

ляцию. Эмоциональное потоотделение в отличие от термического имеет очень короткий латентный период, быстро достигает максимума, соответствующего силе возбуждения, и также быстро прекращается с окончанием раздражения.

Потоотделение при физической работе представляет сочетание обоих видов – термического (вследствие повышения теплопродукции при мышечной деятельности) и эмоционального. Следовательно, интенсивность потоотделения при спортивной деятельности зависит как от ее характера, так и от эмоционального фона.

Образование пота является сложным секреторным процессом, находящимся под контролем нейрогуморальной регуляции. Иннервация потовых желез осуществляется симпатическими нервами, парасимпатические нервы потовые железы не иннервируют. Отличительной особенностью волокон симпатических нервов является то, что они выделяют в качестве медиатора не норадреналин, а ацетилхолин, т.е. действуют по механизму парасимпатических, холинэргических структур. Механизм эмоционального потоотделения отличается от теплового тем, что холодный пот выделяется под влиянием тех симпатических нервов, в синапсах которых выделяется норадреналин. Центры, регулирующие потообразование, расположены в спинном мозге и в гипоталамусе. Условнорефлекторно или при нагревании терморецепторов кожи импульсы поступают в соответствующие центры, и оттуда по симпатическим нервам возбуждение передается к потовым железам.

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 спортсмена является появление глюкозы в моче. Это происходит в результате активации процесса гликогенолиза под влиянием усиленного выделения адреналина надпочечниками, что приводит к повышению глюкозы в крови выше нормы.

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.

Материалы для самостоятельной подготовки

Вопросы к коллоквиуму и для самоконтроля

1. Какие органы участвуют в выведении из организма продуктов обмена веществ?
2. Перечислите основные функции почек.
3. Что является функциональной единицей почек?
4. Как устроен нефрон?
5. Как происходит процесс мочеобразования?
6. Какие процессы участвуют в образовании конечной мочи?
7. Чем первичная моча отличается от вторичной?
8. Какие вещества секретируют почки?
9. Какой объем первичной, вторичной мочи выделяет человек за сутки?
10. Каким образом осуществляется регуляция мочеобразования?
11. Какой отдел головного мозга является высшим подкорковым центром регуляции мочеобразования?
12. Какие гормоны снижают мочеобразование, а какие усиливают?
13. Приводит ли к прекращению мочеобразования выключение высших корковых и подкорковых центров?
14. В чем заключается гомеостатическая функция почек?
15. В каком отделе ЦНС находится рефлекторный центр мочеиспускания?
16. Перечислите, какие функции выполняет потоотделение.
17. Назовите состав пота.
18. Какие виды потоотделения вы знаете?
19. Как влияет мышечная работа на функции выделения?

Тесты

1. Выделительную функцию выполняют:
 - а. только почки;
 - б. почки, печень, кишечник, легкие, кожа;
 - в. почки, кожа.

2. Через органы выделения из организма удаляются:
 - а. мочеви́на, мочева́я кислота́, избыток воды;
 - б. избыток минеральных солей, мочева́я кислота́;
 - в. вода, углекислый газ, мочеви́на, мочева́я кислота́, избыток минеральных солей.

3. К органам мочевыделительной системы относятся:
 - а. почки, мочеточники, мочево́й пузырь;
 - б. почки, мочеточники, мочево́й пузырь, мочеиспускательный канал;
 - в. почки, мочево́й пузырь и мочеиспускательный канал.

4. Количество нефронов в почке составляет примерно:
 - а. 100 тыс.;
 - б. 500 тыс.;
 - в. 1 млн.

5. Нефрон состоит:
 - а. из капсулы, извитого канальца I порядка, петли Генле и извитого канальца II порядка;
 - б. из капсулы, извитого канальца I порядка, петли Генле;
 - в. из капсулы и петли Генле.

6. Расположение в почке капсул и канальцев следующее:
 - а. капсулы и канальцы – в корковом веществе почки;
 - б. капсулы – в корковом веществе, канальцы – преимущественно в мозговом веществе почки;
 - в. капсулы и канальцы в мозговом веществе почки.

7. В каждом нефроне между приносящей артериолой и отводящей венулой имеется:
 - а. одна сеть капилляров в углублении капсулы;
 - б. две сети капилляров: в углублении капсулы и оплетающая почечные канальцы;
 - в. одна сеть капилляров, оплетающая почечные канальцы.

8. Образование первичной мочи происходит:
 - а. в капсулах;
 - б. в извитых канальцах I и II порядка;
 - в. в петле Генле.

9. Давление крови в капиллярах клубочков составляет (мм рт. ст.):
 - а. 10 – 20;
 - б. 30 – 40;
 - в. 70 – 80.

10. В первичной моче содержатся:
 - а. все компоненты плазмы крови за исключением белков;
 - б. все компоненты плазмы без исключения;
 - в. все компоненты плазмы, кроме фибриногена.

11. Объем образуемой за сутки первичной мочи составляет (л):
- а. 30 – 50;
 - б. 150 – 180;
 - в. 200 – 250.
12. Образование вторичной мочи осуществляется:
- а. в почечных канальцах;
 - б. только в извитых канальцах I и II порядков;
 - в. только в петле Генле.
13. Действие антидиуритического гормона на работу почки проявляется:
- а. в усилении выделения избытка солей из крови в канальцы;
 - б. в усилении обратного всасывания воды из канальцев в капиллярную сеть;
 - в. в уменьшении выделения солей из крови в канальцы.

РЕЙТИНГОВАЯ СИСТЕМА ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ СТУДЕНТОВ

Контроль знаний студентов – одно из основных условий повышения качества обучения.

Повышение эффективности и качества обучения предусматривает оценку результатов деятельности обучения не только с точки зрения усвоения знаний, но и конкретных умений, которые необходимы для использования в профессиональной деятельности.

Контроль должен быть целенаправленным, объективным, всесторонним, регулярным и индивидуальным.

Практическое применение различных форм контроля (устного, письменного, тестового и др.) завершается определенными оценками. Для обучаемого оценка дает возможность установить уровень достижения поставленных перед ним учебных целей, для преподавателя – определить эффективность обучения и внести, в случае необходимости, коррективы в учебный процесс. В идеале оценка обобщает уровень знаний студентов, его прилежание, умение построить ответ. Однако известно, что при оценке одного человека другим всегда существует субъективность, особенно при оценке личностных качеств, общественной активности студента и т.п. Поэтому в отечественной и зарубежной практике с целью объективности оценки знаний применяется метод, называемый рейтингом.

Кроме того, введение рейтинговой системы оценки знаний студентов при изучении курса «Физиологии» ставит перед собой и другие цели: способствовать повышению заинтересованности студентов в изучении предмета, их стремлению качественно готовиться к практическим занятиям, предупредить отставание, обеспечить активную самостоятельную работу каждого студента и возможность официально поощрять активно занимающихся студентов.

Индивидуальность контроля требует оценки знаний, умений и навыков каждого студента. В настоящее время принята оценка знаний учащихся по десятибалльной шкале. Итоговый рейтинг студента складывается из рубежного рейтинга (текущий рейтинг плюс баллы за посещение занятий) и рейтинга экзамена (табл. 7). Текущий рейтинг состоит из оценки (по 10-ти балльной системе) усвоения знаний (письменная работа, коллоквиум, тестовые задания) по каждой предметной теме, изучаемой в семестре (8 предметных тем).

Для оценки усвоения знаний установлен коэффициент значимости ($K_{зн}$) 0,4, для оценки посещаемости занятий – 0,22. Максимальный рубежный рейтинг составляет 40 баллов.

Для оценок экзамена предлагается коэффициент значимости 3. Максимальный рейтинг экзамена составляет 60 баллов. (3 x (10+10)).

Соотношение между рубежным рейтингом и итоговым составляет 40:60, что, с одной стороны, повышает значимость оценки на экзамене, а с другой – стимулирует студента успешно заниматься на практических занятиях в течение семестра.

Таблица 7

Вариант максимального рейтинга студента по дисциплине «Физиология»

Форма учебно-познавательной деятельности студентов	Коэффициент значимости	Оценка усвоения знаний	Количество лекций, баллов	Рейтинг
Посещение лекций	0,22		18	4
Посещение практических занятий	0,22		18	4
Усвоение знаний	0,40	4 – 10, 8 тем	80	32
Рубежный рейтинг				40
Экзамен			Оценка	Рейтинг
Вопрос 1	3		10	30
Вопрос 2	3		10	30
Итог			Превосходно	100

Максимальная сумма баллов в итоговом рейтинге составляет 100. Оценка «превосходно» (10 баллов) выставляется при итоговом рейтинге 95 – 100 баллов, оценка «отлично» (9 баллов) – при 88 – 94, «почти отлично» (8 баллов) – при 78 – 87, «очень хорошо» (7 баллов) – при 69 – 77, «хорошо» (6 баллов) – при 60 – 68, «почти хорошо» (5 баллов) – при 51 – 59, «удовлетворительно» (4 балла) – при итоговом рейтинге 45 – 50.

Если рубежный рейтинг студента составляет < 21 балла, он не допускается к экзамену без соответствующей отработки предметных тем.

Студент может повысить свой рейтинг за счет рейтинга творческого. Так, за каждый доклад на научной конференции либо за печатную работу начисляется 5 баллов, за изготовление наглядных пособий, таблиц – 3 балла.

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Модуль 1

Общая физиология ЦНС

1 г 2 г 3 д 4 в 5 а 6 б 7 а 8 в 9 а 10 а

Модуль 2

Частная физиология ЦНС

1 а 2 б 3 б 4 д 5 а 6 б 7 б 8 а 9 в

Модуль 3

Физиология вегетативной нервной системы

1 а 2 г 3 б 4 б 5 в 6 а 7 г 8 а

Модуль 4

Интегративные функции ЦНС

1 г 2 б 3 б 4 б 5 в 6 а 7 в 8 г 9 г 10 в

Модуль 7

Физиология сенсорных систем

1 а 2 г 3 б 4 б 5 д 6 в 7 б 8 г 9 б 10 в 11 б 12 б

Модуль 8

Физиология эндокринной системы

1 б 2 б 3 б 4 б 5 б 6 а 7 а 8 а 9 в 10 б 11 г

Модуль 9

Физиология системы крови и кровообращения

1 в 2 б 3 б 4 в 5 б 6 б 7 в 8 а 9 а
10 в 11 б 12 б 13 в 14 в 15 а 16 б 17 в 18 б
19 б 20 в 21 б 22 в 23 б 24 в 25 в 26 б 27 б
28 в 29 в 30 б 31 а 32 а 33 а 34 а 35 в 36 а
37 б 38 б

Модуль 10
Физиология дыхания

1 Г	2 Г	3 а	4 в	5 б	6 б	7 б
8 б	9 в	10 б	11 в	12 б	13 в	14 а

Модуль 11
Физиология пищеварения

1 Г	2 б	3 в	4 б	5 Г	6 в	7 б
8 б	9 в	10 д	11 б	12 б	13 б	14 б
15 в	16 б	17 а	18 в	19 б	20 Г	21 б

Модуль 12
Обмен веществ и энергии

1 в	2 в	3 б	4 в	5 б	6 б	7 б	8 б
9 в	10 в	11 б	12 в	13 а	14 б	15 б	16 в

Модуль 14
Физиология выделительной системы

1 б	2 в	3 б	4 в	5 а	6 б	7 б
8 а	9 в	10 а	11 б	12 а	13 б	

ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВОПРОСОВ К ЭКЗАМЕНАМ

Осенний семестр

1. Предмет и основные задачи физиологии человека. Связь физиологии с другими науками. Физиология и спорт.
2. История развития физиологии.
3. Развитие методов физиологических исследований.
4. Роль И. П. Павлова и других отечественных ученых в развитии физиологии. Физиология целостного организма.
5. Основные физиологические категории. Нервные и гуморальные механизмы регуляции функций.
6. Биоэлектрическая активность живых клеток. Основные функциональные характеристики возбудимых тканей.
7. Мембранный потенциал. Природа потенциала покоя.
8. K^+ - Na^+ -насос мембраны. Активный и пассивный ионный транспорт.
9. Потенциал действия. Ионный механизм потенциала действия.
10. Механизмы проведения возбуждения вдоль нервных и мышечных волокон. Местные токи.
11. Основные функции ЦНС. Нейрон как основная структурная и функциональная единица ЦНС.
12. Основные функции нейронов. Типы нейронов.
13. Механизмы связи между нейронами. Структура синапсов. Возбуждающие и тормозящие синапсы.
14. Особенности проведения возбуждения в ЦНС.
15. Рефлекторная деятельность ЦНС. Нервные центры.
16. Торможение в ЦНС.
17. Постсинаптическое и пресинаптическое торможение.
18. Принципы координационной деятельности ЦНС.
19. Принцип доминанты.
20. Спинной мозг. Нейронная организация. Функции спинного мозга.
21. Функции заднего и среднего мозга.
22. Функции промежуточного мозга.
23. Мозжечок. Нейронная организация. Функции мозжечка.
24. Неспецифическая система мозга, ее функции.
25. Базальные ядра, их функции.
26. Лимбическая система мозга.
27. Вегетативная нервная система. Функциональная организация ВНС.
28. Функции симпатической нервной системы

29. Функции парасимпатической нервной системы.
30. Вегетативные рефлексы.
31. Кора больших полушарий. Нейронная организация. Функциональные единицы коры.
32. Функциональное значение различных корковых полей.
33. Сенсорные и моторные зоны коры больших полушарий.
34. Парная деятельность и доминирование полушарий.
35. Электрическая активность коры больших полушарий. Электроэнцефалограмма.
36. Кровоснабжение мозга. Гематоэнцефалический барьер.
37. Высшая нервная деятельность. Различия условных и безусловных рефлексов.
38. Условия образования и разновидности условных рефлексов.
39. Торможение условных рефлексов.
40. Типы ВНД.
41. 1 и 2 сигнальная системы.
42. Динамический стереотип.
43. Функции и свойства скелетных мышц. Иннервация мышц.
44. Одиночное сокращение. Суммация сокращений и тетанус.
45. Электромиограмма.
46. Двигательные единицы, их характеристика.
47. Мышечное волокно. Структура миофибрилл и их изменения при сокращении.
48. Механизм сокращения и расслабления мышечного волокна.
49. Роль потенциала действия в возникновении мышечного сокращения.
50. Морфофункциональные основы мышечной силы.
51. Композиция мышечных волокон.
52. Тонус мышц. Режимы работы мышцы.
53. Энергетика мышечного сокращения.
54. Суммация возбуждения.
55. Произвольные движения. Общая схема управления движениями.
56. Рефлекторное кольцевое регулирование и программное управление движениями.
57. Функциональные блоки мозга, участвующие в регуляции движений.
58. Роль различных отделов ЦНС в регуляции позно-тонических реакций.
59. Рефлексы поддержания позы (установочные).

60. Роль спинного мозга и подкорковых отделов ЦНС в регуляции движений.
61. Роль различных отделов коры больших полушарий в регуляции движений. Речевая регуляция движений.
62. Нисходящие моторные системы.

Весенний семестр

1. Сенсорные системы. Основные принципы строения сенсорных систем.
2. Общий план организации и функции сенсорных систем.
3. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов.
4. Свойства рецепторов.
5. Кодирование информации в сенсорных системах.
6. Зрительная сенсорная система. Общий план организации.
7. Оптическая система глаза и преломление света (рефракция).
8. Фоторецепция.
9. Функциональные характеристики зрения.
10. Слуховая сенсорная система. Общий план организации.
11. Функции наружного, среднего и внутреннего уха.
12. Физиологический механизм восприятия звука.
13. Вестибулярная сенсорная система. Общий план организации. Влияние на другие функции организма.
14. Функционирование вестибулярного аппарата.
15. Двигательная сенсорная система. Общий план организации. Функционирование проприорецепторов.
16. Сенсорные системы кожи, внутренних органов, вкуса и обоняния.
17. Обработка сенсорной информации в проводниковых отделах.
18. Обработка информации на корковом уровне. Значение деятельности сенсорных систем в спорте.
19. Общая характеристика эндокринной системы.
20. Функции гипофиза. Характеристика гормонов гипофиза.
21. Функции надпочечников. Выделяемые ими гормоны.
22. Функции щитовидной и паращитовидной желез.
23. Эндокринные функции поджелудочной железы.
24. Функции половых желез. Гормоны вилочковой железы и эпифиза.
25. Изменения эндокринных функций при различных состояниях.
26. Понятие о системе крови. Гомеостаз.
27. Физиологические функции крови.

28. Состав и основные параметры крови.
29. Функции эритроцитов. Гемоглобин.
30. Функции лейкоцитов и тромбоцитов.
31. Физико-химические свойства плазмы крови.
32. Переливание крови. Группы крови. Резус-фактор.
33. Функции сердца и его основные физиологические свойства.
34. Электрокардиограмма.
35. Гемодинамика. Объемная и линейная скорости движения крови. Кровяное давление.
36. Регуляция системы крови. Регуляция сердечно-сосудистой системы.
37. Физиология дыхания. Внешнее дыхание (вентиляция легких). Легочные объемы.
38. Обмен газов в легких. Транспорт газов кровью.
39. Регуляция дыхания.
40. Обмен газов между кровью и тканями.
41. Пищеварение. Общая характеристика пищеварительных процессов.
42. Пищеварение в ротовой полости и желудке.
43. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке. Функции печени.
44. Пищеварение в тонком и толстом кишечнике.
45. Всасывание продуктов переваривания пищи. Нервная регуляция процессов пищеварения.
46. Общая характеристика обмена веществ и энергии. Обмен белков.
47. Обмен углеводов.
48. Обмен липидов.
49. Обмен воды и минеральных веществ. Витамины.
50. Обмен энергии в организме.
51. Регуляция обмена веществ и энергии.
52. Общая характеристика выделительных процессов. Функции почек.
53. Процесс мочеобразования и его регуляция.
54. Гомеостатическая функция почек.
55. Мочевыведение и мочеиспускание.
56. Потоотделение.
57. Тепловой обмен. Температура тела человека. Изотермия.
58. Механизмы теплообразования.
59. Механизмы теплоотдачи.
60. Регуляция теплообмена.
61. Свертывание крови.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Солодков, А. С. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная: учебник / А. С. Солодков, Е. В. Сологуб. – М. : Терра – Спорт, Олимпия Пресс, 2001. – 520 с.
2. Физиология человека: учебник (курс лекций) / под ред. Н. А. Агаджаняна, В. И. Циркина. – СПб. : СОТИС, 1998. – 516 с.
3. Физиология человека / под ред. Г. И. Косицкого. – М. : Медицина, 1985. – 544 с.
4. Физиология человека: учебник для вузов физкультуры и факультетов физвоспитания педагогических вузов / под общ. ред. В. И. Тхоревского. – М. : Физкультура, образование и наука, 2001. – 492 с.
5. Фомин, Н. А. Физиология человека / Н. А. Фомин. – М. : Просвещение, 1995. – 416 с.
6. Физиология человека: учебник для ин-тов физкультуры. / под ред. Н. В. Зимкина. – 5-е изд. – М. : Физкультура и спорт, 1975. – 496 с.
7. Физиология человека. В 4 т. Т. 1: [пер. с англ.] / под ред. Р. Шмидта, Т. Тевса. – М. : Мир, 1986. – 272 с.
8. Физиология человека. В 4 т. Т. 2: [пер. с англ.] / под ред. Р. Шмидта, Т. Тевса. – М. : Мир, 1986. – 240 с.
9. Физиология человека. В 4 т. Т. 3: [пер. с англ.] / под ред. Р. Шмидта, Т. Тевса. – М. : Мир, 1986. – 288 с.
10. Физиология человека. В 4 т. Т. 4: [пер. с англ.] / под ред. Р. Шмидта, Т. Тевса. – М. : Мир, 1986. – 312 с.
11. Батуев, А. С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: учебник / А. С. Батуев. – СПб. : Питер, 2005. – 317 с.
12. Богданов, А. В. Физиология центральной нервной системы: курс лекций / А. В. Богданов. – М. : УРАО, 2002. – 148 с.
13. Смирнов, В. М. Физиология центральной нервной системы: учеб. пособие / В. М. Смирнов, В. Н. Яковлев. – М. : Академия, 2004. – 352 с.
14. Кочетков, А. Г. Организация и проведение контроля качества учебного процесса на кафедре: метод. рекомендации / А. Г. Кочетков. – Н. Новгород : Изд-во НГМА, 1997.
15. Жук, О. Л. Основы педагогики / О. Л. Жук, И. И. Казимирская, А. И. Жук, Е. А. Коновальчик. – Мн., 2003. – 54 с.
16. Шалапенок, Е. С. Тесты по биологии / Е. С. Шалапенок, Л.В. Камлюк, Н. Д. Лисов. – М. : Айрис-пресс, 2003. – 384 с.

Дополнительная

17. Спортивная физиология: учебник для ин-тов физкультуры / под ред. Я. М. Коца. – М. : Физкультура и спорт, 1986. – 240 с.
18. Смирнов, В. М. Физиология физического воспитания и спорта: учебник для студентов средних и высших учебных заведений / В. М. Смирнов, В. И. Дубровский. – М. : Владос – Пресс, 2002. – 608 с.
19. Физиология мышечной деятельности / под ред. Я. М. Коца. – М. : Физкультура и спорт, 1982. – 256 с.
20. Котляр Б. И. Физиология центральной нервной системы / Б. И. Котляр, В. В. Шульговский. – М. : Медицина, 1979. – 360 с.

21. Келина, Н. Ю. Физиология человека: конспект лекций / Н. Ю. Келина, Н. В. Безручко. – Пенза, 2005. – 144 с.
22. Основы физиологии человека: метод. указания к практическим работам / Сост. Л. М. Хурнова. – Пенза, 2003. – 12 с.
23. Сапин, М. Р. Анатомия и физиология детей и подростков: учеб. пособие / М. Р. Сапин, З. Г. Брыксина. – М. : Академия, 2002. – 456 с.
24. Шостак, В. И. Физиология психической деятельности человека: учеб. пособие / В. И. Шостак, С. А. Лытаев; под общ. ред. А. А. Крылова. – СПб., 1999. – 128 с.
25. Шульговский, В. В. Физиология центральной нервной системы / В. В. Шульговский. – М. : 1997.
26. Смирнов, В. М. Физиология центральной нервной системы / В. М. Смирнов, В. Н. Яковлев. – М. : 2002.
27. Физиология человека / под ред. В. М. Смирнова. – М. : 2001.
28. Общая и частная физиология нервной системы: руководство по физиологии. – Л. : 1969
29. Батуев, А. С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: учебник / А. С. Батуев. – СПб. : Питер, 2005. – 317 с.
30. Данилова, Н. Н. Физиология высшей нервной деятельности : учебник / Н. Н. Данилова, А. А. Крылова.
31. Физиология высшей нервной деятельности: хрестоматия. – М. : 1999. – 336 с.
32. Шульговский, В. В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии: учебник / В. В. Шульговский. – М. : Академия, 2003. – 464 с.
33. Фундаментальная и клиническая физиология: учебник для студентов вузов / под ред. А. Г. Камкина, А. А. Каменского. – М. : Академия, 2004. – 1 072 с.
34. Основы физиологии человека: учебник для вузов. В 3 т. / под ред. акад. РАМН Б. И. Ткаченко. – СПб. : 1994.
35. Логинов, А. В. Физиология с основами анатомии человека / А. В. Логвинов. – М. : 1988. – 496 с.
36. Румянцева, М. В. Руководство к практическим занятиям по физиологии с основами анатомии человека / М. В. Румянцева, Т. Н. Лосева, Т. П. Бунина. – М. : 1986. – 272 с.
37. Коробков, А. В. Атлас по нормальной физиологии / А. В. Коробков, С. А. Чеснокова. – М. : 1986. – 351 с.
38. Рохлов, В. С. Практикум по анатомии и физиологии человека / В. С. Рохлов, В. И. Сивоглазов. – М. : Academia, 1999. – 160 с.
39. Практикум по нормальной физиологии / под ред. проф. Н. А. Агаджаняна, А. В. Коробкова. – М. : ВШ, 1983. – 328 с.
40. Филин, В. П. Основы юношеского спорта / В. П. Филин, Н. А. Фомин. – М. : 1980.
41. Фарфель, В. С. Физиология спорта / В. С. Фарфель. – 1966. – 384 с.
42. Нашвили, Ш. М. Обучение. Оценка. Отметка / Ш. М. Нашвили. – М. : Знание, 1980.
43. Ильина, Т. А. Педагогика: курс лекций: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов / Т. А. Ильина. – М. : Просвещение, 1984.
44. Педагогика: учеб. пособие для студ. пед. ин-тов / под ред. Ю. К. Бабанского. – М. : Просвещение, 1988.
45. Судаков, К. В. Функциональные системы организма / К. В. Судаков. – Витебск : 1988. – 64 с.

Учебное издание

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
для студентов специальности 1-03 02 01
«Физическая культура»

В 2-х частях

Часть 1

Составитель

АПРАСЮХИНА Наталья Ивановна

Научный редактор *К. И. Прощаев*

Редактор *Т. А. Дарьянова*

Дизайн обложки *И. С. Васильевой*

Подписано в печать 21.04.07. Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Печать трафаретная. Усл. печ. л. 16,71. Уч.-изд. л. 16,54. Тираж 120 экз. Заказ 410.

Издатель и полиграфическое исполнение –
Учреждение образования «Полоцкий государственный университет»

ЛИ № 02330/0133020 от 30.04.04

ЛП № 02330/0133128 от 27.05.04

211440, г. Новополоцк, ул. Блохина, 29