



В.В. Зинчук О.А. Балбатун  
Ю.М. Емельянчик

# НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

## Краткий курс

Под редакцией В.В. Зинчука

Допущено  
Министерством образования Республики Беларусь  
в качестве учебного пособия для студентов  
высших учебных заведений по специальностям  
«Лечебное дело», «Педиатрия»



Минск  
«Вышэйшая школа»

УДК 612(075.8)  
ББК 28.073я73  
363

**Рецензенты:** кафедра нормальной физиологии Гомельского государственного медицинского университета (заведующий кафедрой доктор медицинских наук, профессор *Э.С. Питкевич*); профессор кафедры нормальной физиологии Белорусского государственного медицинского университета, доктор медицинских наук *В.А. Переверзев*

*Все права на данное издание защищены. Воспроизведение всей книги или любой ее части не может быть осуществлено без разрешения издательства.*

**Зинчук, В. В.**

363 **Нормальная физиология. Краткий курс : учеб. пособие / В. В. Зинчук, О. А. Балбатун, Ю. М. Емельянчик; под ред. В. В. Зинчука. – Минск : Выш. шк., 2010. – 431 с. : ил.**

ISBN 978-985-06-1804-7.

Изложен материал по основным разделам нормальной физиологии в виде таблиц, графиков, рисунков и схем. В каждой главе имеется глоссарий. В конце приведен предметный указатель.

Для студентов медицинских вузов.

УДК 612(075.8)  
ББК 28.073я73

ISBN 978-985-06-1804-7

©Зинчук В.В., Балбатун О.А.,  
Емельянчик Ю.М., 2010  
© Издательство «Вышэйшая школа», 2010

## ПРЕДИСЛОВИЕ

---

Книга предназначена для более эффективного изучения курса нормальной физиологии студентами лечебного факультета медицинских вузов, а также другими учащимися, изучающими данный предмет. Авторский коллектив использовал собственный опыт преподавания данной дисциплины, а также современные достижения физиологической науки, методические подходы и учебные издания.

Близкие по концептуальному подходу книги выходили на территории СНГ и дальнего зарубежья (С.А. Чеснокова, С.А. Шастун, Н.А. Агаджанян. «Атлас по нормальной физиологии». М., 2007; В.Б. Брин. «Физиология человека в схемах и таблицах». Ростов н/Д, 1999; А. Despopoulos, S. Silbernagl, R. Gay, A. Rothenburger. «Color Atlas of Physiology», 2003; W.Z. Traczyk. «Fizjologia czlowieka w zarysie», 2007). В Республике Беларусь практически не издавались подобные учебные пособия, которые в полном объеме охватывали бы весь курс рассматриваемой дисциплины. В сравнении с уже имеющимися русскоязычными изданиями в данной книге сделан акцент на изложение современных достижений науки за последнее десятилетие в лаконичной форме.

Пособие состоит из 13 разделов, каждый из которых включает глоссарий и визуально-информационную часть (таблицы, графики, рисунки и схемы). Каждый раздел в доступной форме излагает базисные сведения об основных физиологических закономерностях и процессах в организме человека. По своему содержанию в основных разделах пособия адекватно отражается распределение материала по лекционному курсу и циклу практических занятий, более доступно и современно излагаются различные аспекты таких сложных вопросов, как регуляция и клеточная сигнализация, межклеточные взаимодействия. Каждая физиологическая функция рассматривается на молекулярном, клеточном, органном и системном уровнях, благодаря

чему формируется целостное представление о той или иной деятельности организма. Уделено особое внимание собственным научным достижениям и вкладу отечественных ученых в развитие физиологии. При изложении материала нами использовалась общепринятая терминология и стандарт изложения предмета.

В конце книги приведен предметный указатель, позволяющий читателю точно ориентироваться в излагаемом материале.

Считаем необходимым выразить слова благодарности преподавателям и лаборантам нашей кафедры, принимавшим участие в обсуждении содержания вопросов и их техническом оформлении. Авторский коллектив будет признателен за конструктивные замечания и предложения, направленные на улучшение книги.

*В.В. Зинчук*

## **СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ**

---

АД – артериальное давление  
АДФ – аденозиндифосфорная кислота  
АКТГ – адренкортикотропный гормон  
АТФ – аденозинтрифосфорная кислота  
ВНД – высшая нервная деятельность  
ДО – дыхательный объем  
ЖЕЛ – жизненная емкость легких  
ЖКТ – желудочно-кишечный тракт  
КЕ – кислородная емкость крови  
МОД – минутный объем дыхания  
МОК – минутный объем кровообращения  
МП – мембранный потенциал  
ПД – потенциал действия  
СОЭ – скорость оседания эритроцитов  
СТГ – соматотропный гормон  
ЦНС – центральная нервная система  
ЧСС – частота сердечных сокращений  
ЭКГ – электрокардиограмма  
ЭЭГ – электроэнцефалограмма  
MetHb – метгемоглобин  
Rh – резус-фактор  
Hb – гемоглобин  
HbCO – карбоксигемоглобин  
HbCO<sub>2</sub> – карбгемоглобин  
pH – водородный показатель  
pO<sub>2</sub> – парциальное давление кислорода  
pCO<sub>2</sub> – парциальное давление углекислого газа

## ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФИЗИОЛОГИИ

### 1.1. Глоссарий

**Нормальная физиология** – наука, изучающая основные закономерности и механизмы регуляции функционирования организма в целом и отдельных его составляющих во взаимодействии с окружающей средой, организацию жизненных процессов на различных структурно-функциональных уровнях. Основная задача физиологии состоит в проникновении в логику жизни организма (Ю.В. Наточин, 2008).

**Общая физиология** – раздел дисциплины, который изучает фундаментальные закономерности реагирования организма на воздействие среды, основные его процессы и механизмы.

**Частная физиология** – раздел, который изучает закономерности и механизмы функционирования отдельных систем, органов и тканей организма.

**Физиология клетки** – раздел, изучающий основные закономерности функционирования клетки.

**Сравнительная и эволюционная физиология** – раздел, который исследует особенности функционирования различных видов и одного и того же вида, находящихся на разных этапах индивидуального развития.

**Экологическая физиология** – раздел, который изучает особенности функционирования организма в различных физико-географических зонах, в разные временные периоды, физиологические основы адаптации к природным факторам.

**Физиология трудовой деятельности** – раздел, который изучает закономерности функционирования организма при выполнении физической и другой работы.

**Спортивная физиология** – раздел, который изучает закономерности функционирования организма в процессе занятий

различными видами физической культуры на любительском или профессиональном уровне.

**Патологическая физиология** – наука об общих закономерностях возникновения, развития и течения болезнетворных процессов в организме.

**Эксперимент** – метод получения новой информации о причинно-следственных отношениях между явлениями и процессами в контролируемых и управляемых условиях. **Острым** называется эксперимент, реализуемый относительно коротковременно. **Хроническим** называется эксперимент, протекающий длительно (дни, недели, месяцы, годы).

**Наблюдение** – метод получения информации путем непосредственной, как правило, визуальной регистрации физиологических явлений и процессов, происходящих в определенных условиях.

**Методика** – совокупность манипуляций, выполнение которых обеспечивает получение необходимых результатов в соответствии с поставленной задачей.

**Аналитико-синтетический метод исследования** – способ изучения функционирования организма целостно, в единстве и взаимосвязи всех его составляющих.

**Ткань** – эволюционно сложившаяся система клеток и неклеточных структур, объединенных общностью строения, функции и происхождения.

**Орган** – часть организма в виде комплекса тканей, сложившегося в процессе эволюционного развития и обеспечивающего выполнение определенной функции.

**Организм** – сложная структурно-функциональная организация, осуществляющая постоянно обмен веществ, энергии и информации с окружающей средой в процессе своего развития, характеризующаяся постоянством внутренней среды.

✓ **Функция** – специфическая активность различных структур, обеспечивающих жизнедеятельность целого организма.

**Физиологический механизм** – совокупность различных процессов, обеспечивающих формирование определенной функции.

**Регуляция функций** – направленное изменение активности работы органов, тканей, клеток для достижения полезного результата согласно потребностям организма в различных условиях жизнедеятельности.

**Регуляция по отклонению** – механизм, при котором любое изменение оптимального уровня регулируемого показателя инициирует деятельность соответствующих компонентов функ-

стаз и обеспечивая все адаптивные процессы. Различают физическое, психическое, социальное здоровье.

**Определение функциональных резервов** – оценка устойчивости организма к действию каких-либо факторов, осуществляемая с помощью функциональных проб. Обычно учитывают ответ на ту или иную величину дозированной нагрузки, ее выраженность, продолжительность. В пробах с физической нагрузкой чаще всего подсчитывают частоту пульса (до нагрузки, во время или после нее), измеряют артериальное давление, определяют максимальную дистанцию пробега за данный промежуток времени. Для оценки состояния здоровья также используются Гарвардский степ-тест, тест Купера, проба с субмаксимальной физической нагрузкой и др.

**Тесты на восстановление** – методы оценки физической работоспособности, которые основаны на измерении и определении времени восстановления после стандартной физической нагрузки параметров сердечно-сосудистой и дыхательной систем: *проба В.В. Ториневского* (60 подскоков в течение 30 с), *проба Котова – Дешина* (3-минутный бег на месте со скоростью 180 шаг/мин), после выполнения которых измеряют АД, ЧСС в конце 1-й, 2-й, 3-й и 4-й мин. Широкое распространение также получила *проба Мастера*, в которой регистрируются данные параметры после определенного количества подъемов на стандартную двойную ступеньку в течение 1,5 мин.

**Тест Купера** – методика, при которой испытуемому необходимо пробежать или пройти как можно большее расстояние в течение 12 мин (примерные нормы: 2,5–2,7 км в возрасте до 30 лет, 2,25–2,64 км – в 30–39 лет, 2,2–2,4 км – в 40–49 лет, 2,0–2,4 км – более 50 лет).

**Проба с субмаксимальной нагрузкой** – методика оценки резерва сердечно-сосудистой, дыхательной систем и состояния системы крови. Испытуемый подвергается нагрузке на велоэргометре, при которой частота сердечных сокращений возрастает до 170 в минуту. Величина развиваемой мощности, при которой пульс возрастает до 170 в минуту, характеризует физическую работоспособность.

**Гарвардский степ-тест** – методика определения ЧСС после восхождения на ступеньку высотой 34–50 см в течение 2–5 мин в зависимости от пола и возраста (для мужчин и для женщин – 50 и 43 см, соответственно с частотой 30 подъемов в минуту в течение 5 мин) характеризует восстановительный

период после физической нагрузки. Результаты тестирования рассчитываются по формуле.

**Росто-весовое соотношение** – критерий состояния здоровья человека, характеризующий интенсивность обмена веществ всех органов и тканей. Нарушения обмена веществ отражают патологию регуляторных механизмов. Нарушение росто-весового соотношения может быть и следствием избыточного или недостаточного питания.

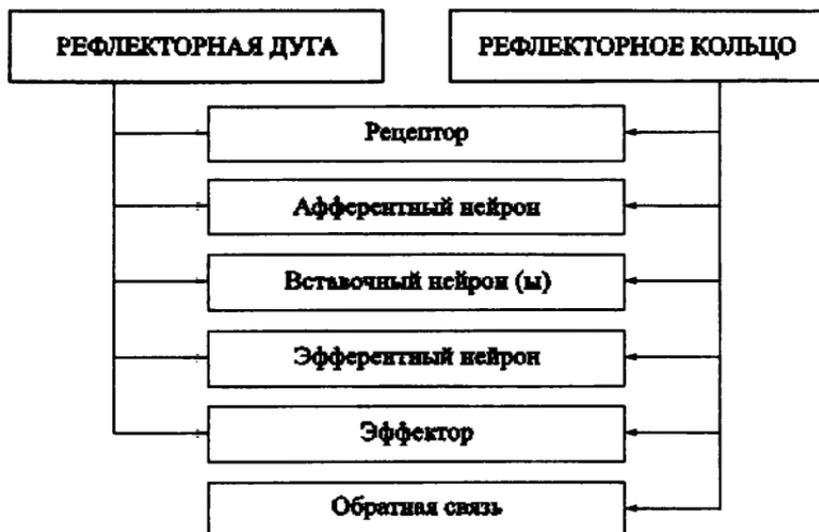
**Возрастная физиология** – раздел физиологии, который изучает закономерности развития физиологических функций организма на протяжении различных периодов жизни.

**Старение** – процесс возникновения недостаточности физиологических функций организма вследствие действия внешних и внутренних факторов. Различают понятия *календарный* (т.е. фактически прожитое время) и *биологический* (т.е. фактические состояния различных функциональных систем организма) возраст.

## 1.2. Основные разделы физиологии и ее прикладной части

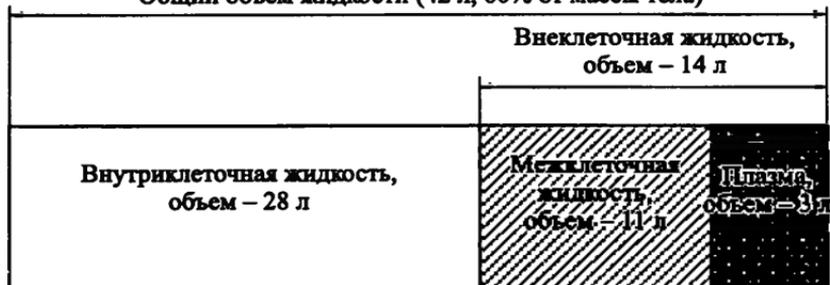


### 1.3. Рефлекторная дуга и рефлекторное кольцо

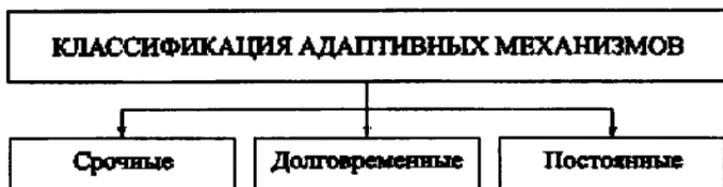


### 1.4. Распределение воды в компартаментах организма

Общий объем жидкости (42 л, 60% от массы тела)



### 1.5. Классификация адаптивных механизмов



## 1.6. Классификация биоритмов человека

Характеристика	Продолжительность
Ультрадианные (уровень работоспособности, гормональные сдвиги и др.)	16 ± 4 ч
Циркадианные (уровень работоспособности, интенсивность метаболизма и деятельности внутренних органов и др.)	24 ± 4 ч
Инфранианые	28 ч – 4 суток
Околонеделные (циркасептанные) (например, уровень работоспособности)	7 ± 3 суток
Околomesячные (циркатригинтанные)	30 ± 5 суток
Ультраннулярные	Несколько месяцев
Цирканнуальные	Около одного года

## 1.7. Оценка уровня функционального состояния (УФС)

$$\text{УФС} = \frac{700 - 3 \cdot \text{ЧСС} - 2,5 \cdot \text{АД}_{\text{средн}} - 2,7 \cdot \text{В} + 0,28 \cdot \text{Вес}}{350 - 2,6 \cdot \text{В} + 0,21 \cdot \text{Рост}},$$

где В – возраст (полных лет); АД<sub>средн</sub> – среднее артериальное давление; ЧСС – частота сердечных сокращений.

Полученные результаты сопоставляются с данными для мужчин и женщин.

УФС	Мужчины	Женщины
Низкий	0,225–0,375	0,157–0,260
Ниже среднего	0,376–0,525	0,261–0,365
Средний	0,526–0,675	0,366–0,475
Выше среднего	0,679–0,825	0,476–0,575
Высокий	0,826 и более	0,576 и более

## 1.8. Формула Брока (для определения должной, т.е. соответствующей росту, массы тела)

$$M (\text{кг}) = \text{Рост (см)} - 100.$$

Более точной формулой должной массы тела является:

$$\text{для мужчин: } M \approx \left( \frac{\text{Рост (см)} \cdot 4}{2,54} - 128 \right) \cdot 0,453;$$

для женщин:  $M \approx \left( \frac{\text{Рост (см)} \cdot 3,5}{2,54} - 108 \right) \cdot 0,453.$

### 1.9. Индекс Гарвардского степ-теста (ИГСТ), оценка его результатов

$$\text{ИГСТ} = \frac{t \cdot 100}{2 \cdot (f_1 + f_2 + f_3)},$$

где  $t$  – время выполнения физической нагрузки;  $f_1, f_2, f_3$  – суммарное число сердечных сокращений за первые 30 с каждой минуты после нагрузки.

Значение (усл. ед.)	Оценка
< 55	Неудовлетворительная
55–64	Ниже средней
65–79	Средняя
80–89	Хорошая
90 и более	Отличная

### 1.10. Схема функциональной системы по П.К. Анохину



## | ФИЗИОЛОГИЯ КРОВИ

## 2.1. Глоссарий

**Внутренняя среда организма** – совокупность жидкостей (кровь, лимфа, тканевая жидкость и др.), принимающих непосредственное участие в процессах обмена веществ и поддержания гомеостаза в организме. «Постоянство внутренней среды есть условие независимого существования организма» (К. Бернар).

**Система крови** – структурно-функциональная организация, которая включает непосредственно кровь, органы кровотока, разрушения и аппарат регуляции (в 1939 г. это понятие ввел Г.Ф. Ланг).

**Эритроцит** – совокупность эритроцитов периферической крови, органов эритропоэза и эритроциторастворения.

**Гематокрит** – отношение форменных элементов к общему объему крови.

**Цветовой показатель крови** – показатель, характеризующий относительное насыщение эритроцитов гемоглобином (в норме 0,8–1,05).

**Альбумин** – относительно низкомолекулярный белок, определяющий величину онкотического давления плазмы (80 %), имеет большую суммарную площадь поверхности, за счет чего связывает многие вещества: билирубин, уробилирубин, жирные кислоты, соли желчных кислот, некоторые экзогенные продукты (пенициллин, ртуть).

**Фибриноген** – растворимый предшественник фибрина, участвует в свертывании крови.

**Онкотическое давление** – часть осмотического давления плазмы, создаваемая белками.

**Гемолиз** – это разрушение эритроцитов, сопровождающееся выходом гемоглобина в окружающую среду (окрашивается в красный цвет и становится прозрачной – «лаковая кровь»).

**Осмотическая резистентность эритроцитов** – устойчивость эритроцитов к действию гипотонических растворов (первые признаки гемолиза у здорового человека начинаются в 0,48 % растворе натрия хлорида, в 0,34 % растворе натрия хлорида разрушаются все эритроциты).

**Форменные элементы крови** – морфологически и функционально дифференцированные клетки крови: эритроциты (красные кровяные тельца, содержащие в своем составе гемо-

глобин); лейкоциты (белые кровяные тельца): гранулоциты – эозинофилы, базофилы, нейтрофилы, агранулоциты – моноциты, лимфоциты; тромбоциты.

**Эритроциты** – безъядерные клетки, в норме имеющие форму двояковогнутого диска диаметром 7,0–8,0 мкм и толщиной 2,1 мкм (у взрослых людей с возрастом размеры эритроцитов несколько уменьшаются).

**Истинный эритроцитоз** – увеличение количества эритроцитов вследствие усиленного их образования; поступление из депо ведет к распределительному эритроцитозу.

**Кривая Прайс – Джонса** – графическая зависимость распределения количества эритроцитов по размеру.

**Эритрофагоцитоз** – процесс поглощения и разрушения эритроцитов клетками системы макрофагов с образованием зерен гемосидерина.

**Скорость оседания эритроцитов (СОЭ)** – показатель, характеризующий оседание эритроцитов крови при добавлении антикоагулянта (например, цитрата натрия). Определение СОЭ производят, измеряя высоту столбика плазмы над эритроцитами, осевшими в вертикально расположенном специальном капилляре за 1 ч. Механизм этого процесса определяется функциональным состоянием эритроцита, его зарядом, белковым составом плазмы и другими факторами.

**Вязкость крови** – физико-химическое свойство данной ткани, обусловленное внутренним трением. Единицей измерения вязкости является Па · с (в системе СИ) или пуазель (в системе СГС): 1 Пз равен 0,1 Па · с. В медицине наибольшее распространение для оценки вязкости получила единица сантипуазель (сПз). Вязкость воды при 20,3 °С равна 1 сПз.

**Эффект Фареуса – Линдквиста** – уменьшение вязкости крови при движении в сосудах малого диаметра (около 100 мк).

**Агрегация эритроцитов** – обратимый процесс образования ими сложных трехмерных комплексов и межклеточных структур. Эритроциты взаимодействуют между собой, соприкасаясь боковыми поверхностями, образуют длинные цепочки, нечто вроде монетных столбиков. Этот феномен иначе называют «сладж»-эффект.

**Деформируемость эритроцитов** – способность данных клеток изменять свою форму под действием внешней силы.

**Гемоглобин** – молекула, состоящая из белка глобина (2 $\alpha$ - и 2 $\beta$ -цепи) и 4 пигментных групп (гем), которые способны обратимо связывать молекулярный кислород. В 1 эритроците со-

держится в среднем 400 млн молекул гемоглобина. Гемоглобин, связанный с кислородом, именуется *оксигемоглобином* (придает крови ярко-алый цвет). Процесс его связывания с кислородом называется *оксигенацией*, а его отдача оксигемоглобином – *дезоксигенацией*. Не связанный с кислородом гемоглобин называется *дезоксигемоглобином*. Гемоглобин способен связываться с углекислым газом (карбамингемоглобин), с оксидом углерода (карбоксигемоглобин). Кроме того, NO, взаимодействуя с этим протеидом, образует различные NO-формы: *метгемоглобин*, *нитрозилгемоглобин* ( $\text{HbFe}^{2+}\text{NO}$ ) и *S-нитрозогемоглобин* (SNO-Hb), которые играют роль своеобразного аллостерического регулятора функциональной активности гемоглобина.

**Кислородная емкость крови** – максимальное количество кислорода, которое может содержаться в определенном объеме крови (1 л) при полном насыщении гемоглобина кислородом. В норме кислородная емкость крови составляет 180–220 мл кислорода в 1 л крови.

**Лейкоциты (белые кровяные тельца)** – бесцветные клетки крови, имеющие ядра и не содержащие гемоглобин.

**Лейкоцитоз (физиологический)** – рост количества лейкоцитов, наблюдаемый при физических нагрузках, эмоциональном напряжении, болевом стрессе, после приема пищи, беременности.

**Хемотаксис** – способность клеток крови к миграции в определенный участок ткани.

**Апоптоз** – это физиологический процесс программируемой гибели клеток, сопровождаемой набором характерных цитологических признаков (маркеров апоптоза) и молекулярных процессов.

**Фагоцитоз** – захват и элиминация лейкоцитом микроорганизмов или инородных субстанций (один лейкоцит может фагоцитировать до 15–20 бактерий). Явление фагоцитоза открыл в 1838 г. И.И. Мечников, за что в 1909 г. был награжден Нобелевской премией.

**Антигены** –  $\gamma$ -глобулины крови, взаимодействующие с определенными антигенами и обезвреживающие микроорганизмы и чужеродные белки.

**Диapedез** – миграция лейкоцитов из сосудистого русла через межэндотелиальное пространство в окружающую ткань.

**Адгезия** – взаимодействие клеток друг с другом и последующее прикрепление к эндотелиоцитам, осуществляемое посредством экспрессии комплементарных адгезивных молекул.

**Интегрины** – семейство мембранных белков-рецепторов внеклеточного матрикса, обеспечивающих клеточную адгезию (например, фибронектин, ламинин).

**Цитокины** – белки, вырабатываемые клетками и выполняющие функцию межклеточных медиаторов при иммунном ответе (например, интерлейкины).

**Комплемент** – цитолитический комплекс, образуемый из белков плазмы и обеспечивающий протекание реакции антиген – антитело.

**Ретикулоциты** – молодые формы эритроцитов, содержащие остатки ядра, окрашиваемого основными красками.

**Эритропоэтин** – гликопротеид, синтезируемый в основном в почках и стимулирующий эритропоэз (появляется в крови при кислородном голодании).

**Гипоксический индуцибельный фактор** – это гетеродимер, состоящий из  $\alpha$ - и  $\beta$ -субъединиц, которые при гипоксии активируют образование эритропоэтина, адаптацию к недостатку кислорода, стимуляцию ангиогенеза.

**Лейкопоэтины** – субстанции, содержащиеся в крови и стимулирующие лейкопоэз.

**Буфер** – система, которая не изменяет рН после добавления небольших количеств кислоты или основания.

**Буферная емкость раствора** – количество эквивалентов сильной кислоты или основания, которые необходимо добавить для изменения рН буферного раствора на единицу.

**Ацидоз** – состояние, при котором рН крови смещен в кислую сторону. При сдвиге в щелочную сторону возникает **алкалоз**. Различают газовый (респираторный) и метаболический алкалоз и ацидоз (обусловленные повышенными или пониженными уровнями  $\text{CO}_2$  или кислых нелетучих продуктов обмена).

**Теория Старлинга** – концепция, согласно которой обмен между внутрисосудистым и межклеточным пространствами осуществляется путем фильтрации и реабсорбции на уровне капилляров. Согласно этой теории, интенсивность процесса фильтрации и реабсорбции определяется гидростатическим давлением в капиллярах ( $P_{гк}$ ), гидростатическим давлением в тканевой жидкости ( $P_{тт}$ ), онкотическим давлением плазмы в капиллярах ( $P_{ок}$ ), онкотическим давлением тканевой жидкости ( $P_{от}$ ) и коэффициентом фильтрации ( $K$ ).

**Тромбоциты** – кровяные пластинки, имеющие неправильную форму и диаметр 1–4 мкм. Время циркуляции в крови составляет 5–10 суток; разрушение происходит в печени, селезенке, легких. Тромбоциты играют ключевую роль в системе

гемостаза, остановке кровотечения, трофике сосудов, а также участвуют в неспецифической защите организма. В тромбоцитах содержится ряд специфических факторов, участвующих в свертывании крови (тромбоцитарные факторы).

**Фактор агрегации тромбоцитов** – вещество, выделяющееся из тучных клеток и активирующее агрегацию тромбоцитов.

**Фактор фон Виллебранда** – адгезивный гликопротеин, синтезируемый эндотелиальными клетками и мегакариоцитами, является носителем-стабилизатором для прокоагулянтного протеина FVIII:C, который циркулирует в сыворотке в виде нековалентно связанного комплекса и является белком адгезии в процессах гемостаза. Также участвует в тромбоцит-тромбоцитарном взаимодействии через связывание гликопротеина IIb/IIIa (прикрепление кровяных пластинок к поврежденным местам кровеносных сосудов).

**Система гемостаза** – совокупность факторов, которые обеспечивают жидкое агрегатное состояние крови в обычных условиях и ее свертывание при нарушении механической целостности сосудов, а также фибринолиз и реканализацию сосудов после восстановления целостности их стенок. Гемостаз обеспечивается несколькими взаимодействующими между собой компонентами: стенка сосудов, тромбоциты, факторы свертывания, антикоагуляции и фибринолиза.

**Свертывание крови (коагуляция)** – многоэтапный каскадный ферментативный процесс, в котором последовательно активируется ряд проферментов по механизму обратной связи, ведущему к образованию тромба.

**Фибрин** – нерастворимая форма белка плазмы фибриногена, который образуется под влиянием ряда плазменных факторов и тромбина и является каркасом кровяного тромба.

**Фибринолиз** – процесс расщепления образовавшегося сгустка крови при ее свертывании.

**Плазминоген** – фактор, который в крови присутствует в неактивной форме; активируясь, он превращается в активную форму плазмина.

**Антикоагулянты** – вещества, препятствующие свертыванию крови и образованию тромба.

**Агглютинины** – антитела, содержащиеся в плазме и определяющие групповые отличия крови (различают два вида агглютининов –  $\alpha$  и  $\beta$ ).

**Агглютиногены** – гликопротеины, содержащиеся на поверхности эритроцитов и определяющие их групповые отличия.

**Агглютинация** – необратимое взаимодействие форменных элементов крови с образованием конгломератов, происходящее при контакте соответствующих антител и антигенов (например: А и α, В и β).

**Ретракция кровяного сгустка** – процесс уплотнения, сокращения фибринового сгустка, позволяющий ликвидировать сосудистый дефект.

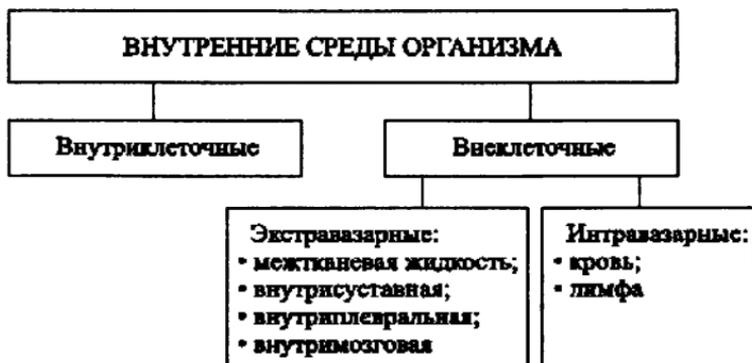
**Универсальный донор** – человек с I группой крови, которая теоретически совместима с остальными, т.е. его кровь можно переливать людям любой другой группы крови.

**Универсальный реципиент** – человек с IV группой крови, которая не имеет реакции агглютинации при смешивании с эритроцитами других групп, т.е. ему можно теоретически переливать кровь любой другой группы.

**Резус-фактор (Rh-фактор)** – агглютиноген, содержащийся в эритроцитах (в среднем у 85 % людей).

**Лимфа** – прозрачная бесцветная жидкость, содержащаяся в лимфатических сосудах и лимфатических узлах, в которой нет эритроцитов, имеются тромбоциты и много лимфоцитов. Ее функции направлены на поддержание гомеостаза (возврат белка из тканей в кровь, перераспределение жидкости в организме, образование молока, участие в пищеварении, обменных процессах), а также участие в иммунологических реакциях. В лимфе содержится белок (около 20 г/л). Продукция лимфы сравнительно невелика (больше всего в печени), за сутки образуется около 2 л путем реабсорбции из интерстициальной жидкости в кровь кровеносных капилляров после фильтрации.

## 2.2. Внутренние среды организма



## 2.3. Функции, объемы и депо крови

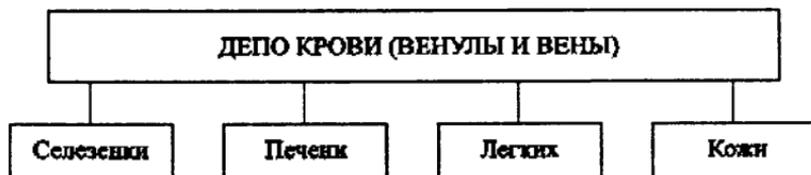
### ФУНКЦИИ КРОВИ

- ◆ Транспортная:
  - трофическая;
  - газотранспортная;
  - экскреторная;
  - водно-солевой баланс;
  - осмотическая (рН)
- ◆ Регуляторная
- ◆ Защитная
- ◆ Терморегуляторная
- ◆ Гемостатическая

### ОБЪЕМЫ КРОВИ

Гиповолемия  $\Leftarrow$  Нормоволемия  $\Rightarrow$  Гиперволемия  
6–8 % от массы тела у взрослого  
(абсолютный объем 4–6 л):

- у мужчин – 77 мл/кг;
- у женщин – 65 мл/кг



## 2.4. Состав плазмы

Компонент	Содержание	Компонент	Содержание
1	2	1	2
Вода	900–910 г/л	Мочевая кислота	179–476 мкмоль/л
Белки	65–85 г/л	Креатинин	44–150 ммоль/л
Альбумины	38–50 г/л	Натрий	135–145 ммоль/л
$\alpha_1$ -глобулины	1,4–3,0 г/л	Калий	3,3–4,9 ммоль/л
$\alpha_2$ -глобулины	5,6–9,0 г/л	Кальций общий	2,23–2,57 ммоль/л
$\beta$ -глобулины	5,4–9,0 г/л	Кальций свободный	1,15–1,27 ммоль/л
$\gamma$ -глобулины	9,0–16,0 г/л	Магний	0,65–1,1 ммоль/л
Фибриноген	2,0–4,0 г/л	Хлориды	97–110 ммоль/л
Билирубин общий	3,4–22 ммоль/л	Железо общее	9,0–31,0 ммоль/л
Липиды	2,0–4,0 г/л	Медь общая	11,0–24,3 ммоль/л
ЛПОНП	0,8–1,5 г/л	Гидрокарбонат	23,0–33,0 ммоль/л

Окончание табл.

1	2	1	2
ЛППП	0,2–0,75 г/л	Фосфат	0,8–1,2 ммоль/л
ЛПНП	3,2–4,5 г/л	Сульфат	0,4–0,6 ммоль/л
ЛПВП	2,7–4,3 г/л	Аммиак	19,0–43,0 ммоль/л
Триглицериды натошак	< 2,85 ммоль/л	Остаточный азот	14–28 ммоль/л
Глюкоза	3,6–6,5 ммоль/л		

Примечание. ЛПОНП – липопротеиды очень низкой плотности; ЛППП – липопротеиды промежуточной плотности; ЛПНП – липопротеиды низкой плотности; ЛПВП – липопротеиды высокой плотности.

## 2.5. Белки плазмы

### ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ БЕЛКОВ

- ◆ Транспортная
- ◆ Онкотическое давление
- ◆ Защитная
- ◆ Гемостатическая
- ◆ Реологическая
- ◆ Буферная
- ◆ Механизмы СОЭ

### Процентное содержание белков плазмы

Белки плазмы	Содержание, %
Альбумин	57,2
Глобулины:	
$\alpha_1$ (гликопротеиды)	3,9
$\alpha_2$ (гаптопротеины, церулоплазмин, тироксин-, В <sub>12</sub> -, билирубин-, кортизолсвязывающие белки)	7,5
$\beta$ (липопротеины)	12,1
$\gamma$ (иммуноглобулины)	17,3
Фибриноген	2,0

### Важнейшие транспортные белки плазмы

Белок	Лиганд
1	2
Альбумин	Жирные кислоты, билирубин, гем, тироксин, кортизол, тестостерон
Аполипопротеины	Триглицериды, фосфолипиды, холестерол
Гаптоглобин	Гемоглобин, поступающий в плазму из разрушенных эритроцитов

1	2
Трансферрин	Железо
Церулоплазмин	Медь
Преальбумин	Тироксин, витамин А
Транскортин	Кортизол
Транскобаламин II	Кобаламин (витамин В <sub>12</sub> )
Связывающий ретинол белок	Ретинол
Витамин D-связывающий α-глобулин	Витамин D
Гемопексин	Свободный гем из разрушенных эритроцитов

## 2.6. Состав основных физиологических растворов

Раствор	NaCl	KCl	CaCl <sub>2</sub>	NaHCO <sub>3</sub>	MgCl <sub>2</sub>	NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	Глюкоза
Изотонический Рингера	9,5	–	–	–	–	–	–
Рингера	6,5	0,14	0,1	0,2	–	–	–
Рингера – Локка	9	0,42	0,24	0,15	–	–	1,0
Тироде	8,0	0,2	0,2	1,0	0,1	0,05	1,0

Примечание. Концентрация дана в г/л в сравнении с изотоническим раствором.

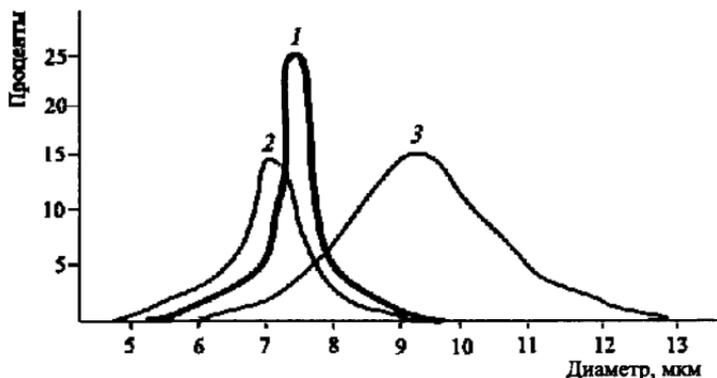
## 2.7. Виды гемолиза

- ◆ Осмотический
- ◆ Химический
- ◆ Биологический
- ◆ Механический
- ◆ Температурный:
  - холодовой;
  - тепловой

## 2.8. Время жизни основных клеток крови

Форменные элементы	Время существования в компартменте		
	Костный мозг	Сосудистое русло	Ткань
Эритроциты	7,5 суток	100–120 суток	–
Тромбоциты	5 суток	до 10 суток	–
Лейкоциты (гранулоциты)	14 суток	менее 1 суток	1–2 суток
Моноциты	55 ч	12 ч	–

## 2.9. Кривая Прайс – Джонса



Кривая Прайс – Джонса:

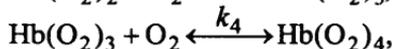
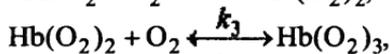
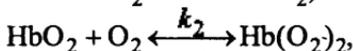
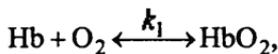
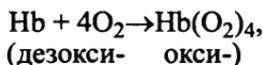
1 – для нормальных эритроцитов; 2 – при микроцитозе; 3 – при макроцитозе

## 2.10. Основные метаболические процессы в эритроцитах

- ◆ Гликолиз
- ◆ Пентозофосфатный цикл
- ◆ Глутатионовый путь
- ◆ Ферменты катаболизма пуринов и пиримидинов
- ◆ АТФ-зависимый катионный насос на мембране
- ◆ Ферменты, влияющие на состав фосфолипидов мембраны
- ◆ Метгемоглобинредуктаза, катализирующая превращение метгемоглобина в гемоглобин и др.

## 2.11. Гемоглобины

### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕМОГЛОБИНА С КИСЛОРОДОМ

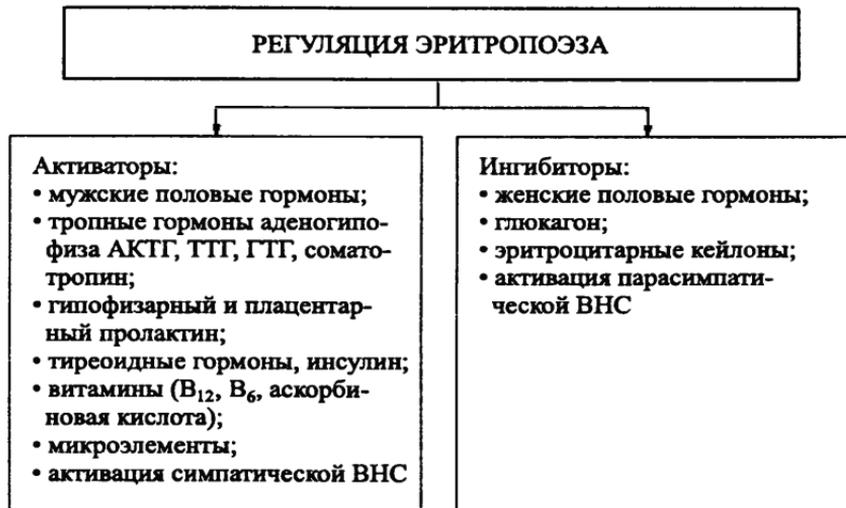


где  $k$  – константа скорости реакции.

## Характеристика гемоглинов

Виды	<p>HbP – эмбриональный, первые 12 недель развития</p> <p>HbF – фетальный, 12–36 недель жизни плода</p> <p>HbA – взрослый:</p> <p style="padding-left: 20px;">HbA<sub>1</sub> – 96–98 %;</p> <p style="padding-left: 20px;">HbA<sub>2</sub> – 1,5–3 %</p>
Типы	<p>Hb – дезоксигемоглобин</p> <p>HbO<sub>2</sub> – оксигемоглобин</p> <p>Hb(CO<sub>2</sub>) – карбаминогемоглобин</p> <p>Hb(CO) – карбоксигемоглобин</p> <p>MetHb – метгемоглобин</p> <p>SNO-Hb – нитрозогемоглобин</p> <p>HbFe<sup>2+</sup>NO – нитрозилгемоглобин</p>

### 2.12. Регуляция эритропоза



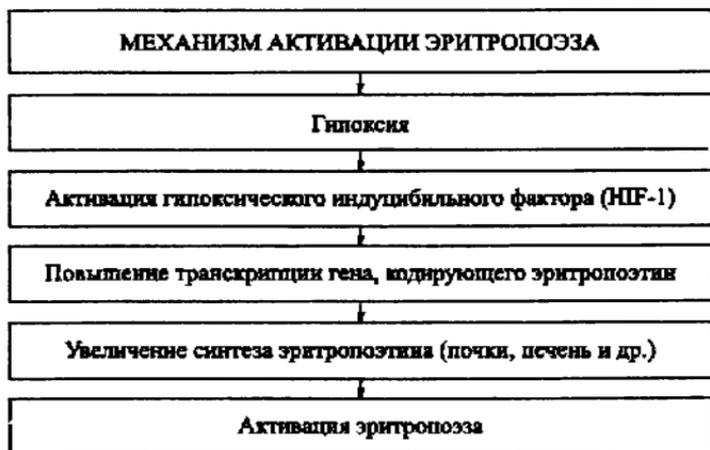
### 2.13. Показатели системы крови взрослого человека (по данным Г.П. Матвейкова, 1986; А.И. Воробьева, 2005)

Показатели	Пол	Диапазон, единица измерения
1	2	3
Гемоглобин	М	130–160 г/л
	Ж	120–140 г/л

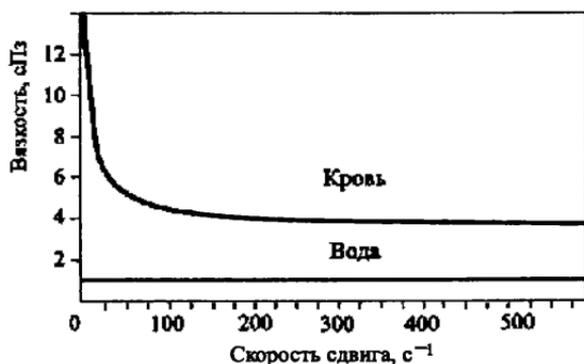
Окончание табл.

1	2	3
Эритроциты	М Ж	$(4,0-5,0) \cdot 10^{12}/л$ $(3,9-4,7) \cdot 10^{12}/л$
Средний объем эритроцита	—	75–95 мкм <sup>3</sup>
Средний диаметр эритроцита	—	7,2–7,5 мкм
Гематокрит	М Ж	40–48 % 36–42 %
Цветовой показатель	—	0,85–1,05
Среднее содержание Нb в 1 эритроците	—	27–33 пг
Ретикулоциты	—	0,2–1,0 %
Тромбоциты	—	$(180-320) \cdot 10^9/л$
Лейкоциты	—	$(4,0-9,0) \cdot 10^9/л$
Нейтрофилы: миелоциты; метамиелоциты; палочкоядерные; сегментоядерные	—	0 % 0 % 1–6 % 47–72 %
Эозинофилы	—	0,5–5 %
Базофилы	—	0–1 %
Лимфоциты	—	19–37 %
Моноциты	—	3–11 %
СОЭ	М Ж	2–10 мм/ч 2–15 мм/ч
Объем крови в организме	—	6–8 % от массы тела
Плотность крови	—	1,050–1,064 г/см <sup>3</sup>
Плотность плазмы	—	1,024–1,030 г/см <sup>3</sup>
Плотность форменных элементов	—	1,089–1,097 г/см <sup>3</sup>
pH крови артериальной; венозной	—	7,37–7,45 (ед.) 7,34–7,43 (ед.)
Осмотическое давление плазмы	—	5780 мм рт. ст./7,6 атм
Онкотическое давление плазмы	—	25–35 мм рт. ст.
Белок общий плазменный	—	65–85 г/л
Содержание минеральных солей в крови	—	0,9–0,95 %
Вязкость крови	—	5 сПз
Вязкость плазмы	—	1,7 сПз

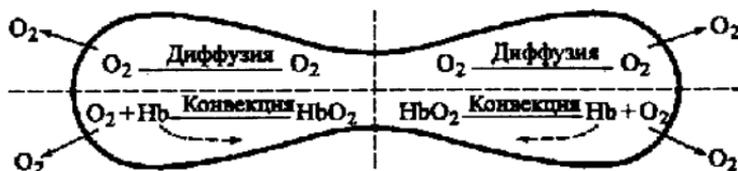
## 2.14. Механизм активации эритропоэза



## 2.15. Реологические свойства крови

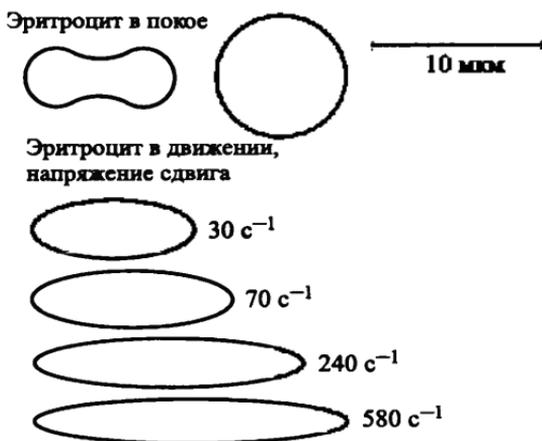


## 2.16. Механизм внутриэритроцитарного переноса кислорода



Механизм внутриэритроцитарного переноса кислорода (диффузия и конвекция растворенного кислорода, диссоциация оксигемоглобина)

## 2.17. Изменения дискоидной формы эритроцитов при их деформации



Изменения дискоидной формы эритроцитов при их деформации, возникающей при различных напряжениях сдвига

## 2.18. Классификация кровезамещающих растворов

По функциональной характеристике	Растворы
Гемодинамические	Реополиглюкин Полиглюкин Желатиноль
Дезинтоксикационные	Гемодез Полидес
Трофические	Альбумин Гидролизин Аминопептид
Регуляторы водно-солевого и кислотно-основного баланса	0,9 % раствор натрия хлорида, маннитол, лактасол
Заместители гемоглобина	Фторуглероды, растворы гемоглобинов

## 2.19. Вклад деформируемости эритроцитов в процессы транспорта кислорода

- ◆ Диффузия газов
- ◆ Облегченная диффузия
- ◆ Конвекция
- ◆ Кислородная артериовенозная трансляция

- ◆ Неньютоновские свойства крови
- ◆ Эффект Фареуса – Линдквиста
- ◆ Энергозатраты сердца
- ◆ Регуляция сосудистого тонуса
- ◆ Механический гемолиз

## 2.20. Основные требования к кровезаменителям

- ◆ Стерильность
- ◆ Идентичность физико-химическим свойствам плазмы (осмолярность и др.)
- ◆ Выведение из организма полностью
- ◆ Отсутствие анафилактичности
- ◆ Нетоксичность, непирогенность, стойкость при стерилизации и хранении

## 2.21. Расчет основных показателей крови

**Закон Фика** описывает процессы пассивной диффузии  $O_2(CO_2)$  в капилляре:

$$\frac{\Delta m_{O_2}}{\Delta t} = -D \cdot S \cdot \frac{\Delta p_{O_2}}{\Delta l},$$

где  $\Delta m_{O_2}/\Delta t$  – скорость диффузии;  $D$  – константа диффузии, мл  $O_2/м \cdot мин \cdot мм$  рт. ст.;  $S$  – площадь диффузии,  $м^2$ ;  $\Delta l$  – расстояние диффузии, м;  $\Delta p_{O_2}$  – градиент напряжения кислорода, мм рт. ст.

**Уравнение Гендерсона – Гассельбальха** описывает величину рН в буферных системах (на примере бикарбонатного буфера):

$$pH = pK_A + \lg \frac{[HCO_3^-]}{[CO_2]},$$

где  $K_A$  – константа диссоциации (6,1);  $[HCO_3^-]$  – концентрация  $HCO_3^-$ , ммоль/л;  $[CO_2]$  – концентрация  $CO_2$ , ммоль/л.

**Кислородная емкость крови (КЕ):**

$$КЕ = Нб \cdot Г,$$

где  $Нб$  – концентрация гемоглобина, г/л;  $Г$  – константа Гюфнера, 1,36 мл  $O_2/г$ .

### Цветовой показатель крови (ЦП):

$$\text{ЦП} = \frac{Hb \cdot 3}{\text{Эр}^*},$$

где  $Hb$  – концентрация гемоглобина, г/л;  $\text{Эр}^*$  – число эритроцитов (первые три цифры).

### Среднее содержание гемоглобина в эритроците (СГЭ):

$$\text{СГЭ} = \frac{Hb}{\text{Эр}},$$

где  $Hb$  – концентрация гемоглобина, г/л;  $\text{Эр}$  – число эритроцитов,  $\cdot 10^{12}$  л.

### Средняя концентрация гемоглобина в эритроците (КГЭ):

$$\text{КГЭ} = \frac{Hb}{V \cdot \text{Эр}},$$

где  $Hb$  – концентрация гемоглобина, г/л;  $V$  – объем эритроцитов,  $\text{мкм}^3$ ;  $\text{Эр}$  – число эритроцитов,  $\cdot 10^{12}$  л.

**Закон Ньютона**, определяющий величину силы внутреннего трения между частицами ламинарного потока жидкости:

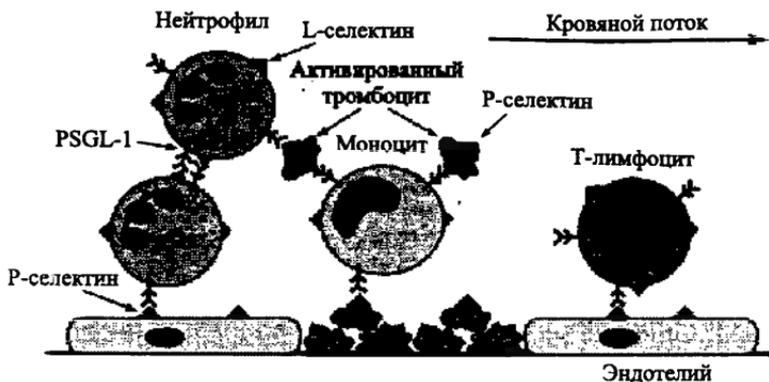
$$F = \eta \cdot S \frac{\Delta v}{\Delta r},$$

где  $F$  – сила трения, Н;  $\eta$  – вязкость, сПз;  $S$  – площадь поверхности,  $\text{м}^2$ ;  $\Delta v/\Delta r$  – изменение скорости сдвига,  $\text{с}^{-1}$ .

## 2.22. Транскапиллярный обмен жидкости (по Старлингу)

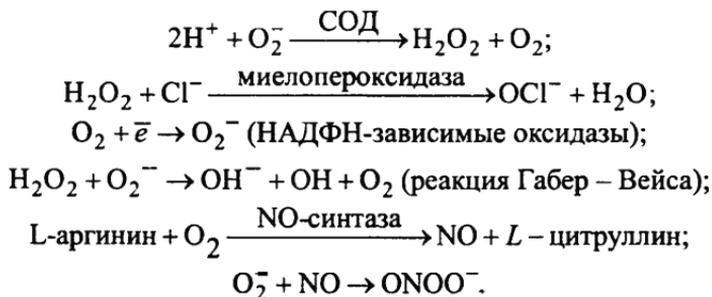
Действующие силы	Артериальная часть капилляра, мм рт. ст.	Венозная часть капилляра, мм рт. ст.
Гидродинамическое давление в капилляре	+30,0	+10,0
Гидродинамическое тканевое давление	+5,3	+5,3
Интерстициальное онкотическое давление	+6,0	+6,0
Онкотическое давление плазмы	-28,0	-28,0
Результирующая	+13,3	-6,7

## 2.23. Мультифакторные механизмы клеточной адгезии в сосуде

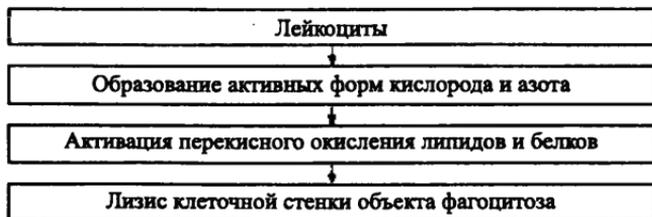


Мультифакторные механизмы клеточной адгезии в сосуде: инициация роллинга лейкоцитов по поверхности эндотелия при участии селектинов, FLT-1 и KDR-рецепторы, тирозин-киназы (по N. Ferrara, T. Davis-Smyth, 1997)

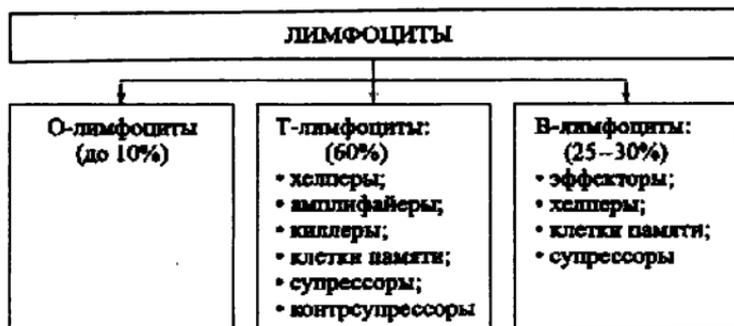
## 2.24. Образование активных форм кислорода и азота в лейкоцитах



## 2.25. Действие эндогенных свободных радикалов при фагоцитозе



## 2.26. Лимфоциты



Характеристика лимфоцитов

Сравнительная характеристика Т- и В-лимфоцитов

Характеристика	Т-лимфоциты	В-лимфоциты
Место образования	Тимус	Костный мозг
Тип иммунитета	Клеточный	Гуморальный
Подтипы	Киллеры, супрессоры, хелперы и др.	Клетки памяти и плазматические клетки
Присутствие антител на поверхности	Не установлено	IgM или JgD
Рецепторы к антигенам	Связаны с иммуноглобулинами	На поверхности к антигенам
Время жизни	Продолжительное	Короткое
Содержание в тканях	Высокое в крови и лимфе	Высокое в селезенке, низкое в крови
Доля от лимфоцитов крови	75–80 %	10–15 %
Секретируют	Лимфокины	Антитела

## 2.27. Молекулы клеточной адгезии

Тип	Источник	Функции
1	2	3
ICAM-1, ICAM-2, VCAM-1	Активированные эндотелий, лейкоциты, тромбоциты	Опосредует адгезию активированных лейкоцитов, тромбоцитов и эндотелия, физиологическую эмиграцию лейкоцитов, кооперацию клеток при презентации антигенов, прикрепление киллеров к мишеням

1	2	3
Интегрины	Эндотелий, фибробласты, моноциты, активированные Т-лимфоциты, маркер Т-клеток памяти	Рецептор адгезии активированных лейкоцитов, тромбоцитов, хоуминга Т-клеток
L-селектин, P-селектин, E-селектин	Эндотелий, лейкоциты, тромбоциты	Маргинация лейкоцитов, адгезия тромбоцитов, хоуминг лимфоцитов

## 2.28. Классификация иммуноглобулинов человека

Класс Ig	Структура	Мол. масса (*10 <sup>-3</sup> )	Содержание в сыворотке, г/л	Тип тяжелой цепи	Функции антител
1	2	3	4	5	6
IgG	Мономер	150	8–16	γ	Опсонизация, проникновение через плаценту (пассивная иммунизация новорожденных), маркирование чужеродных клеток, активация системы компонента (классический путь) – связывание с F <sub>c</sub> -рецепторами макрофагов, гранулоцитов, НК-клеток, аптителя вторичного иммунного ответа
IgM	Пентамер	800	0,5–2	μ	Нейтрализация, агглютинация, активация системы комплемента (классический путь), связывание с F <sub>c</sub> -рецепторами макрофагов, рецепторы поверхности зрелых В-клеток, агглютинация чужеродных клеток и вирусов
IgA	В плазме мономер, в секретах – димер	160 320	1,4–4	α	Секреторный иммуноглобулин (слезная жидкость, молоко, секрет клеток дыхательных путей, желудочно-кишечного тракта и гениталий)

1	2	3	4	5	6
IgE	Мономер	170	0,02–0,5	ε	Активация тучных клеток, а также базофильных и эозинофильных гранулоцитов, участие в аллергических реакциях, защитные функции при инфицировании глистами, фиксация на базофилах и тучных клетках через F <sub>cε3</sub> -рецептор
IgD	Мономер	160	0–0,4	σ	Рецепторы поверхности зрелых В-лимфоцитов, их активация за счет антигенов

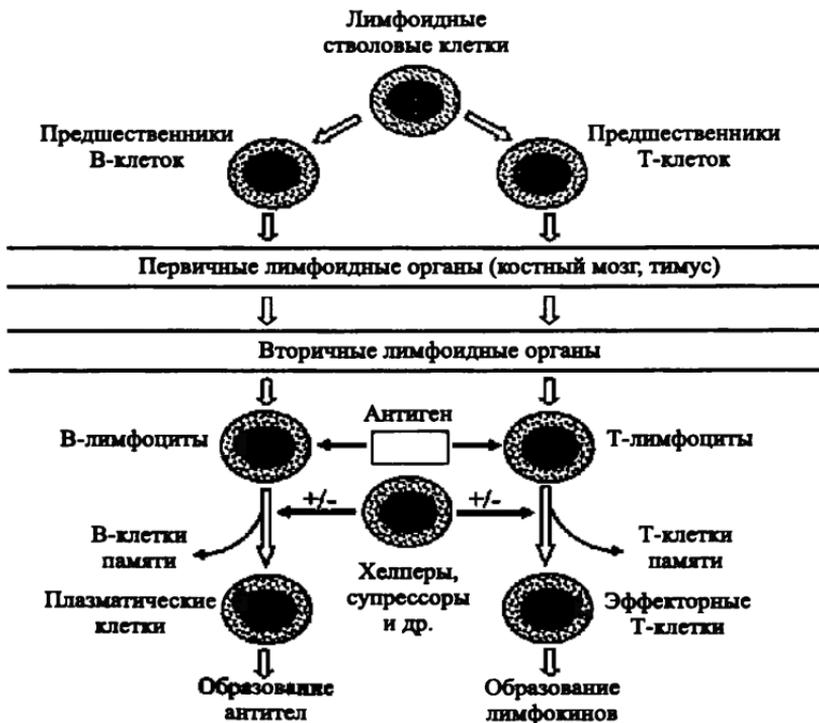
## 2.29. Значение цитокинов в поддержании гомеостаза

Цитокин	Источник образования	Физиологическое значение
1	2	3
Интерферон-α (IFNα)	В-лимфоциты, NK-клетки, моноциты и макрофаги	Обладает противовирусной, антипролиферативной и иммуномодулирующей активностью
Интерферон-γ (IFNγ)	Т-лимфоциты, NK-клетки	Повышает экспрессию антигенов молекул главного комплекса гистосовместимости II на клетках различных типов, активирует продукцию цитокинов макрофагами, обладает противовирусной активностью
Интерлейкин-1α	Моноциты, макрофаги, нейтрофилы, Т- и В-лимфоциты, NK-клетки	Способствует пролиферации Т- и В-клеток; увеличивает экспрессию рецепторов интерлейкина-2, индуцирует экспрессию генов лимфокинов, активирует клетки эндотелия, индуцирует экспрессию генов циклооксигеназы и липооксигеназы, вызывает острофазовый ответ
Интерлейкин-2	Т-лимфоциты	Стимулирует пролиферацию и дифференцировку Т-лимфоцитов, повышает цитолитическую активность NK-клеток, способствует развитию лимфокин-активированных клеток-киллеров, стимулирует пролиферацию В-лимфоцитов и секрецию Ig

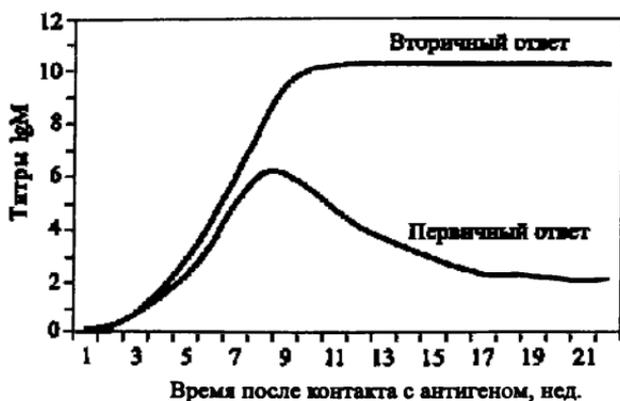
1	2	3
Интерлейкин-3	Активированные Т-лимфоциты, тучные клетки	Усиливает пролиферацию, фагоцитарную активность, антигенпредставляющую способность и продукцию интерлейкина-1, интерлейкина-6, TNF- $\alpha$ в макрофагах, высвобождение гистамина из базофилов, пролиферацию костномозговых предшественников нейтрофилов, эозинофилов, базофилов, тучных клеток
Интерлейкин-4	Т- и В-лимфоциты, макрофаги, базофилы, тучные и стромальные клетки	Усиливает накопление тучных клеток, секрецию IgG <sub>4</sub> , дифференцировку цитотоксических Т-лимфоцитов, подавляет освобождение цитокинов воспаления
Интерлейкин-5	Т-лимфоциты, тучные клетки, эозинофилы	Стимулирует рост, дифференцировку и хемотаксис эозинофилов, активирует функции эозинофилов, стимулирует дифференцировку В-клеток
Интерлейкин-6	Т-лимфоциты, В-лимфоциты, моноциты, эндотелиальные и эпителиальные клетки	Активирует продукцию белков острой фазы, продукцию В-лимфоцитами Ig, стимулирует дифференцировку Т- и В-лимфоцитов, активирует пролиферацию Т-лимфоцитов
Интерлейкин-8	Моноциты, макрофаги, Т-лимфоциты, нейтрофилы	Стимулирует хемотаксис нейтрофилов, субпопуляций Т-лимфоцитов, способствует «дыхательному взрыву» нейтрофилов
Интерлейкин-9	Т-лимфоциты	Повышает выживаемость Т-лимфоцитов, активность стволовых клеток, участвует в регуляции эритропоэза
Интерлейкин-10	Т- и В-лимфоциты, макрофаги	Ингибирует продукцию провоспалительных цитокинов моноцитами и макрофагами, повышает пролиферацию В-лимфоцитов и секрецию Ig
Интерлейкин-12	Макрофаги, В-лимфоциты	Увеличивает цитолитическую активность цитотоксических Т-лимфоцитов, NK-клеток и макрофагов, повышает пролиферацию NK-клеток и Т-лимфоцитов, индуцирует продукцию IFN- $\gamma$ Т-лимфоцитами, стимулирует дифференцировку CD4 лимфоцитов в Th1
Интерлейкин-13	Т-лимфоциты	Стимулирует рост и дифференцировку N-лимфоцитов, угнетает продукцию провоспалительных цитокинов моноцитами и макрофагами, индуцирует синтез В-лимфоцитами IgE

1	2	3
Интерлейкин-14	Т-лимфоциты	Стимулирует пролиферацию только активированных В-лимфоцитов, ингибирует секрецию иммуноглобулинов митогенактивированными В-лимфоцитами
Фактор некроза опухолей- $\alpha$ (TNF- $\alpha$ )	Макрофаги, моноциты, Т- и В-лимфоциты, NK-клетки, нейтрофилы	Оказывает множественное действие на разные типы клеток благодаря модуляции экспрессии генов ростовых факторов цитокинов, факторов транскрипции, рецепторов клеточной поверхности и острофазных белков, является эндогенным пирогеном

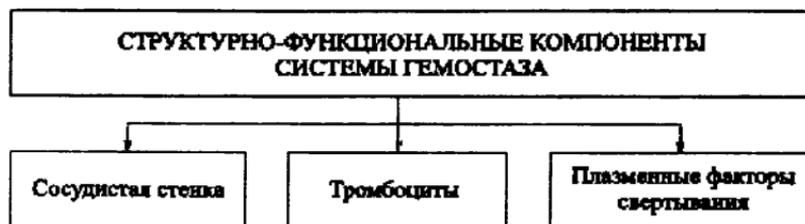
## 2.30. Механизмы клеточного и гуморального специфического иммунитета



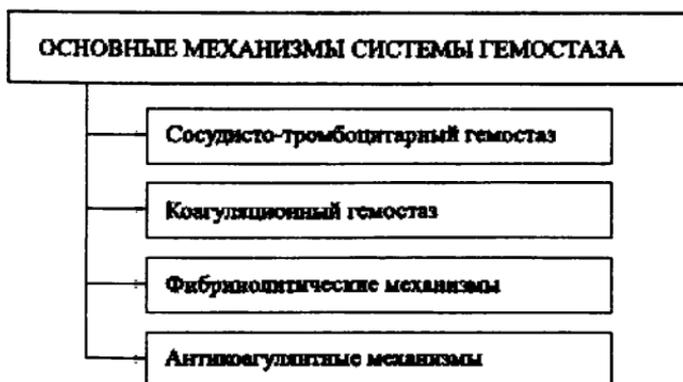
## 2.31. Иммуный первичный и вторичный ответы, реализуемые через продукцию иммуноглобулинов



## 2.32. Гемостаз



Структурно-функциональные компоненты системы гемостаза



Основные механизмы системы гемостаза

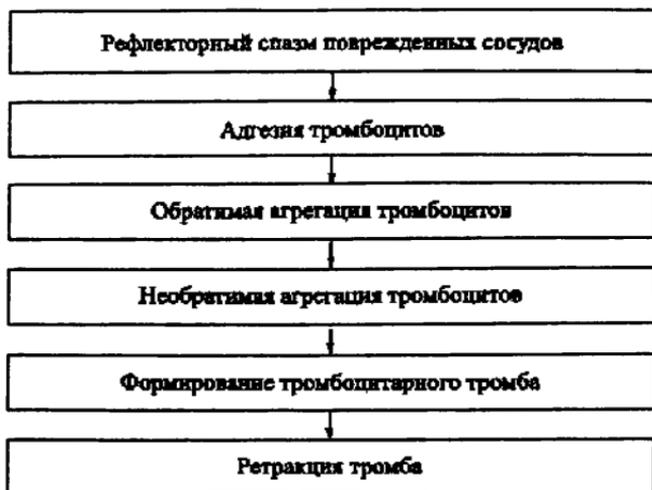
## 2.32. Сосудистая стенка

- ◆ Эндотелий, его компоненты:
  - базальная мембрана;
  - коллаген;
  - микрофибриллы;
  - эластин;
  - ламелин;
  - витропептин;
  - ингибиторы протеаз;
  - мукополисахариды;
  - фибронектин;
  - фактор Виллебранда;
  - протеазы
- ◆ Нетромбогенная поверхность:
  - простаглицлин;
  - оксид азота;
  - гепарин-антитромбин III;
  - гликозаминогликаны;
  - активаторы плазминогена;
  - АДФазы;
  - тканевой фактор
- ◆ Прокоагулянтная поверхность:
  - фактор Виллебранда;
  - фактор V;
  - ингибиторы: активатора плазминогена (ИАП-1 и ИАП-2), интерлейкина-1, фактора некроза опухоли- $\alpha$ ,
  - эндотелин-1

## 2.33. Участие производных арахидоновой кислоты (эйкозаноидов) в реализации функций крови



## 2.34. Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз



## 2.35. Тромбоциты

### ФАКТОРЫ ТРОМБОЦИТОВ (В ГРАНУЛАХ И АДсорБИРОВАННЫЕ НА ПОВЕРХНОСТИ МЕМБРАНЫ)

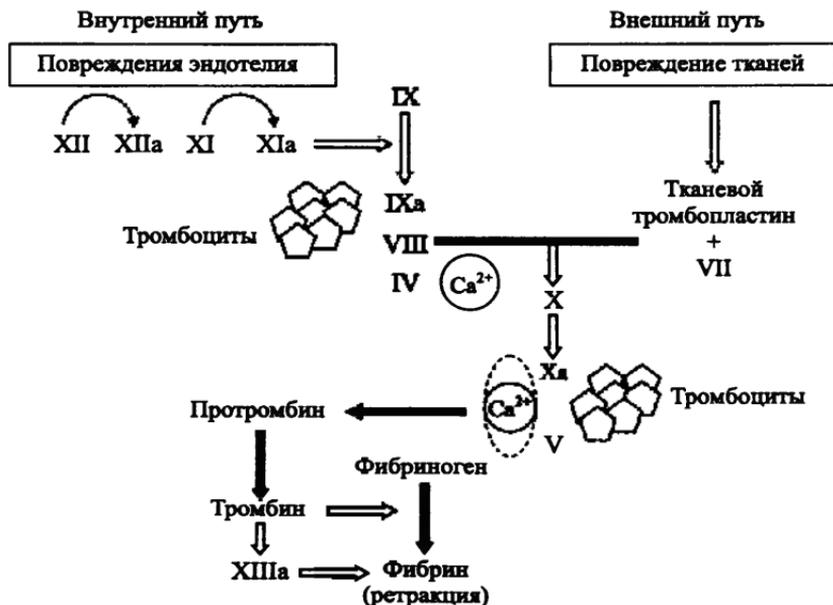
- ♦  $P_1$  – адсорбированный глобулин (идентичен фактору V плазмы)
- ♦  $P_2$  – акцелератор тромбина (ускоряет переход фибриногена в фибрин)
- ♦  $P_3$  – тромбопластический фактор (фосфолипид, необходим для образования протромбиназы по внутреннему пути)
- ♦  $P_4$  – антигепариновый фактор
- ♦  $P_5$  – фибриноген (на поверхности тромбоцитов и внутриклеточно)
- ♦  $P_6$  – тромбостенин (контрактильный белок, подобный мышечному актомиозину, обеспечивает движение тромбоцитов и образование псевдоподий, участвует в ретракции, адгезии и агрегации)
- ♦  $P_7$  – котромбопластин, ускоряет переход протромбина в тромбин
- ♦  $P_8$  – антифибринолитический фактор
- ♦  $P_9$  – фибринстабилизирующий фактор, аналогичен по действию фактору XIII плазмы

- ♦  $P_{10}$  – вазоконстрикторный фактор (адсорбированный серотонин)
- ♦  $P_{11}$  – аденозиндифосфат (АДФ), эндогенный активатор агрегации

## ФУНКЦИИ ТРОМБОЦИТОВ

- ♦ Гемостатическая (адгезия и агрегация, ведущие к образованию тромба в сосудах микроциркуляции)
- ♦ Ангиотрофическая (вливают на структуру и состояние сосудов микроциркуляторного русла, питают эндотелиальные клетки капилляров)
- ♦ Регуляция сосудистого тонуса (выделение вазоконстрикторов: серотонин в гранулах тромбоцитов и др.)
- ♦ Источник тромбоцитарных факторов свертывания крови
- ♦ Источник тромбоксана  $A_2$ , вызывающего агрегацию тромбоцитов и спазм кровеносных сосудов
- ♦ Инициирование репаративных процессов

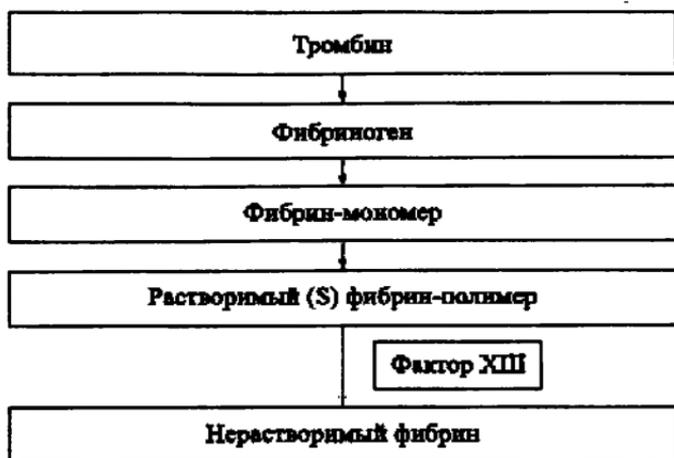
### 2.36. Упрощенная схема коагуляционного гемостаза



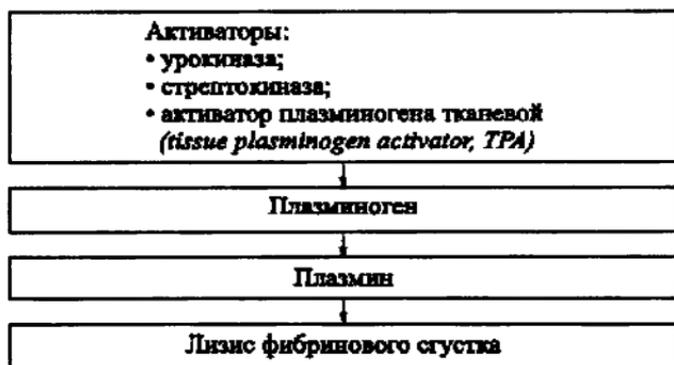
## 2.37. Плазменные факторы свертывания

Фактор	Название	Место образования	Структура	Функция
Фактор I	Фибриноген	Гепатоциты	Протеин	Субстрат
Фактор II	Протромбин	Гепатоциты	$\alpha_1$ -глобулин	Фермент
Фактор III	Тканевой тромбопластин	Все клетки, кроме форменных элементов	Фосфолипопротеин	Рецептор/кофактор
Фактор IV	Кальций	—	Ион	Кофактор
Фактор V	Проакцелерин	Гепатоциты	$\beta$ -глобулин	Кофактор
Фактор VII	Проконвертин	Гепатоциты	$\alpha$ -глобулин	Фермент
Фактор VIII	Антигемофильный глобулин A	Печень, сосудистая стенка, макрофаги	$\beta$ -глобулин	Кофактор
Фактор IX	Фактор Кристмаса, антигемофильный глобулин B	Гепатоциты	$\alpha_1$ -глобулин	Фермент
Фактор X	Стьюарта — Прауэра-фактор	Гепатоциты	$\alpha_1$ -глобулин	Фермент
Фактор XI	Фактор Розенталя	Гепатоциты, Макрофаги	$\beta$ -глобулин	Фермент
Фактор XII	Фактор Хагемана, контактный	Макрофаги	$\beta$ -глобулин	Фермент
Фактор XIII	Фибринстабилизирующий фактор	Тромбоциты	$\beta$ -глобулин	Трансглутаминаза
Фактор Флетчера		Гепатоциты	Прекалликреин	Фермент
Фактор Вильямса		Гепатоциты	Высокомолекулярный кининоген	Кофактор
Фактор Фитцджеральда		Гепатоциты	Высокомолекулярный кининоген	Кофактор

## 2.38. Формирование фибринового сгустка



## 2.39. Механизмы фибринолиза

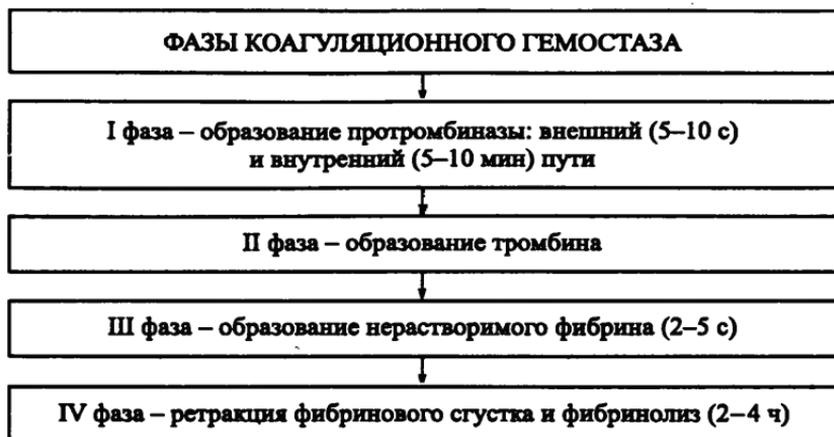


## 2.40. Основные физиологические антикоагулянты

Наименование	Ведущие механизмы действия
1	2
Антитромбин III	Первичные (постоянно присутствующие в крови) $\alpha_2$ -глобулин, действующий ингибитор тромбина, факторов Xa, IXa, V, XIa, VIIa, IIa Основной плазменный кофактор гепарина. Очень слабый ингибитор плазмина и калликреина

1	2
Гепарин	Сульфатированный полисахарид; образует комплекс с антитромбином III, трансформируя его в антикоагулянт немедленного действия. Активирует неферментный фибринолиз
$\alpha_1$ -антитрипсин	Ингибитор тромбина, факторов IXa, XIa, XIIa, плазмина, калликреина
Ингибитор C1 компонента комплемента	Ингибитор тромбина, факторов IXa, XIa, XIIa, плазмина, калликреина
$\alpha_2$ -макроглобулин	Слабый ингибитор тромбина, плазмина, калликреина
«Контактный ингибитор»	$\alpha_2$ -глобулин; инактивирует фактор XIa
Антитромбопластины	Ингибиторы комплекса фактор III – фактор VIIa
Липидный ингибитор	Конкурентный ингибитор фактора 3 тромбоцитов и комплекса 3
Фосфатидилсерин	Ингибитор тромбиногенеза
Ингибитор полимеризации фибринмономеров	Ингибитор самосборки фибрина
Протеин С	К-витаминозависимый ингибитор факторов VIIIa и Va, активируется тромбином
<b>Вторичные (образующиеся в процессе фибринолиза)</b>	
Антитромбин I	Фибрин; сорбирует и инактивирует тромбин и фактор Ха
Метафактор Va	Ингибитор фактора Ха
Метафактор XIa	Ингибитор комплекса фактор XIIa – фактор XIa
Продукты фибринолиза (деградации фибриногена)	Ингибируют конечный этап свертывания, фактор IXa, агрегацию тромбоцитов

## 2.41. Фазы коагуляционного гемостаза



## 2.42. Характеристика групповых свойств крови

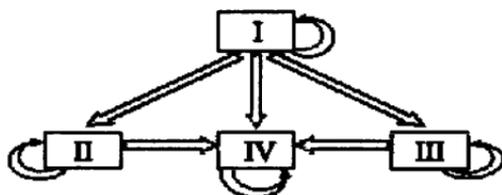
По системе АВ0

Группа	Агглютиногены	Агглютинины
I (0)	–	$\alpha, \beta$
II (A)	A	$\beta$
III (B)	B	$\alpha$
IV (AB)	A, B	–

По резус-фактору

Название	Наличие резус-фактора
Резус-положительная кровь	+
Резус-отрицательная кровь	–

## 2.43. Допустимые варианты переливания крови в экстремальных условиях



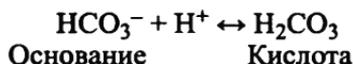
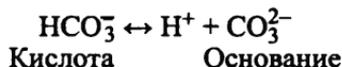
## 2.44. Определение групп крови с помощью стандартных сывороток

Агглютиногены донора	Агглютинины стандартных сывороток			
	$\alpha\beta$ (I)	$\beta$ (II)	$\alpha$ (III)	0 (IV)
0 (I)	–	–	–	–
A (II)	+	–	+	–
B (III)	+	+	–	–
AB (IV)	+	+	+	–

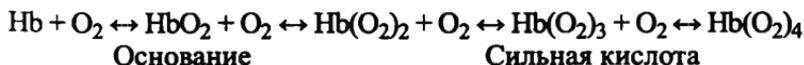
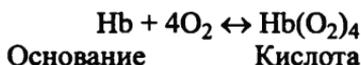
Примечание. «+» – реакция агглютинации, «–» – ее отсутствие.

## 2.45. Буферные компоненты крови

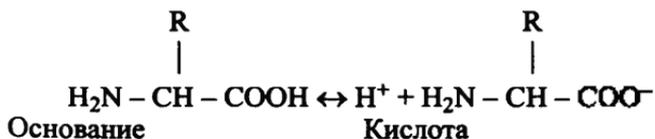
### Гидрокарбонатный буфер



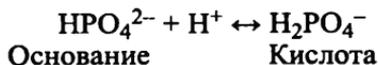
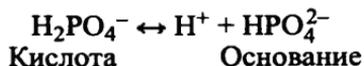
### Гемоглобиновый буфер



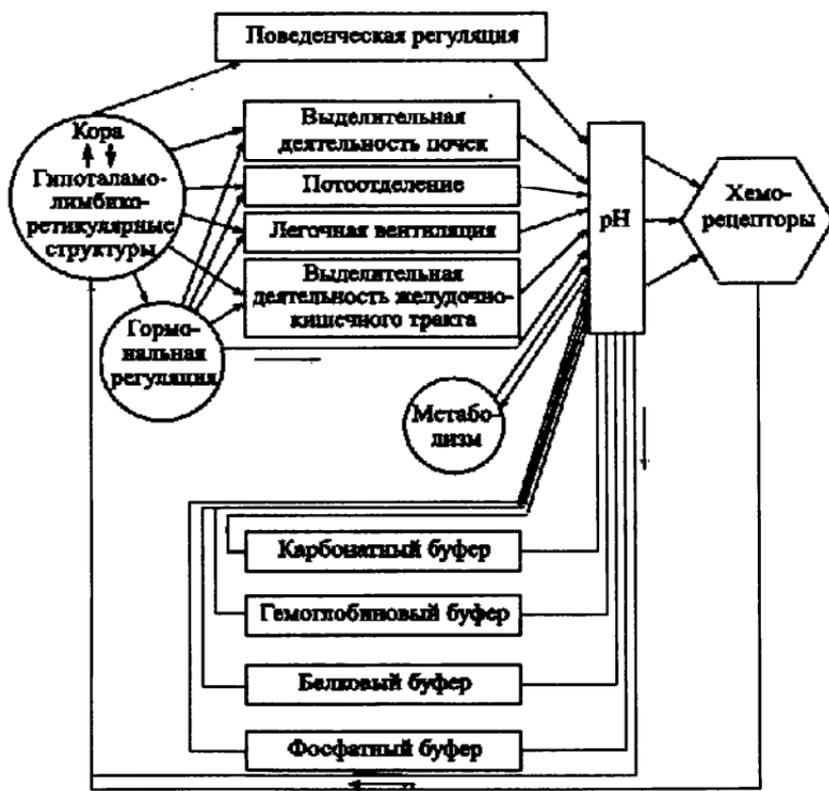
### Белковый буфер



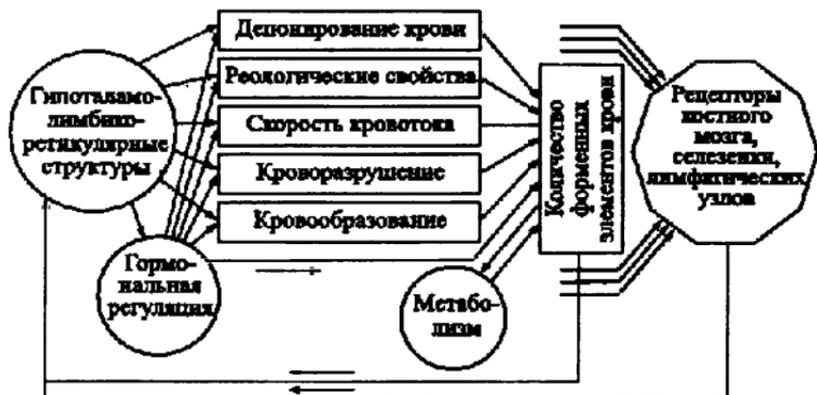
### Гидрофосфатный буфер



### 2.46. Схема функциональной системы, определяющей оптимальное для метаболизма тканей содержание водородных ионов в организме



## 2.47. Схема функциональной системы, определяющей оптимальное для метаболизма количество форменных элементов крови



## ■ ГЛАВА 3

### ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

#### 3.1. Глоссарий

Физиология возбудимых тканей изучает основные закономерности взаимодействия между организмом, его составляющими и действующими факторами внешней среды.

**Возбуждение** – активный физиологический процесс, сопровождающийся изменением структурно-функционального состояния клетки, вызванный действием внешних или внутренних факторов.

**Возбудимые ткани** – ткани, способные отвечать на действие раздражителя активной физиологической реакцией. Возбуждение присуще в основном нервной, мышечной, железистой тканям.

**Возбудимость** – способность клеток реагировать определенным образом на действие раздражителя.

**Раздражитель** – фактор внешней среды, воздействующий на возбудимую ткань.

**Пороговый раздражитель** – раздражитель минимальной величины, способный вызвать возбуждение.

**Твердо-каркасная жидко-мозаичная модель** (С.В. Конев и др., 1970) – теория, согласно которой белковый компонент образует скелет мембраны (твёрдо-упругий белковый каркас) и его ячейки заполнены липидным бислоем. Цитоскелет регулирует конформацию, подвижность, функциональную активность элементарных белков типа рецепторов, ферментов, транспортных систем или ионных каналов. Кроме того, он придает мембране ряд интегральных свойств (непрерывность, прочность, эластичность), за счет чего осуществляется общесистемная реакция клетки на внешний раздражитель в рамках всего организма.

**Пассивный транспорт** – перенос веществ через биомембрану по градиенту (концентрационный, осмотический, гидродинамический и т.д.) и без расхода энергии.

**Облегченная диффузия** – это вид пассивного переноса ионов через биологические мембраны, который осуществляется по градиенту концентрации с помощью переносчика.

**Ионный канал** – несколько субъединиц (интегральных мембранных белков, содержащих трансмембранные сегменты, каждый из которых имеет  $\alpha$ -спиральную конфигурацию), обеспечивающих перенос ионов через мембрану.

**Активный транспорт** – перенос веществ через биомембрану против градиента и с расходом энергии. У человека 30–40 % всей энергии, образующейся в ходе метаболических реакций, расходуется на этот вид транспорта. В почках 70–80 % потребляемого кислорода идет на активный транспорт.

**Натрий-калиевый насос** – энергозависимый механизм, обеспечивающий выведение из клетки ионов натрия и поступление в нее ионов калия. В 1957 г. Я. Скоу обнаружил фермент, гидролизующий АТФ при добавлении ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  ( $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФаза).

**Мембранно-ионная гипотеза Бернштейна** – представление, согласно которому основные механизмы возбуждения определяются структурно-функциональным состоянием мембран, ее мембранным потенциалом.

**Первый опыт Гальвани** – сокращение икроножной мышцы лягушки при действии особым (Fe/Cu) пинцетом на седалищный нерв.

**Второй опыт Гальвани** – сокращение икроножной мышцы лягушки, наблюдаемое при набрасывании седалищного нерва на поврежденный и неповрежденный участки поверхности другой мышцы.

**Мембранный потенциал** – разность потенциалов между цитоплазмой и окружающей средой. Различают два вида мембранных потенциалов: потенциал покоя и потенциал действия.

**Потенциал покоя** – мембранный потенциал клетки, находящейся в невозбужденном состоянии. Величина потенциала покоя равна 60–90 мВ для волокон поперечно-полосатой мускулатуры, 30–50 мВ – для клеток гладкой мышечной ткани, 60–70 мВ – для нервных клеток.

**Потенциал действия** – кратковременное изменение мембранного потенциала клетки при ее возбуждении. Продолжительность потенциала действия может изменяться в широком временном диапазоне, от 1 мс (для нервных клеток) до 10 мс (волокна скелетной мускулатуры) и даже 100–300 мс (для кардиомиоцитов) и более (для гладкой мускулатуры).

**Локальный ответ** – местное изменение мембранного потенциала, возникающее при действии на возбудимую ткань подпороговых раздражителей.

**Критический уровень деполяризации** – уровень мембранного потенциала, при котором открываются все потенциалзависимые натриевые каналы и начинается деполяризация.

**Деполяризация** – изменение мембранного потенциала в менее электроотрицательном направлении, ее возникновение обусловлено открытием  $\text{Na}^+$ -каналов и вхождением ионов  $\text{Na}^+$  в клетку.

**Гиперполяризация** – изменение мембранного потенциала в более электроотрицательном направлении.

**Овершут** – фрагмент потенциала действия, во время которого внутреннее содержимое клетки приобретает положительный заряд по отношению к окружающей среде.

**Реполяризация** – восстановление исходного уровня мембранного потенциала, обусловленное закрытием  $\text{Na}^+$ -каналов, открытием  $\text{K}^+$ -каналов и выходом ионов  $\text{K}^+$  из клетки.

**Рефрактерность** – состояние невозбудимости клетки во время ее возбуждения: *абсолютная* (полная) и *относительная* (неполная).

**Аккомодация** – уменьшение возбудимости ткани при действии медленно нарастающего по силе раздражителя.

**Реобаза** – минимальная сила раздражителя, способная вызвать возбуждение при условии достаточно длительного его действия.

**Хронаксия** – минимальное время, в течение которого должен действовать раздражитель величиной в две реобазы, чтобы вызвать возбуждение.

**Закон «силы»** – закономерность, согласно которой при увеличении силы раздражителя ответная реакция возбуждения растёт.

**Закон «все или ничего»** – закономерность, согласно которой с увеличением силы сверхпорогового раздражителя ответная реакция возбуждения остается неизменной.

**Физиологический электротон** – изменение возбудимости клеток или тканей под действием постоянного электрического тока.

**Катэлектротон** – изменение возбудимости клеток или тканей под действием постоянного тока под катодом.

**Анэлектротон** – изменение возбудимости клеток или тканей под действием постоянного тока под анодом.

**Катодическая депрессия** – снижение возбудимости под катодом при длительном действии постоянного тока подпороговой величины.

**Анодическая экзальтация** – повышение возбудимости под анодом при длительном действии постоянного тока подпороговой величины.

**Сократимость** – способность мышечной ткани изменять свою длину при возбуждении.

**Проводимость** – способность возбудимой ткани передавать процесс возбуждения на расстояние.

**Эластичность** – способность мышцы восстанавливать исходные размеры после растяжения.

**Электромиография** – метод регистрации электрической активности мышц.

**Типы мышечного сокращения:** 1) *изотоническое* – сокращение мышцы при постоянном напряжении, с изменением ее длины; 2) *изометрическое* – сокращение без изменения длины при возрастающем напряжении; 3) *ауксотоническое* – с изменением обоих этих параметров.

**Теория «скользящих нитей»** – концепция, согласно которой укорочение саркомера есть результат взаимодействия актина и миозина: головка миозина, несущая продукты гидролиза АТФ, прикрепляется к соответствующему участку актиновой нити, изменяется ее конформация, длина саркомера уменьшается на 1 %.

**Электромеханическая сопряженность** – определенная последовательность процессов от потенциала действия до инициированного им мышечного сокращения.

**Опыт Рюделя** – эксперимент, подтверждающий выход ионов  $\text{Ca}^{2+}$  из саркоплазмического ретикулума и его роль во вза-

имодействии актина и миозина (инъекция особого белка *экворина*, способного при взаимодействии с ионами  $\text{Ca}^{2+}$  излучать свет, ведет после возбуждения к люминесценции).

**Одинокое мышечное сокращение** – зарегистрированное изменение длины одного мышечного волокна при его возбуждении (для него выполняется «закон все или ничего»).

**Закон Хилла** – закономерность, описывающая процессы теплообразования мышечного сокращения, выделяют 2 фазы: начальное теплообразование (тепло активации, укорочения и расслабления) и восстановительное теплообразование (запаздывающее, длится несколько минут после расслабления).

**Суммация сокращений** – сложение нескольких сократительных процессов при действии на мышцу нескольких раздражителей с определенной частотой (при условии, что интервал времени между их действием меньше продолжительности одиночного мышечного сокращения).

**Тетанус** – длительное непрерывное сокращение с большой амплитудой скелетной мышцы, обусловленное действием нескольких раздражителей с определенной частотой. Виды: *зубчатый* и *гладкий тетанус*. Явление оптимума обусловлено тем, что каждый последующий раздражитель попадает в фазу супернормальной возбудимости, а явление пессимума – тем, что каждый последующий раздражитель попадает в фазу рефрактерности (относительной или абсолютной).

**Правило средних нагрузок** – зависимость между выполняемой работой и массой поднимаемого груза (существуют средние нагрузки, при которых мышцы выполняют максимальную работу).

**Тонус скелетных мышц** – определенная активность мышечных элементов.

**Утомление** – снижение работоспособности мышечной структуры при длительном активном функционировании. Оно обусловлено накоплением продуктов обмена (в частности, молочной кислоты), а также истощением энергетических ресурсов (кальция, гликогена, АТФ).

**Опыт Орбели – Генецианского** – эксперимент о влиянии раздражения симпатических волокон ВНС на работу утомленной икроножной мышцы лягушки, демонстрирующий защитно-приспособительный эффект данной иннервации на процессы утомляемости в мышечной ткани (при раздражении симпатического нерва амплитуда сокращения возрастает).

**Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы** – приспособление организма к меняющимся

ся условиям среды путем изменения уровня обмена, осуществляемое под влиянием импульсов, идущих по симпатическим нервам прямо к органам.

**Активный отдых** – состояние покоя, при котором восстановление работоспособности утомленной мышцы осуществляется более быстро при выполнении работы другими органами. И.М. Сеченов объяснял это развитием процессов утомления, прежде всего, в нервных центрах.

**Лабильность (функциональная подвижность)** – способность возбудимой ткани генерировать определенное количество импульсов возбуждений в единицу времени (Н.Е. Введенский).

**Усвоение ритма** – способность возбудимой ткани изменять генерируемое количество импульсов возбуждений при длительном воздействии раздражителей (А.А. Ухтомский). Нервная ткань имеет большую лабильность, чем мышечная. Ее значение зависит от функционального состояния ткани. Она может изменяться в процессе длительного действия раздражителя, т.е. ткань может повышать свою функциональную подвижность в процессе жизнедеятельности.

**Парабиоз** – локальное длительное состояние особого возбуждения, возникающее под действием наркотических или других веществ.

**Синапс** – структура, обеспечивающая проведение сигнала от одной клетки к другой. Термин был введен английским физиологом Ч. Шеррингтоном в 1897 г.

**Химический синапс** – межклеточное образование, которое обеспечивает передачу сигнала с помощью химического посредника-медиатора.

**Электрический синапс** – межклеточное образование, которое обеспечивает передачу импульса возбуждения посредством возникновения электрического тока между пресинаптическим и постсинаптическим отделами.

**Коннексоны** – специфические белковые комплексы, обеспечивающие передачу возбуждения на мембранах электрического синапса, состоящие из шести субъединиц и располагающиеся в таком порядке, что в их центре образуется пора, заполненная водой, которая проходит через бислой клеточной мембраны.

**Медиаторы** – химические вещества, участвующие в передаче возбуждения или торможения от одной возбудимой клетки к другой.

**Принцип Дейла** – закономерность, согласно которой, как правило, в синаптических окончаниях одного нейрона выделяется только один медиатор.

**Синаптическая задержка** – время, необходимое для проведения импульса возбуждения в синапсе (0,2–0,5 мс).

**Мембранные рецепторы** – белковые молекулы, которые комплементарны к соответствующим медиаторам и способны контролировать функциональное состояние структурных элементов мембраны (открытие каналов, изменение конформации молекул ц-АМФ, аденилатциклазы, гуанилатциклазы и т.д.).

**Ионотропные рецепторы** – структуры, состоящие из нескольких субъединиц, которые в клеточной мембране образуют ионный канал. Связывание медиатора с этим рецептором приводит к открытию канала за счет аллостерического эффекта.

**Метаботропные рецепторы** – структуры, связанные с системами внутриклеточных посредников, изменения их конформации при связывании с лигандом приводят к запуску каскада реакций и в конечном счете к изменению функционального состояния клетки. Это рецепторы, связанные с гетеротримерными G-белками (например, рецептор вазопрессина), обладающие внутренней тирозинкиназной активностью (например, рецептор инсулина), внутриклеточные факторы транскрипции (например, рецепторы глюкокортикоидов).

**Первичный мессенджер** – химическое вещество, способное взаимодействовать с рецепторами на плазматической мембране, инициируя определенную клеточную реакцию.

**Вторичный мессенджер** – субстанция, обеспечивающая передачу сигнала от комплекса первичный мессенджер – рецептор на плазматической мембране к определенным внутриклеточным механизмам.

**Фактор надежности** – отношение амплитуды потенциала действия к порогу деполяризации, по мере удаления от центра возбуждения убывает. С увеличением его значения скорость проведения возбуждения больше.

**Сальтаторный механизм** – распространение возбуждения по миелинизированным нервным волокнам, осуществляемое за счет местных токов, возникающих в одном из перехватов Ранвье и распространяющихся на соседние, вызывая деполяризацию и генерацию потенциала действия (т.е. потенциал действия распространяется как бы прыжками от одного перехвата к другому).

## 3.2. Функции клеточной мембраны

- ◆ Защитная
- ◆ Барьерная
- ◆ Рецепторная
- ◆ Транспортная
- ◆ Ферментативная

## 3.3. Классификация типов транспорта

Классификация типов транспорта низкомолекулярных веществ без изменения морфологической структуры мембраны

### Пассивный:

- простая диффузия;
- облегченная диффузия;
- обменная диффузия;
- осмос;
- фильтрация

### Активный:

- $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насос;
- $\text{Ca}^{2+}$ -насос;
- протонная помпа

### Сопряженный:

- натрийзависимый перенос глюкозы, аминокислот

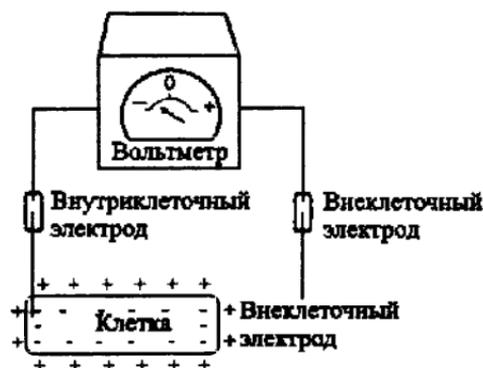
## 3.4. Основные свойства возбудимых тканей

- ◆ Возбудимость
- ◆ Проводимость
- ◆ Лабильность
- ◆ Рефрактерность
- ◆ Сократимость (мышечная ткань)
- ◆ Секреция (железистая ткань)

### 3.5. Классификация ионных каналов



### 3.6. Измерение мембранного потенциала



### 3.7. Внутри- и внеклеточные концентрации ионов для мышечной клетки теплокровного животного (ммоль/л)

Ион	Внутриклеточная	Внеклеточная
Na <sup>+</sup>	12	145
K <sup>+</sup>	155	4
Cl <sup>-</sup>	4	5
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	8	120
A <sup>-</sup>	155	27

### 3.8. Расчет величины мембранного потенциала

УРАВНЕНИЕ НЕРНСТА (только для ионов  $K^+$ )

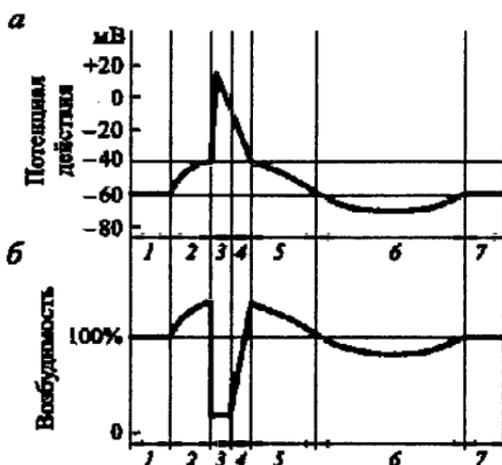
$$E_m = \frac{R \cdot T}{n \cdot F} \cdot \ln \frac{[K^+]_H}{[K^+]_{BH}},$$

где  $E_m$  – величина мембранного потенциала, мВ;  $R$  – газовая постоянная;  $T$  – абсолютная температура;  $n$  – валентность иона;  $F$  – число Фарадея;  $[K^+]_{BH}$  – концентрация ионов калия внутри клетки;  $[K^+]_H$  – концентрация ионов калия снаружи.

УРАВНЕНИЕ НЕРНСТА (для нескольких ионов)

$$E_m = \frac{R \cdot T}{F} \cdot \ln \frac{P_{K^+} [K^+]_{BH} + P_{Na^+} [Na^+]_{BH} + P_{Cl^-} [Cl^-]_H}{P_{K^+} [K^+]_H + P_{Na^+} [Na^+]_H + P_{Cl^-} [Cl^-]_{BH}},$$

где  $P$  – проницаемость соответствующих ионов через клеточную мембрану;  $[ ]_H$  – концентрация соответствующих ионов снаружи клетки;  $[ ]_{BH}$  – концентрация соответствующих ионов внутри клетки.



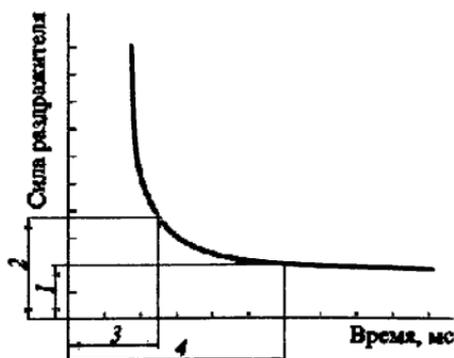
Потенциал действия и возбудимость, соотношение фаз:

*a* – для потенциала действия: 1, 7 – потенциал покоя; 2 – локальный ответ; 3 – деполяризация и начальная реполяризация; 4 – окончательная реполяризация; 5 – следовая деполяризация; 6 – следовая гиперполяризация; *б* – для возбудимости: 1 – исходная возбудимость; 2 – супернормальная возбудимость; 3 – абсолютная рефрактерность; 4 – относительная рефрактерность; 5 – супернормальная возбудимость; 6 – субнормальная возбудимость

### 3.9. Сравнительная характеристика локального потенциала и потенциала действия

Характеристика	Локальный потенциал	Потенциал действия
Проводимость	Распространяется местно, на 1–2 мм с затуханием (декрементом)	Распространяется без затухания на большие расстояния по всей длине нервного волокна
Закон «силы»	Подчиняется	Не подчиняется
Закон «все или ничего»	Не подчиняется	Подчиняется
Явление суммации	Суммируется, возрастает при повторных частых подпороговых раздражениях	Не суммируется
Величина амплитуды	10–40 мВ	80–130 мВ
Способность к возбудимости	Увеличивается	Уменьшается вплоть до полной невозбудимости (рефрактерность)
Величина раздражителя	Подпороговая	Пороговая и сверхпороговая

### 3.10. Зависимость между силой раздражителя и временем его действия



Зависимость силы раздражителя от времени его действия:  
 1 — реобазис; 2 — удвоенная реобазис; 3 — хронаксия; 4 — полезное время

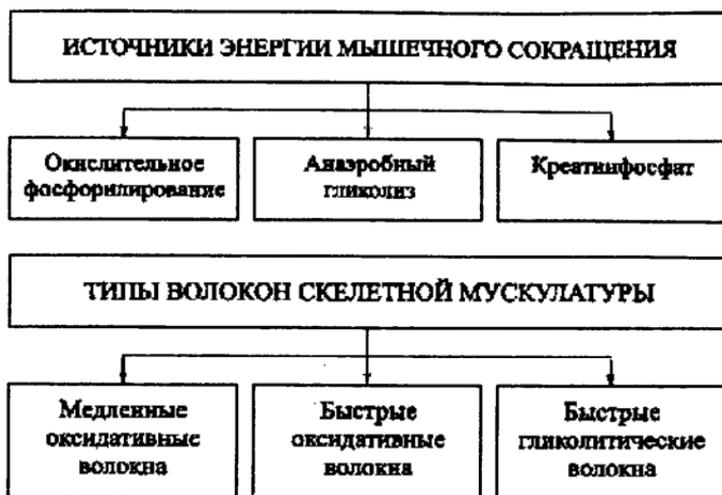
### 3.11. Формула М. Вейса

$$I = \frac{a}{t} + b,$$

где  $I$  – пороговая сила тока;  $t$  – время действия раздражителя (с);  $a$  – константа, характеризующая постоянное время раздражения с момента, когда кривая переходит в прямую линию, идущую параллельно оси ординат;  $b$  – константа, соответствующая силе раздражения при постоянной его длительности, когда кривая переходит линию, идущую параллельно оси абсцисс.

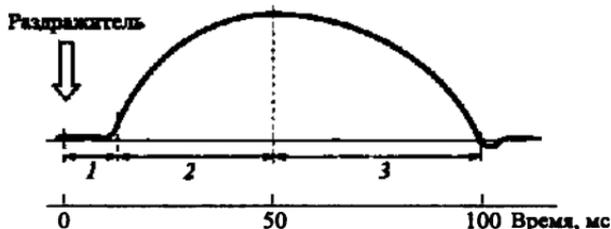
### 3.12. Мышечная ткань, мышечное сокращение





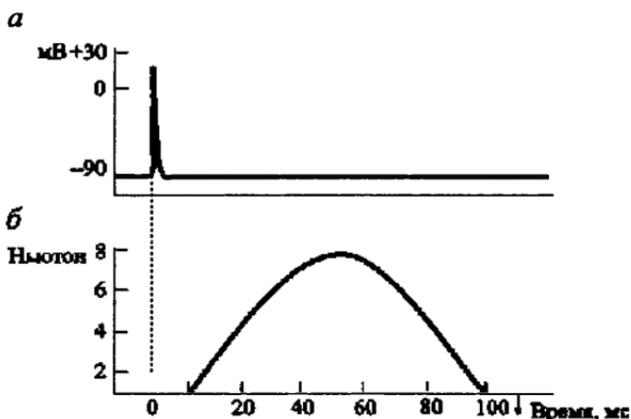
**Характеристика трех типов волокон скелетных мышц**

Показатель	Медленные окислительные волокна	Быстрые окислительные волокна	Быстрые гликолитические волокна
Главный источник образования АТФ	Окислительное фосфорилирование	Окислительное фосфорилирование	Гликолиз
Митохондрии	Много	Много	Мало
Капилляры	Много	Много	Мало
Содержание миоглобина	Высокое (красные мышцы)	Высокое (красные мышцы)	Низкое (белые мышцы)
Активность ферментов гликолиза	Низкая	Промежуточная	Высокая
Содержание гликогена	Низкое	Промежуточное	Высокое
Скорость утомления	Медленная	Промежуточная	Быстрая
Активность АТФазы миозина	Низкая	Высокая	Высокая
Скорость укорочения	Медленная	Быстрая	Быстрая
Диаметр волокна	Малый	Средний	Большой
Размер двигательной единицы	Малый	Средний	Большой
Диаметр двигательного аксона	Малый	Средний	Большой



Одиночное мышечное сокращение:

1 – латентная фаза; 2 – фаза сокращения; 3 – фаза расслабления



Соотношение между потенциалом действия (а) и одиночным мышечным сокращением (б)

## ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ АТФ ПРИ СОКРАЩЕНИИ СКЕЛЕТНОЙ МУСКУЛАТУРЫ

- ♦ Гидролиз АТФ под действием миозина, в результате поперечные мостики получают энергию для развития тянущего усилия

- ♦ Связывание АТФ с миозином, ведущее к отсоединению поперечных мостиков, прикрепленных в актину, что создает возможность повторения цикла их активности

- ♦ Гидролиз АТФ (под действием  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФазы) для активного транспорта ионов  $\text{Ca}^{2+}$  в латеральные цистерны саркоплазматического ретикулума, снижающий уровень цитоплазматического кальция до исходного уровня

## Распространение потенциала действия по аксону

Высвобождение ацетилхолина из окончаний нервно-мышечного синапса

Диффузия медиатора к двигательной концевой пластинке мышечного волокна

Взаимодействие его с N-холинорецепторами концевой пластинки

Открытие ионных каналов для  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$

Генерация потенциала концевой пластинки – деполяризация мембраны  
(входящий поток ионов  $\text{Na}^+$ , больше выходящий для ионов  $\text{K}^+$ )

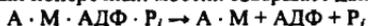
Распространение потенциала действия по поверхности мышечного волокна  
и поперечным трубочкам вглубь него

Запуск высвобождения ионов  $\text{Ca}^{2+}$  из цистерн саркоплазматического ретикулума

Связывание ионов  $\text{Ca}^{2+}$  с тропонином актиновых филаментов,  
смещение тропомиозина из своего блокирующего положения, открытие  
участков связывания актина с поперечными мостиками толстых филаментов

Актин-миозиновое взаимодействие:  $\text{A} + \text{M} \cdot \text{АДФ} \cdot \text{P}_i \rightarrow \text{A} \cdot \text{M} \cdot \text{P}_i$

Благодаря связыванию миозин освобождается из напряженной конформации;  
при этом каждый поперечный мостик совершает движение по дуге:



АТФ связывается с миозином, разрывая связь между актином и миозином, что  
позволяет поперечным мостикам отделиться от актина:  $\text{A} \cdot \text{M} + \text{АТФ} \rightarrow \text{A} + \text{M} \cdot \text{АТФ}$

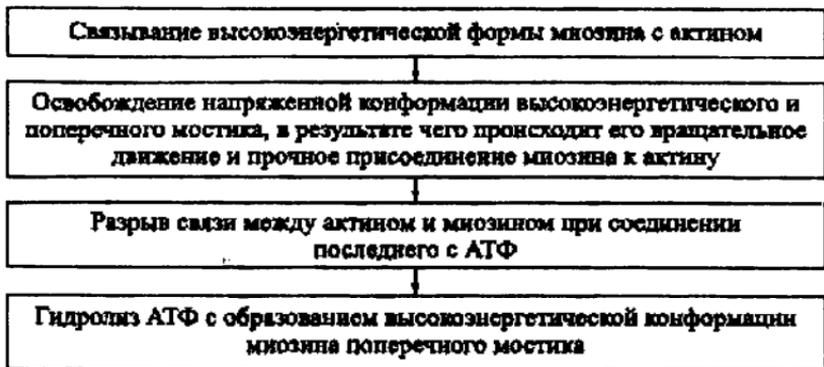
АТФ, связанная с миозином, расщепляется, снабжая энергией  
миозиновые поперечные мостики:  $\text{M} \cdot \text{АТФ} \rightarrow \text{M} \cdot \text{АДФ} \cdot \text{P}_i$

Циклические движения поперечных мостиков повторяются до тех пор,  
пока ионы  $\text{Ca}^{2+}$  остаются связанными с тропонином

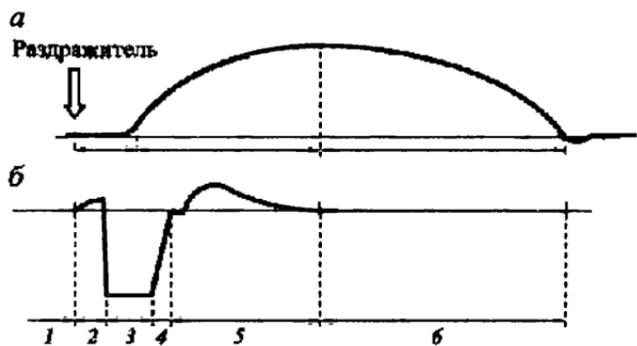
Снижение концентрации ионов  $\text{Ca}^{2+}$  в результате его активного транспорта  
в саркоплазматический ретикулум ( $\text{Ca}^{2+}$ -АТФаза)

Тропомиозин возвращается в блокирующее положение,  
циклические движения поперечных мостиков прекращаются,  
мышечное волокно расслабляется

Электромеханическая сопряженность

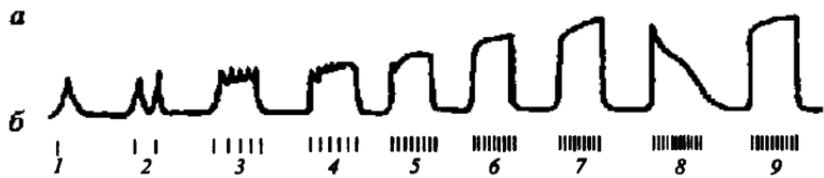


Основные стадии рабочего цикла мышечного сокращения



Соотношения фаз сократимости (а) и возбудимости (б) поперечно-полосатых мышц:

1, 6 – исходная возбудимость; 2, 5 – супернормальная возбудимость; 3 – абсолютная рефрактерность; 4 – относительная рефрактерность



Особенности мышечного сокращения при действии раздражителя с определенной частотой:

а – регистрация мышечного сокращения; б – частота действия раздражителя: 1 – одиночное мышечное сокращение; 2 – суммация двух сокращений; 3, 4 – формирование зубчатого тетануса; 5, 6 – формирование гладкого тетануса; 7, 9 – оптимум; 8 – пессимум

## ОЦЕНКА ДИНАМИЧЕСКОЙ РАБОТЫ МЫШЦ

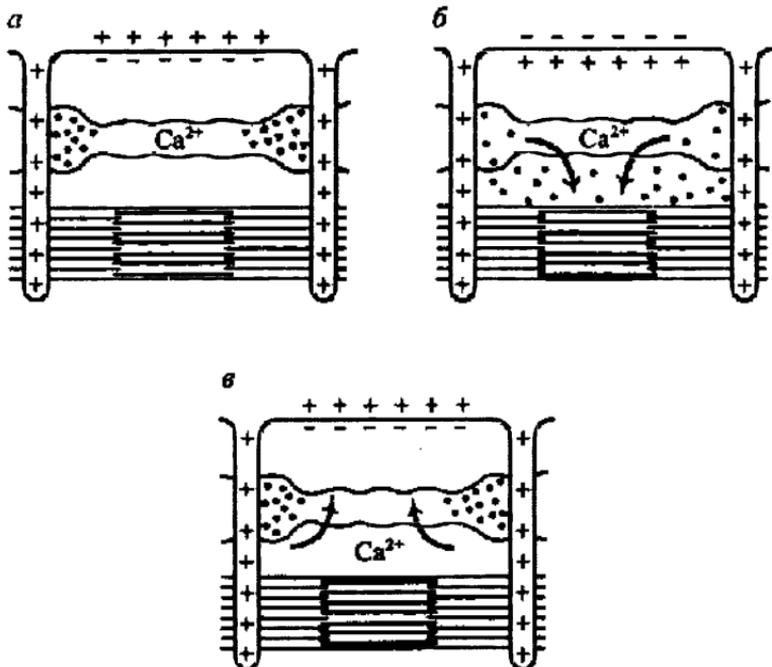
$$A = P \cdot H,$$

где  $A$  – динамическая работа мышц, кг/м;  $P$  – масса груза, кг;  $H$  – высота подъема груза, м.

## РАСЧЕТ МЫШЕЧНОЙ СИЛЫ

$$A_{MC} = \frac{P}{S},$$

где  $A_{MC}$  – мышечная сила (кг/см<sup>2</sup>);  $P$  – максимальный груз, который способна поднять мышца (кг);  $S$  – площадь физиологического поперечного сечения мышцы (см<sup>2</sup>).

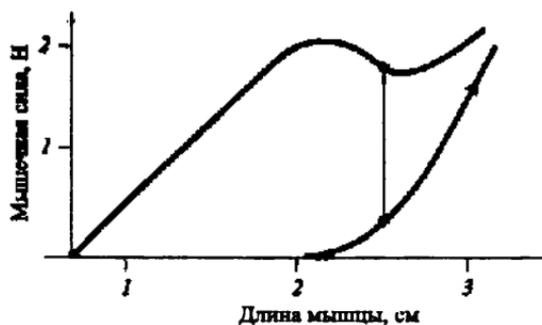


Электромеханическая сопряженность процессов возбуждения в мышечном волокне:

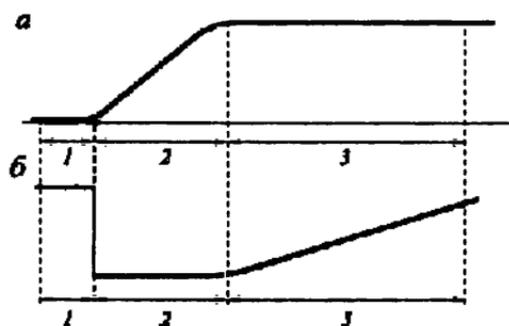
*а* – состояние покоя; *б* – начало сокращения; *в* – расслабление



Соотношение между силой сокращения и длиной саркомера

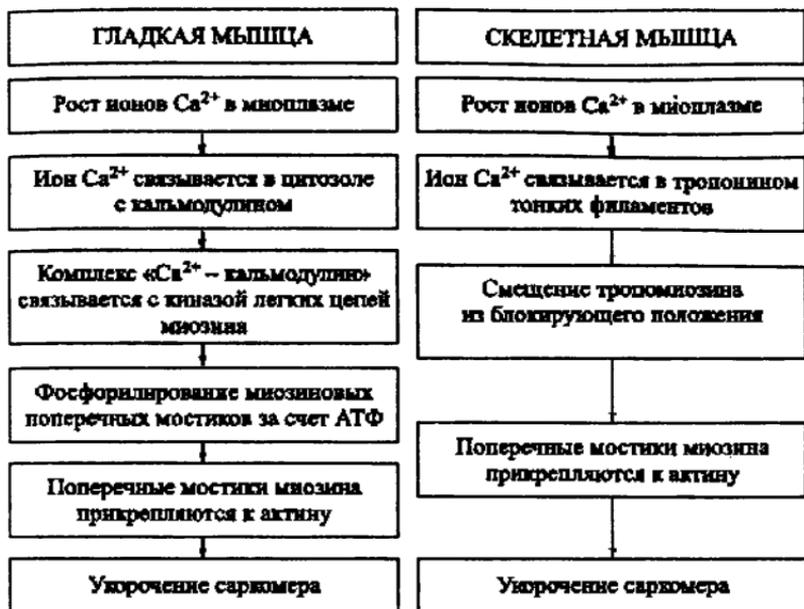


Соотношение между силой мышцы и ее длиной



Соотношение фаз гладкомышечных волокон:

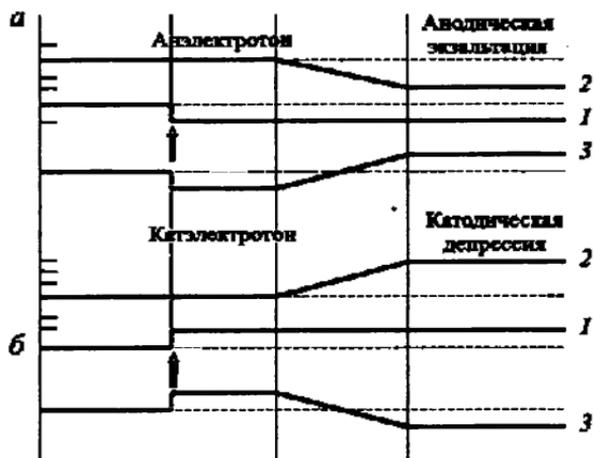
*а* – сократимости: 1 – латентная фаза; 2 – фаза сокращения; 3 – фаза расслабления; *б* – возбудимости: 1 – исходная возбудимость; 2 – абсолютная рефрактерность; 3 – относительная рефрактерность



Особенности актин-миозинового взаимодействия в скелетной и гладкой мышцах

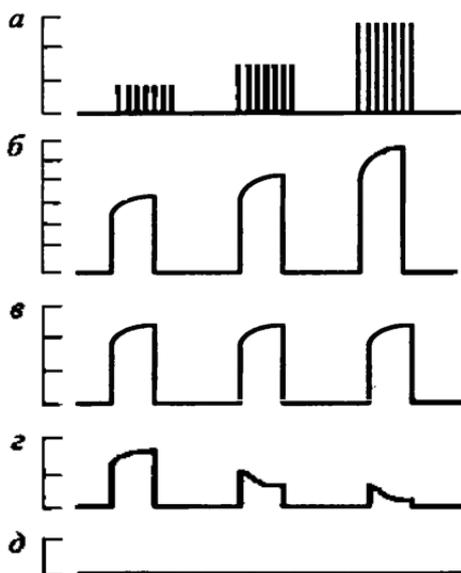
### ХАРАКТЕРИСТИКА ГЛАДКОЙ МУСКУЛАТУРЫ

- ♦ Обладает автоматизмом (влияние интрамуральной нервной системы носит корригирующий характер)
- ♦ Пластичность – способность долго сохранять длину без изменения тонуса
- ♦ Функциональный синтиций – отдельные волокна разделены, но имеются особые участки контакта – нексусы
- ♦ Величина потенциала покоя – 30–50 мВ, амплитуда потенциала действия меньше, чем у клеток скелетных мышц
- ♦ Минимальная «критическая зона» (возбуждение возникает, если возбуждается некоторое минимальное число мышечных элементов)
- ♦ Для взаимодействия актина и миозина необходим ион  $\text{Ca}^{2+}$ , который поступает извне
- ♦ Длительность одиночного сокращения велика



Физиологический электрон под действием постоянного тока (стрелкой указано начало его действия):

*a* – под анодом; *b* – под катодом; 1 – изменения мембранного потенциала; 2 – изменения критического уровня деполяризации; 3 – изменение возбудимости



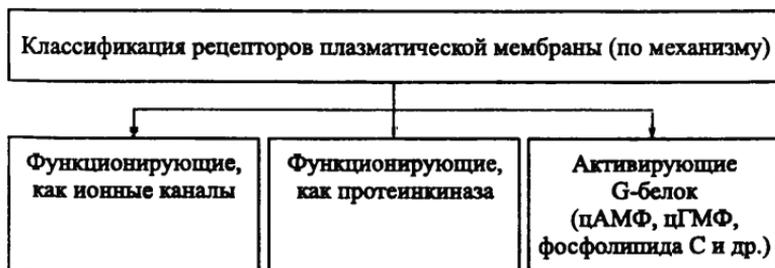
Пароксиоз:

*a* – раздражители разной силы; *b* – исходное состояние; *в* – уравнивательная фаза; *г* – парадоксальная фаза; *д* – тормозная фаза

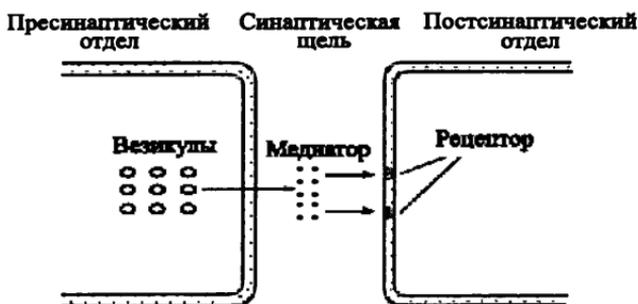
### 3.13. Классификация синапсов

По типу контактируемых клеток	Межнейронные Нейроэффektorные (нейромышечные, нейросекреторные) Нейрорецепторные
Для межнейронных синапсов	Аксо-соматические Аксо-дендритные Аксо-аксональные Дендро-дендритные Сомато-соматические Сомато-дендритные
По механизму передачи	Химические Электрические Смешанные
По вызываемому эффекту	Возбуждающие Тормозные
По химической структуре медиатора (для химического синапса)	Холинергические Адренергические Дофаминергические ГАМКергические Глутаматергические Аспартатергические Пептидергические Пуринергические
По рецепторной организации (для химического синапса)	Ионотропные Метаботропные

### 3.14. Классификация рецепторов плазматической мембраны



### 3.15. Структурно-функциональная организация химического синапса



### 3.16. Свойства электрических синапсов

- ◆ Быстродействие (значительно превосходит в химических синапсах)
- ◆ Слабость следовых эффектов (практически отсутствует суммация последовательных сигналов)
- ◆ Высокая надежность передачи возбуждения
- ◆ Пластичность
- ◆ Одно- и двухсторонность передачи

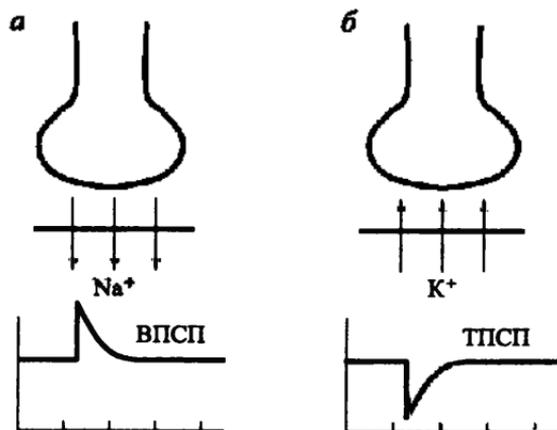
### 3.17. Характеристика химического синапса

- ◆ Принцип «физиологического клапана»
- ◆ При участии посредника-медиатора
- ◆ Синаптическая задержка
- ◆ Принцип Дейла
- ◆ Трансформация ритма возбуждения
- ◆ Синаптическое облегчение и депрессия
- ◆ Утомляемость
- ◆ Явление суммации, подчинение закону силы
- ◆ Низкая лабильность
- ◆ Чувствительность к химическим факторам

### 3.18. Свойства медиаторов

- ◆ Синтезируются в нейроне
- ◆ Накапливаются в окончании клетки
- ◆ Выделяются при появлении иона  $\text{Ca}^{2+}$  в пресинаптическом окончании
- ◆ Оказывают специфическое действие на постсинаптическую мембрану

### 3.19. Постсинаптические потенциалы



Механизмы генерации возбуждающего постсинаптического потенциала (а) и тормозного постсинаптического потенциала (б)

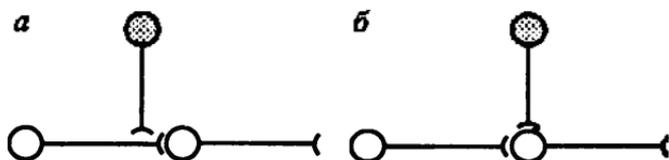
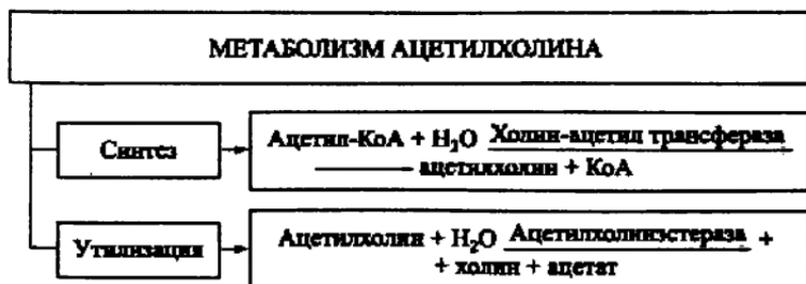


Схема пресинаптического (а) и постсинаптического (б) торможения (штриховкой обозначен тормозной синапс)

### 3.20. Метаболизм ацетилхолина



### 3.21. Основные пути изменения процессов нервно-мышечной передачи

◆ Блокада холинорецепторов (кураре, миорелаксанты), происходит блокирование соответствующего рецептора, медиатор не способен вызвать возбуждение

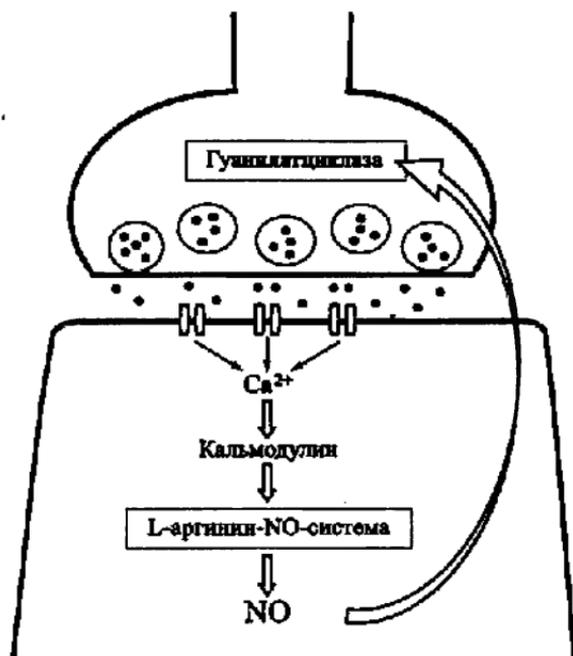
◆ Ингибирование холинэстеразы (эзерин, простигмин и др.), инактивация фермента приводит к удлинению действия медиатора и стойкой деполяризации постсинаптической мембраны

◆ Подавление выхода ацетилхолина из пресинаптического отдела (токсин ботулизма) осуществляется путем расщепления белка, обеспечивающего выделение ацетилхолина из везикул

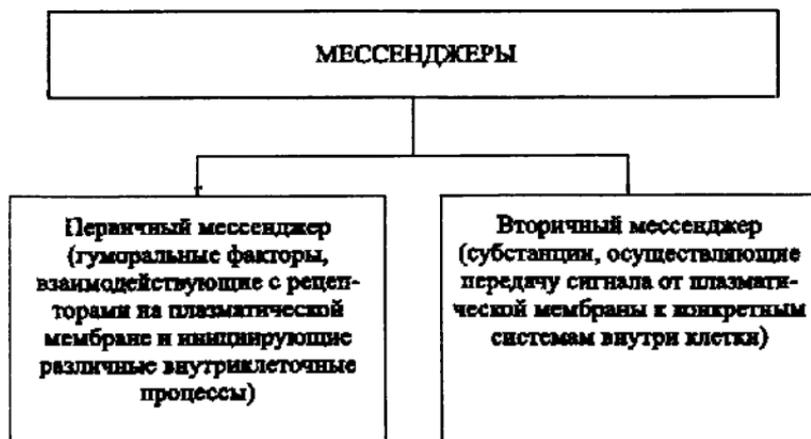
### 3.22. Классификация основных первичных мессенджеров (нейротрансмиттеров)

Группа	Мессенджер
Биогенные амины	Ацетилхолин Дофамин Норадреналин Адреналин Серотонин Гистамин
Аминокислоты	Глутамат Аспартат γ-аминомасляная кислота Глицин Таурин
Нейропептиды	Эндорфины Субстанция Р Нейротензин Эпидермальный фактор роста Нейропептид Y Пептид YY Нейрокинин А Нейрокинин В
Нуклеотиды	Аденозин Аденозинтрифосфат
Простагландины	Простагландин Е и др.
Свободные радикалы	Оксид азота Супероксиданион

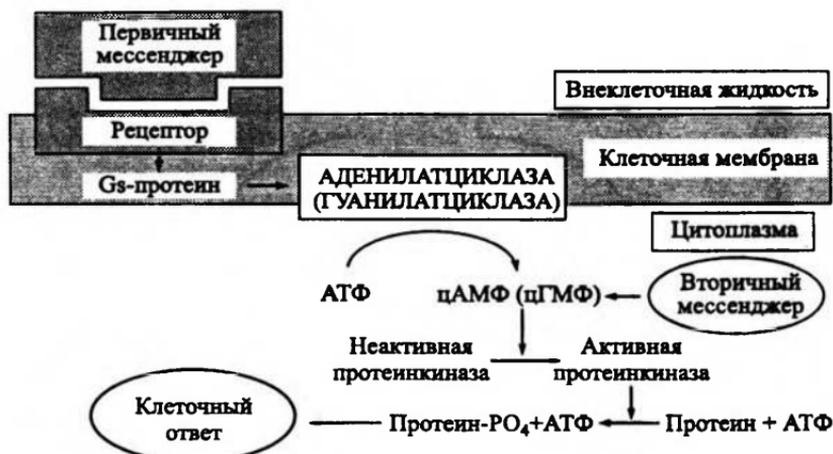
### 3.23. Организация химического синапса, функционирующего с участием NO



### 3.24. Мессенджеры



а



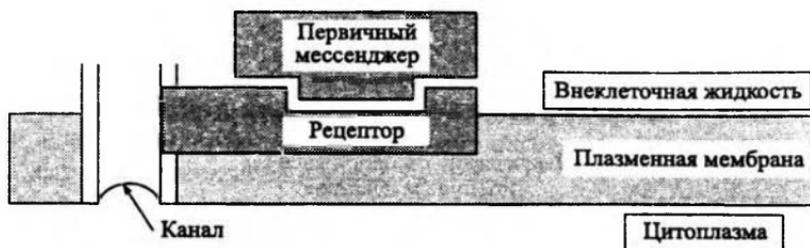
б



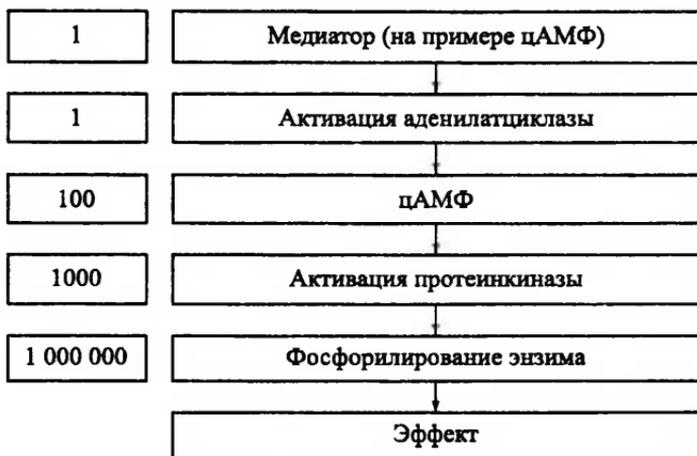
Основные механизмы реализации действия вторичных мессенджеров:

а – аденилатциклизная/гуанилатциклизная система; б – Са<sup>2+</sup>-кальмодулиновая система

### 3.25. Активация рецептора, функционирующего как ионный канал



### 3.26. Усиливающий каскадный характер действия факторов регуляции

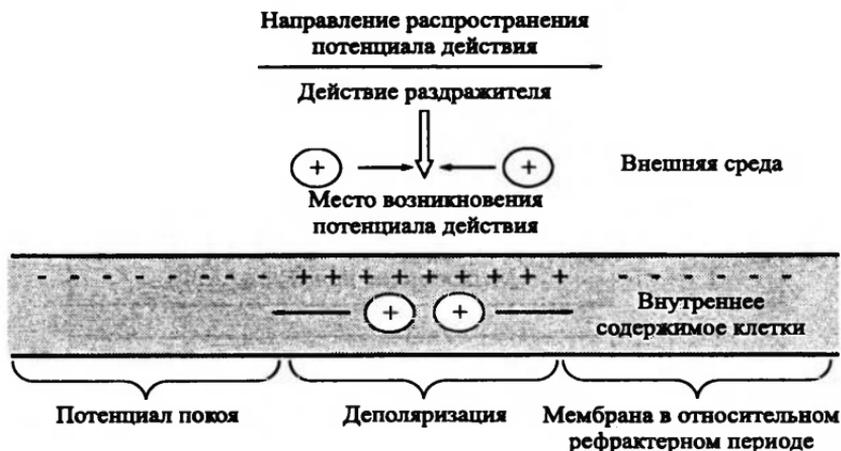


### 3.27. Характеристика процессов проведения возбуждения по нервным волокнам

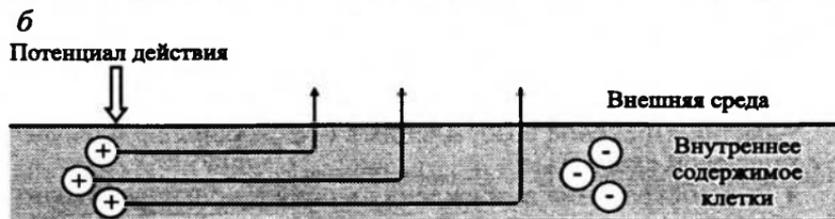
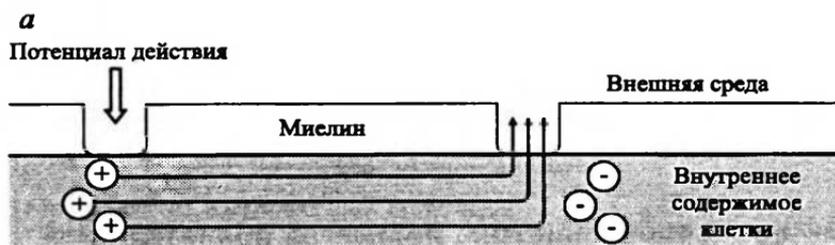
- ◆ Анатомическая и функциональная целостность
- ◆ Двухсторонность
- ◆ Распространение возбуждения в обе стороны происходит с одинаковой скоростью
- ◆ Распространение возбуждения в обе стороны происходит без затухания
- ◆ В различных волокнах возбуждение передается с разной скоростью

- ◆ Большая скорость проведения сигнала по сравнению с передачей по аксоплазме или с током крови
- ◆ Изолированность
- ◆ Малая утомляемость

### 3.28. Распространение потенциала действия



Распространение потенциала действия по плазматической мембране



Распространение потенциала действия по миелиновому (*a*) и безмиелиновому (*б*) волокну

### 3.29. Оценка скорости проведения возбуждения по нервному волокну

$$V \approx \frac{S}{T},$$

где  $V$  – скорость проведения возбуждения по нервному волокну, м/с;  $S$  – расстояние по нервному волокну между стимулирующими и отводящими электродами, м;  $T$  – время латентного периода от момента нанесения раздражения до начала возникновения восходящей фазы потенциала действия, с.

### 3.30. Классификация нервных волокон

Классификация нервных волокон по Эрлангеру – Гассеру

Тип волокон	Функция	Средний диаметр, мкм	Средняя скорость проведения, м/с
Aα	Первичные афференты мышечных веретен, двигательные волокна скелетных мышц	15	100 (70–120)
Aβ	Кожные афференты прикосновения и давления	8	50 (30–70)
Aγ	Двигательные волокна мышечных веретен	5	20 (15–30)
Aδ	Кожные афференты температуры и боли	< 3	10 (5–15)
B	Симпатические, преганглионарные и парасимпатические пре- и постганглионарные волокна	3	7 (3–15)
C	Кожные афференты боли, симпатические постганглионарные волокна	До 1 (немиелинизированные)	1 (0,5–2)

Классификация нервных волокон по Лойду – Ханту

Группа	Функция	Средний диаметр, мкм	Средняя скорость проведения, м/с
I	Первичные афференты мышечных веретен и афференты от сухожильных органов	13	75 (70–120)
II	Кожные механорецепторы	9	55 (25–70)
III	Мышечные сенсоры глубокого давления	3	11 (10–25)
IV	Немиелинизированные афференты боли	–	1

### 4.1. Глоссарий

Физиология сердца изучает общие принципы его функционирования, закономерности процессов возбуждения, сокращения, автоматизма и насосную функцию миокарда. Главным фактором, обеспечивающим движение крови по сосудам, является сокращение миокарда.

**Типичные кардиомиоциты** – сократительные клетки, образующие предсердия и желудочки.

**Атипичные кардиомиоциты** – клетки проводящей системы сердца, обеспечивающие возникновение возбуждения в сердце и проведение его от места возникновения к сократительным элементам предсердий и желудочков.

**Проводящая система сердца** – совокупность атипичных кардиомиоцитов, образующих узлы: синоатриальный и атрио-вентрикулярный, межузловые тракты Бахмана, Венкебаха и Торея, пучки Гиса и волокна Пуркинье.

**Возбудимость кардиомиоцитов** – способность клеток сердца реагировать на действие раздражителя специфической реакцией, характеризующаяся возникновением потенциала действия. Величина потенциала покоя типичного кардиомиоцита – около  $-90$  мВ. В атипичном кардиомиоците потенциал покоя имеет меньшую величину –  $60$  мВ.

**Потенциал действия типичного кардиомиоцита** – быстрое колебание мембранного потенциала клеток сократительного миокарда, состоящее из фаз деполяризации, начальной быстрой реполяризации, медленной реполяризации (фазы плато), конечной быстрой реполяризации и следовых явлений. Во время пика потенциала действия в типичном кардиомиоците происходит изменение знака мембранного потенциала с  $-90$  до  $+30$  мВ. Амплитуда потенциала –  $120$  мВ, длительность в кардиомиоцитах желудочков –  $0,3$  с ( $\sim 300$  мс).

**Потенциал действия атипичного кардиомиоцита** – быстрое колебание мембранного потенциала клеток проводящей системы, состоящее из фаз деполяризации, реполяризации и спонтанной медленной диастолической деполяризации. Во время пика потенциала действия в атипичном кардиомиоците происходит изменение знака мембранного потенциала с  $-60$

до +20 мВ. Амплитуда потенциала – 80 мВ, длительность в покое – 0,75–1,0 с (значительно варьирует под влиянием нервных и гуморальных факторов). Фаза деполяризации обусловлена входом ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$  в клетку, а фаза реполяризации – выходом ионов  $\text{K}^+$  из клетки. Ионный механизм данных фаз сходен с сократительным миокардом и скелетными мышцами.

**Фаза спонтанной медленной диастолической деполяризации атипичного кардиомиоцита** – начало возбуждения атипичных кардиомиоцитов. После завершения очередного потенциала действия в клетках проводящей системы, способных к автоматизму, не возникает устойчивого потенциала покоя, так как открываются *f*-каналы (проницаемые для ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ ), а затем медленные  $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ -каналы и входящие внутрь клетки ионы  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Na}^+$  приводят к достижению критического уровня деполяризации и началу нового цикла возбуждения. Данная фаза является главной отличительной чертой потенциала действия атипичных кардиомиоцитов (пейсмекерных клеток).

**Автоматизм** – способность атипичных кардиомиоцитов самопроизвольно, без внешних воздействий генерировать электрические импульсы, вызывающие ритмические возбуждения сердца.

**Градиент автоматизма** – уменьшение частоты самопроизвольно возникающих электрических импульсов в различных участках проводящей системы сердца в направлении от основания сердца к его верхушке.

**Опыт Станниуса** – сокращение различных отделов изолированного сердца лягушки с определенным ритмом при наложении лигатур, который доказывает наличие различных центров автоматизма в сердце и явление градиента автоматизма. Предложен в 50-х гг. XIX в. Г.Ф. Станниусом (H.F. Stannius, 1803–1883, немецкий физиолог): 1-я лигатура помещается на границе между венозным синусом и предсердиями; 2-я лигатура – по атриовентрикулярной линии, разделяющей предсердия и желудочки; 3-я лигатура – в нижней трети сердца, в области верхушки.

**Водитель ритма сердца (пейсмекер)** – участок проводящей системы сердца, генерирующий автоматические импульсы, вызывающие сокращение сердца. В норме – синоатриальный узел.

**Вставочный диск миокарда** – комплекс микроскопических структур в месте контакта мембран кардиомиоцитов, состоя-

щий из электрических синапсов (нексусов), десмосом (фибрилярных белков, обеспечивающих механический контакт) и интердигитаций.

**Сократимость миокарда** – способность типичных кардиомиоцитов изменять свою длину при возбуждении. Сокращение миокарда имеет ряд особенностей по сравнению с сокращением скелетной мышцы. Для сокращения сердца необходимо постоянное поступление ионов  $\text{Ca}^{2+}$  из внеклеточной жидкости. Сокращение длится 0,1 с в предсердиях и 0,3 с в желудочках. Невозможна суммация одиночных сердечных сокращений и тетанус. Сокращение миокарда является аутокотическим.

**Сердечный цикл** – период времени, включающий одно сокращение и одно расслабление предсердий и желудочков. При 75 сокращениях сердца в минуту общая продолжительность сердечного цикла равна 0,8 с.

**Систола** – фаза сердечного цикла, включающая сокращение миокарда и изгнание крови из сердца в сосудистую систему.

**Фаза асинхронного сокращения** – начальный этап систолы, при котором волна возбуждения распространяется по миокарду желудочков, но одновременное сокращение кардиомиоцитов отсутствует и давление в желудочках – от 6–8 до 9–10 мм рт. ст.

**Фаза изометрического сокращения** – этап систолы, при котором происходит закрытие атриовентрикулярных клапанов и давление в желудочках быстро нарастает до 10–15 мм рт. ст. в правом и до 70–80 мм рт. ст. в левом.

**Фаза быстрого изгнания** – этап систолы, при котором наблюдается увеличение давления в желудочках до максимальных значений – 20–25 мм рт. ст. в правом и 120–130 мм рт. ст. в левом и кровь (около 70 % систолического выброса) поступает в сосудистую систему.

**Фаза медленного изгнания** – этап систолы, при котором кровь (оставшиеся 30 % систолического выброса) продолжает поступать в сосудистую систему с более медленной скоростью. Давление постепенно снижается в левом желудочке со 120–130 до 80–90 мм рт. ст., в правом – с 20–25 до 15–20 мм рт. ст.

**Диастола** – фаза сердечного цикла, включающая расслабление миокарда и наполнение полостей сердца кровью.

**Протодиастолический период** – переходный период от систолы к диастоле, при котором желудочки начинают рас-

слабляться. Давление снижается в левом желудочке до 60–70 мм рт. ст., в правом – до 5–10 мм рт. ст. В силу большего давления в аорте и легочной артерии полулунные клапаны закрываются.

**Период изометрического расслабления** – этап диастолы, при котором полости желудочков изолированы закрытыми атриовентрикулярными и полулунными клапанами, они изометрически расслабляются, давление приближается к 0 мм рт. ст.

**Фаза быстро наполнения** – этап диастолы, при котором происходит открытие атриовентрикулярных клапанов и кровь с большой скоростью устремляется в желудочки.

**Фаза медленного наполнения** – этап диастолы, при котором кровь медленно по полым венам поступает в предсердия и через открытые атриовентрикулярные клапаны в желудочки. В конце данной фазы желудочки на 75 % наполнены кровью.

**Пресистолический период** – этап диастолы, совпадающий с систолой предсердий.

**Систола предсердий** – сокращение мускулатуры предсердий, при котором давление в правом предсердии повышается до 3–8 мм рт. ст., в левом – до 8–15 мм рт. ст. и в каждый из желудочков поступает около 25 % диастолического объема крови (по 15–20 мл).

**Конечный диастолический объем** – количество крови в каждом из желудочков в конце диастолы. В условиях покоя его значение составляет 110–120 мл.

**Систолический объем (СО), или ударный объем (УО)** – количество крови, поступающее в аорту при каждом сокращении сердца. В норме у здорового молодого человека – 60–100 мл, среднее значение – 70–80 мл.

**Минутный объем крови (МОК)** – количество крови, выбрасываемое левым (правым) желудочком сердца в сосудистую систему за 1 мин (в норме – 5–6 л/мин).

**Сердечный толчок** – колебание участка грудной клетки в области V межреберья, синхронное ритму сокращений сердца. В 35 % случаев сердечный толчок не определяется, так как закрыт ребром.

**Брадикардия** – снижение частоты сердечных сокращений менее 60 уд/мин.

**Тахикардия** – повышение частоты сердечных сокращений более 90 уд/мин.

**Физиологическая синусовая аритмия** – возникновение электрических импульсов в пейсмекерных клетках через не-

значительно варьирующие промежутки времени. Нормальный сердечный ритм характеризуется ритмичностью и постоянством. Однако, в силу высокой чувствительности клеток синоатриального узла к нервным и гуморальным влияниям, имеются незначительные колебания длительности следующих друг за другом электрических импульсов.

**Физиологическая дыхательная аритмия** – разновидность физиологической синусовой аритмии, проявляющаяся увеличением частоты сердечных сокращений на вдохе и ее уменьшением на выдохе. Она свойственна детскому и юношескому возрасту (*ювенальная дыхательная аритмия*) даже при обычном среднем дыхании. У взрослого человека этот тип аритмии выявляется только при глубоком дыхании. Данная аритмия вызвана повышением тонуса симпатического отдела вегетативной нервной системы во время вдоха и парасимпатического отдела – во время выдоха.

**Тоны сердца** – звуковые проявления механической деятельности сердца, которые находятся в определенной связи с фазами сердечного цикла. Различают тоны четырех типов.

**Внутрисердечные (интракардиальные) механизмы регуляции** – регуляторные процессы, возникающие внутри сердца и продолжающие функционировать в изолированном сердце. К интракардиальным механизмам относятся саморегуляция (внутриклеточная или миогенная регуляция), межклеточная регуляция и органная регуляция.

**Саморегуляция сердца** – способность кардиомиоцитов самостоятельно изменять характер сокращения при изменении степени растяжения и деформации мембраны. Данный тип регуляции представлен гетерометрическим и гомеометрическим механизмами.

**Гетерометрический механизм** – рост силы сокращения кардиомиоцитов при увеличении их исходной длины. Опосредован внутриклеточными взаимодействиями и связан с изменением взаиморасположения актиновых и миозиновых миофиламентов в миофибриллах кардиомиоцитов при растяжении миокарда кровью, поступающей в полости сердца (увеличение количества миозиновых мостиков, способных соединить миозиновые и актиновые нити во время сокращения). Этот вид регуляции был установлен на сердечно-легочном препарате и сформулирован в виде закона Франка – Старлинга (1912).

**Гомеометрический механизм** – увеличение силы сердечных сокращений при возрастании сопротивления в магистральных

сосудах. Механизм определяется состоянием кардиомиоцитов и межклеточными отношениями и не зависит от растяжения миокарда притекающей кровью. При гомеометрической регуляции растёт эффективность энергообмена в кардиомиоцитах и активизируется работа вставочных дисков. Данный вид регуляции впервые открыт Г.В. Анрепом в 1912 г. и обозначается как эффект Анрепа.

**Лестница Боудича (ритмоиотропная зависимость)** – постепенное увеличение силы сердечных сокращений до максимальной амплитуды, наблюдаемое при последовательном нанесении на него раздражителей постоянной силы. Это явление обусловлено укорочением потенциала действия кардиомиоцитов, уменьшением запасов внутриклеточных ионов  $K^+$  и внеклеточных ионов  $Ca^{2+}$ , повышением возбудимости кардиомиоцитов, что также является примером гомеометрической регуляции.

**Кардио-кардиальные рефлексy** – рефлекторные реакции, возникающие в механорецепторах сердца в ответ на растяжение его полостей. При растяжении предсердий сердечный ритм может как ускоряться, так и замедляться. При растяжении желудочков, как правило, наблюдается урежение сердечных сокращений. Доказано, что эти реакции осуществляются с помощью внутрисердечных периферических рефлексов (Г.И. Косицкий).

**Внесердечные (экстракардиальные) механизмы регуляции** – регуляторные влияния, возникающие вне пределов сердца и не функционирующие в нем изолированно. К экстракардиальным механизмам относятся нервно-рефлекторная и гуморальная регуляция деятельности сердца.

**Нервно-рефлекторная регуляция** – переработка афферентной информации в ЦНС и поступление эфферентных импульсов к сердцу по блуждающим и симпатическим нервам. Блуждающие нервы (медиатор ацетилхолин) уменьшают силу, частоту сердечных сокращений, проводимость, возбудимость и тонус миокарда. Симпатические нервы (медиатор норадреналин) оказывают противоположный эффект. Афферентные влияния при нервно-рефлекторной регуляции обеспечиваются барорецепторами (изменение давления), хеморецепторами (изменение  $pO_2$ ,  $pCO_2$ ,  $H^+$ ) сердца и сосудов, проприорецепторами скелетных мышц, импульсацией из различных отделов ЦНС (дыхательный центр, гипоталамус, лимбическая система, кора больших полушарий).

**Ускользание сердца из-под влияния блуждающего нерва** – восстановление сердечной деятельности при длительном раздражении данного нерва. Этот эффект обусловлен быстрой инактивацией выделившегося ацетилхолина под влиянием ацетилхолинэстеразы.

**Рефлексогенные зоны сердечно-сосудистой системы** – участки наиболее плотного расположения баро- и хеморецепторов в сердечно-сосудистой системе. К ним относят аортальную зону, каротидный синус, устья полых вен, легочную артерию и эндокард предсердий и желудочков сердца.

**Сердечно-сосудистый центр (ССЦ)** – комплекс нервных структур в проекции дна IV желудочка продолговатого мозга, включающий прессорный и депрессорный отделы и ядра вагуса. Прессорная область этого центра расположена ростолатерально, связана с симпатическим отделом ВНС. Нейроны этой области спонтанно-активны. Его депрессорная область находится каудомедиально и связана с прессорной областью реципрокными отношениями. Нейроны депрессорной области активируются при увеличении сигнала от барорецепторов. Кардиоингибирующая область расположена медиально, между прессорной и депрессорной областями в непосредственной близости от дорсального ядра блуждающего нерва. Данная область тонически активна за счет ввода с сосудистых барорецепторов, в покое преобладает над прессорной областью.

**Вазокардиальные рефлексы** – рефлекторные изменения сердечной деятельности при раздражении периферических сосудов.

**Кардиоваскулярные рефлексы** – рефлекторные реакции, возникающие с рецепторов сердца и изменяющие тонус сосудов.

**Депрессорные сосудистые рефлексы** – рефлекторные реакции, способствующие снижению тонуса кровеносных сосудов и артериального давления.

**Прессорные сосудистые рефлексы** – рефлекторные реакции, способствующие повышению тонуса кровеносных сосудов и артериального давления.

**Рефлекс Даньини – Ашнера (глазосердечный рефлекс)** – урежение частоты сердечных сокращений на 10–20 уд/мин после надавливания на глазные яблоки в течение 20–40 с, длящееся 20–60 с после прекращения давления.

**Рефлекс Бейнбриджа** – увеличение частоты и силы сердечных сокращений при растяжении устьев полых вен.

**Рефлекс Гольтца** – временная остановка (замедление) сокращений сердца при механическом воздействии (ударе) в эпигастральную область.

**Рефлекс Парина** – урежение частоты сердечных сокращений, снижение артериального давления и расширение сосудов селезенки при повышении давления в легочном стволе.

**Рефлекс Геринга** – замедление частоты сердечных сокращений при задержке дыхания на стадии глубокого вдоха.

**Гуморальная регуляция** – изменение деятельности сердца под влиянием разнообразных, в том числе и физиологически активных, веществ, циркулирующих в крови. Большое значение для функционирования миокарда имеет вне- и внутриклеточная концентрация электролитов ( $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  и др.);  $pO_2$  и  $pCO_2$  в артериальной крови, проходящей через миокард, оказывающая прямое влияние на деятельность сердца. Умеренная гипоксия и гиперкапния проявляют стимулирующее действие: частота сердечных сокращений, сила сокращения и систолический объем, как правило, увеличиваются. Выраженная гипоксия и гиперкапния вызывают угнетение сердечной деятельности вследствие ограничения процессов окисления в кардиомиоцитах. Накопление продуктов метаболизма (молочная кислота) сопровождается развитием внутриклеточного ацидоза, снижением количества внутриклеточных ионов  $Ca^{2+}$  и угнетением сокращений миокарда. В условиях алкалоза, наоборот, повышается концентрация ионов  $Ca^{2+}$  в кардиомиоцитах и увеличивается сократительная деятельность сердца. Эндокард также синтезирует простаглицлин ( $PGI_2$ ), эндотелины 1, 2 и 3, ангиотензин II, тромбоксан  $A_2$ , простагландин  $F_2$  ( $PGF_2$ ), тканевой активатор плазминогена, супероксид и другие гуморальные факторы.

**NO-зависимые механизмы регуляции миокарда** – изменение параметров деятельности сердца (возбудимости, проводимости, сократимости и автоматизма) под влиянием монооксида азота (NO). Внутренняя оболочка сердца покрыта слоем эндотелиальных клеток, которые постоянно испытывают механические воздействия, связанные с процессами наполнения/опорожнения желудочков и трением перемещающихся слоев крови. Механическая деформация вызывает стимуляцию продукции NO при каждом сокращении сердца. Под его влиянием увеличивается концентрация цГМФ и опосредованно создаются благоприятные условия для расслабления миокарда в период диастолы. NO может также выделяться кардиомиоцитами

под влиянием химических агонистов. Повышение его концентрации при каждом сердечном сокращении оптимизирует реологические свойства крови, способствуя уменьшению агрегации и адгезии тромбоцитов.

**Электрокардиография** – метод регистрации разности потенциалов электрического диполя сердца в определенных участках тела человека. При возбуждении сердца возникает электрическое поле, которое можно зарегистрировать на поверхности тела.

**Дипольная теория** – объяснение механизма возникновения ЭКГ на основе образования электрических диполей в миокарде.

**Электрический диполь** – совокупность двух электрических зарядов, равных по величине и противоположных по знаку, находящихся на бесконечно малом расстоянии друг от друга. Основной характеристикой электрического диполя является дипольный момент – вектор, направленный от отрицательного заряда к положительному. Процесс распространения волны деполяризации и волны реполяризации по одиночному мышечному волокну можно условно представить как перемещение двойного слоя зарядов, расположенных на границе возбужденного (–) и невозбужденного (+) участков волокна. Положительный полюс диполя (+) всегда обращен в сторону невозбужденного, а отрицательный полюс (–) – в сторону возбужденного участка кардиомиоцита. Поэтому волокно миокарда можно представить как элементарный электрический диполь. За один цикл возбуждения/расслабления волокна образуется два диполя: *деполяризационный* и *реполяризационный*, векторы которых противоположно направлены.

**Векторкардиография** – метод исследования величины и направления интегрального электрического вектора сердца в течение сердечного цикла, значение которого непрерывно меняется.

**Электрическая ось сердца** – расположение в пространстве суммарного вектора интегрального диполя сердца, спроецированного на горизонтальную плоскость в момент его наибольшего значения. В норме направление электрической оси сердца близко к его анатомической оси, т.е. ориентировано справа налево и сверху вниз. У здоровых людей электрическая ось сердца может варьировать в определенных пределах в зависимости от положения сердца в грудной клетке. Направление электрической оси сердца выражается величиной угла  $\alpha$ .

**Телеэлектрокардиография (радиоэлектрокардиография электротелекардиография)** – метод регистрации ЭКГ, при котором регистрирующее устройство значительно удалено (от нескольких метров до сотен тысяч километров) от обследуемого человека. Данный метод основан на использовании специальных датчиков и приемно-передающей радиоаппаратуры и используется при невозможности или нежелательности проведения обычной электрокардиографии, например, в спортивной, авиационной и космической медицине.

**Холтеровское мониторирование** – суточное мониторирование ЭКГ с последующим анализом ритма и других электрокардиографических данных. Суточное мониторирование ЭКГ наряду с большим объемом клинических данных позволяет выявить вариабельность ритма сердца, что в свою очередь является важным критерием функционального состояния сердечно-сосудистой системы.

**Ритмокардиография (кардиоинтервалография (КИГ), кардиоритмография (КРГ), вариабельность ритма сердца (ВРС, ВСС, АВСР), вариационная пульсометрия (ВПМ), вариабельность RR)** – метод оценки состояния организма, основанный на анализе ряда последовательных значений длительности кардиоцикла. Ритмокардиограмма представляет собой непрерывную запись не менее 200 последовательных кардиоциклов (интервалов R–R) в одном из электрокардиографических отведений, позволяет оценить характер вегетативной регуляции синусового ритма.

**Баллистокардиография** – метод регистрации микроколебаний тела человека, обусловленных выбрасыванием крови из сердца во время систолы и движением крови по крупным венам.

**Динамокардиография** – метод регистрации смещения центра тяжести грудной клетки, обусловленный движением сердца и перемещением массы крови из полостей сердца в сосуды.

**Эхокардиография (ультразвуковая кардиография)** – метод исследования сердца, основанный на записи ультразвуковых колебаний, отраженных от поверхностей стенок желудочков и предсердий на границе их с кровью.

**Аускультация** – метод оценки звуковых явлений в сердце на поверхности грудной клетки.

**Фонокардиография** – метод графической регистрации тонов сердца с поверхности грудной клетки.

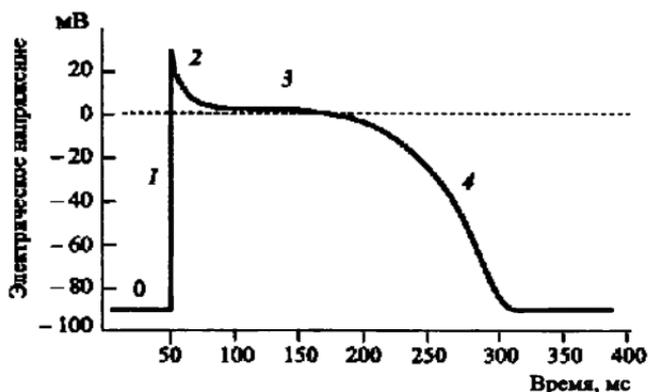
**Ангиокардиография** – рентгенологический метод исследования полостей сердца и магистральных сосудов после их катетеризации и введения в кровь рентгеноконтрастных веществ. Разновидностью данного метода является **коронарография** – рентгеноконтрастное исследование непосредственно сосудов сердца. Данный метод является «золотым стандартом» в диагностике ишемической болезни сердца.

**Реография** – метод исследования кровоснабжения различных органов и тканей, основанный на регистрации изменения полного электрического сопротивления тканей при прохождении через них электрического тока высокой частоты и малой силы.

## 4.2. Физиологические свойства и особенности сердечной мышцы

- ◆ Возбудимость
- ◆ Рефрактерность
- ◆ Сократимость
- ◆ Автоматизм
- ◆ Проводимость

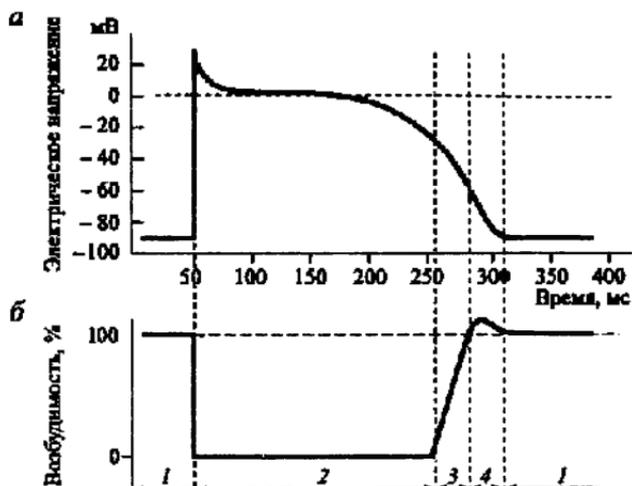
## 4.3. Потенциал действия типичного кардиомиоцита



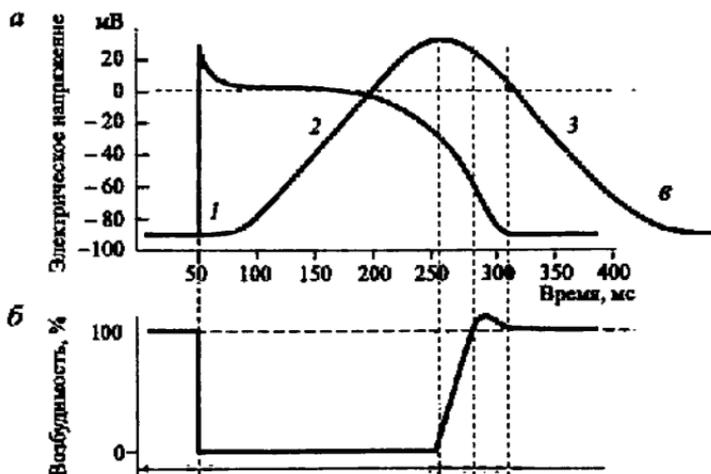
Потенциал действия типичного кардиомиоцита:

0 – фаза покоя; 1 – фаза деполаризации; 2 – фаза начальной быстрой реполяризации; 3 – фаза медленной реполяризации (плато); 4 – фаза конечной быстрой реполяризации

#### 4.4. Соотношение процессов возбуждения и возбудимости

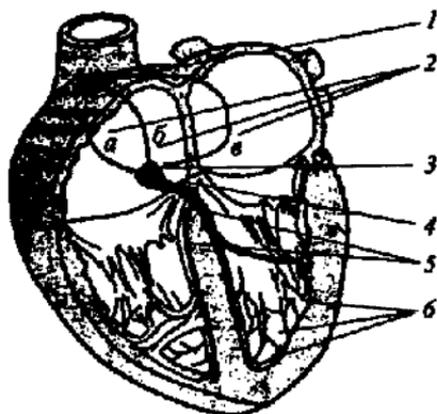


Соотношение процессов возбуждения и возбудимости в сердечной мышце:  
*a* – потенциал действия; *б* – кривая возбудимости: 1 – нормальная возбудимость; 2 – абсолютная рефрактерность; 3 – относительная рефрактерность; 4 – супернормальная возбудимость



Соотношение процессов возбуждения, возбудимости и сокращения в миокарде:  
*a* – потенциал действия; *б* – кривая возбудимости; *в* – кривая сокращения: 1 – латентный период; 2 – период сокращения; 3 – период расслабления

## 4.5. Архитектоника проводящей (автоматической) системы сердца



Архитектоника проводящей (автоматической) системы сердца:

1 – синоатриальный узел (СА-узел, узел Кисса – Кларка, пейсмекер сердца); 2 – меж-узловые предсердно-желудочковые тракты: а – передний (Бахмана); б – средний (Венкебаха); в – задний (Тореля); 3 – атриовентрикулярный узел (АВ-узел, узел Ашоффа – Тавары); 4 – пучок Гиса; 5 – правая и левая ножки пучка Гиса; 6 – волокна Пуркинью

## 4.6. Градиент автоматии

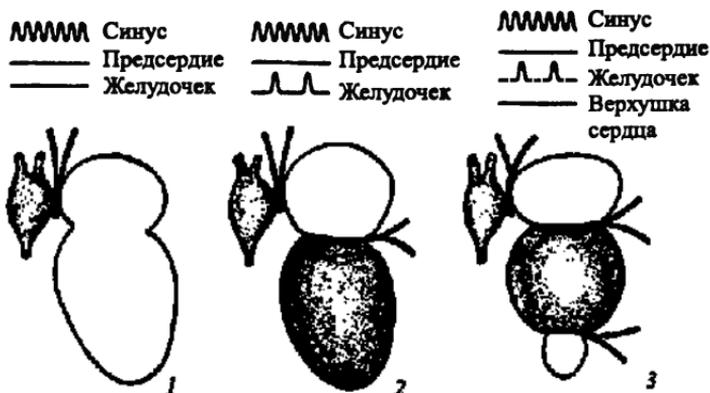
Отдел проводящей системы	Частота импульсации	Характеристика
Синоатриальный узел (Кисса – Кларка)	60–80 импульс/мин	Водитель ритма 1-го порядка (пейсмекер/истинный водитель ритма)
Атриовентрикулярный узел (Ашоффа – Тавары)	40–60 импульс/мин	Водитель ритма 2-го порядка (латентный водитель ритма)
Пучок Гиса	30–40 импульс/мин	Водитель ритма 3-го порядка (латентный водитель ритма)
Волокна Пуркинью	15–20 импульс/мин	Водителем ритма быть не могут

## 4.7. Особенности атриовентрикулярного узла

- ◆ Малый диаметр волокон
- ◆ Множество мелких разветвлений
- ◆ Низкая скорость проведения
- ◆ Длительная переменная рефрактерность

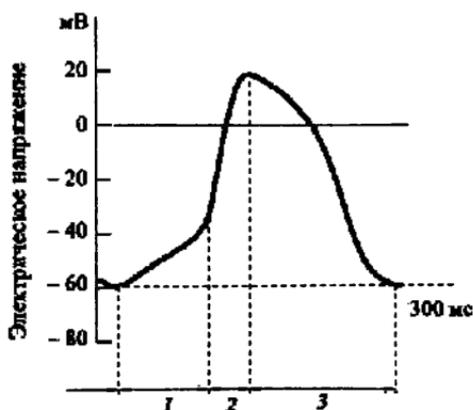
- ◆ Блокирование быстрых повторных импульсов (проведение с декрементом)
- ◆ Ретроградная блокада проведения

#### 4.8. Выявление степени автоматии различных отделов сердца



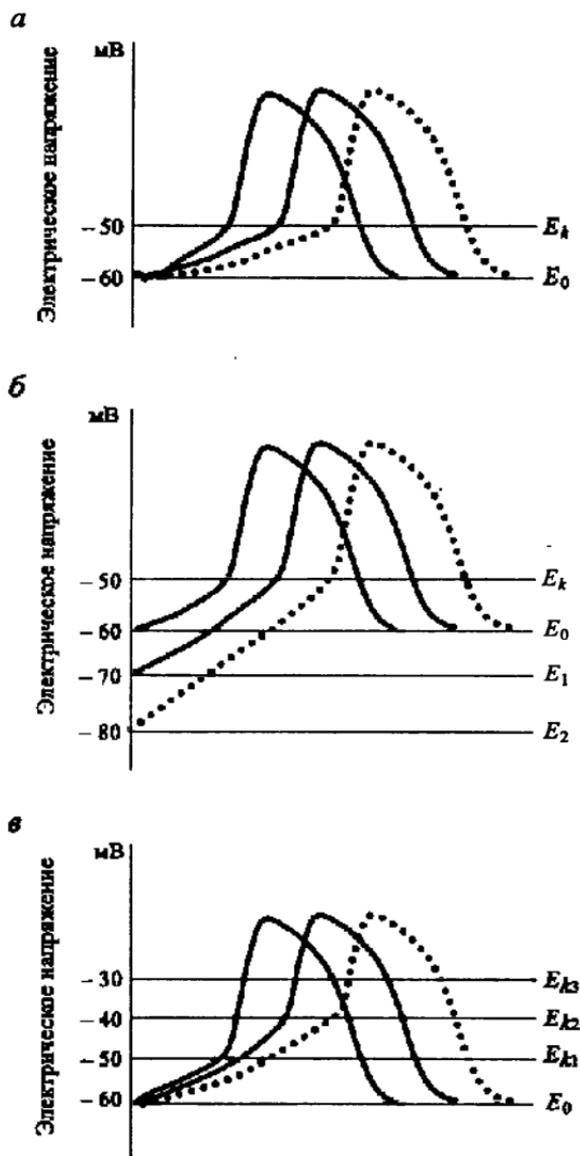
Выявление степени автоматии различных отделов сердца (по Г.Ф. Станниусу):  
 1 – наложение 1-й лигатуры; 2 – наложение 2-й лигатуры; 3 – наложение 3-й лигатуры

#### 4.9. Потенциал действия атипичного кардиомиоцита



Потенциал действия атипичного кардиомиоцита (клетки водителя ритма):  
 1 – фаза спонтанной медленной диастолической деполаризации; 2 – фаза деполаризации; 3 – фаза реполяризации

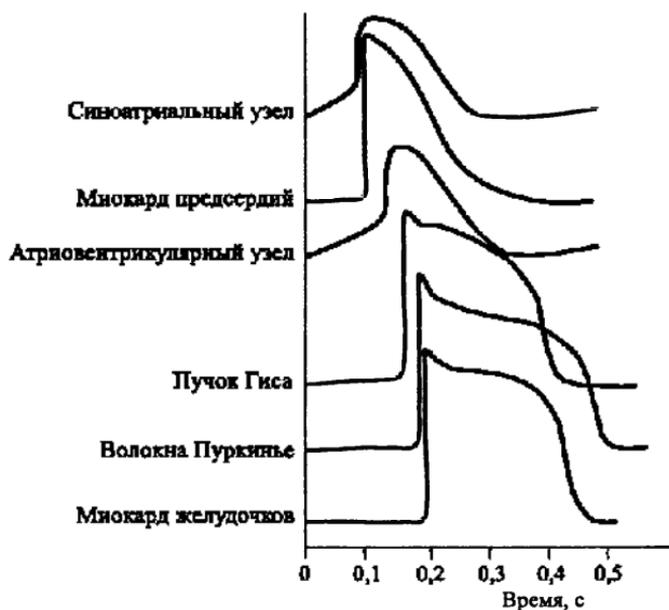
## 4.10. Механизмы изменения автоматии



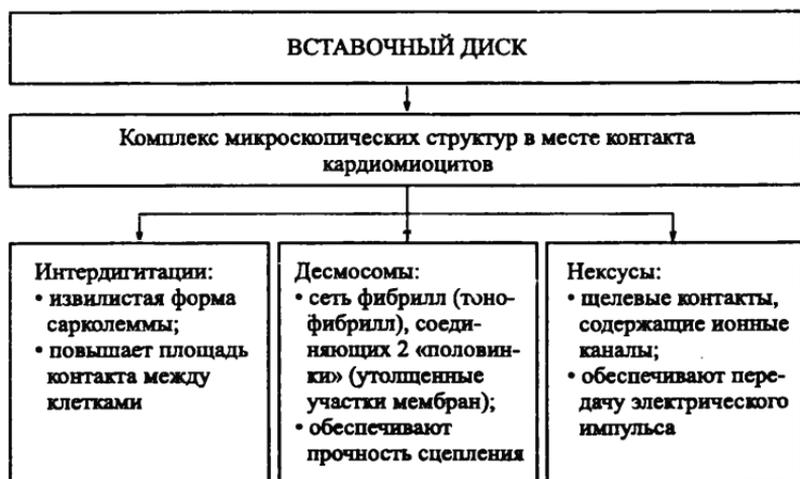
Механизмы изменения автоматии:

*а* – изменение скорости медленной диастолической деполаризации; *б* – изменение величины потенциала покоя; *в* – изменение критического уровня деполаризации

#### 4.11. Форма потенциалов действия кардиомиоцитов различных отделов сердца



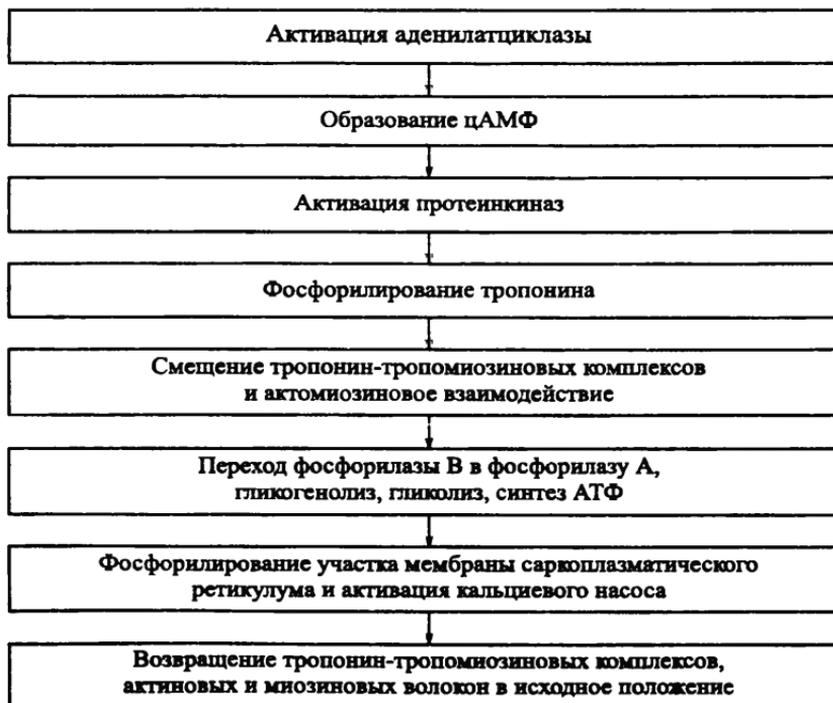
#### 4.12. Функциональная организация вставочного диска



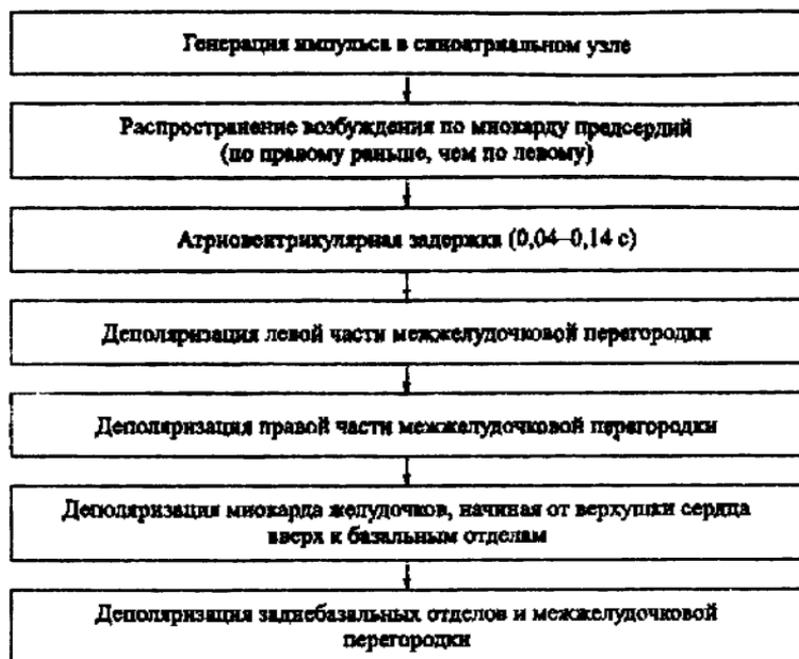
### 4.13. Скорость проведения возбуждения в различных участках проводящей системы сердца

Отдел проводящей системы	Скорость проведения
Синоатриальный узел	0,08–0,4 м/с
Мускулатура предсердий	0,8–1,0 м/с
Атриовентрикулярный узел	0,05–0,2 м/с
Пучок Гиса	0,8–1,0 м/с
Ножки пучка Гиса	2,0–4,0 м/с
Волокна Пуркинье	2,0–5,0 м/с
Миокард желудочков: субэндокардиально;	3,0–4,0 м/с
субэпикардиально	0,3–0,5 м/с

### 4.14. Механизм участия $Ca^{2+}$ в сокращении миокарда



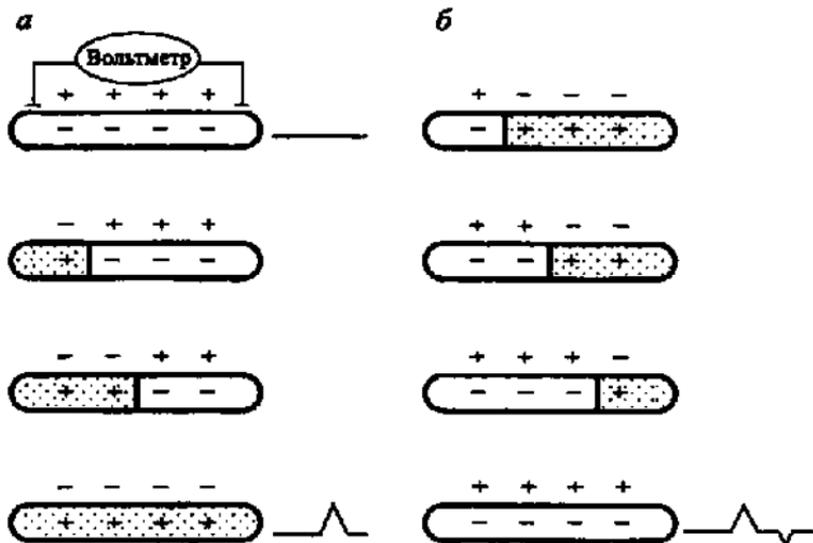
## 4.15. Распространение волны возбуждения по различным отделам сердца



## 4.16. Понятие об электрокардиограмме

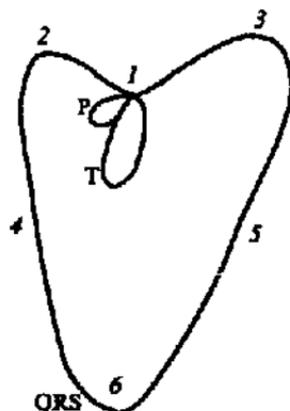
### Характеристика компонентов электрокардиограмм

Элемент ЭКГ	Характеристика
Зубец P	Деполаризация предсердий
Сегмент PQ	Распространение волны деполаризации от предсердий к желудочкам
Комплекс QRS	Деполаризация желудочков
Сегмент ST	Желудочки полностью деполаризованы
Зубец T	Реполяризация желудочков
Интервал QT	Электрическая систола желудочков
Интервал TP	Электрическая диастола желудочков



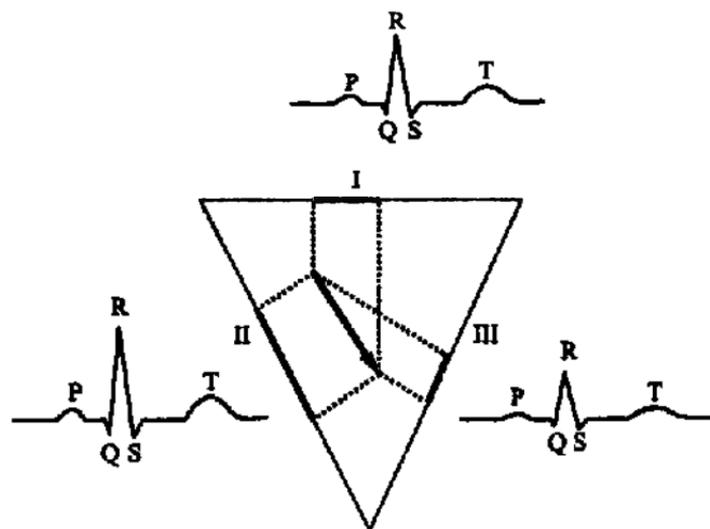
Волокно миокарда как диполь:

*a* – деполяризационный диполь; *б* – реполяризационный диполь

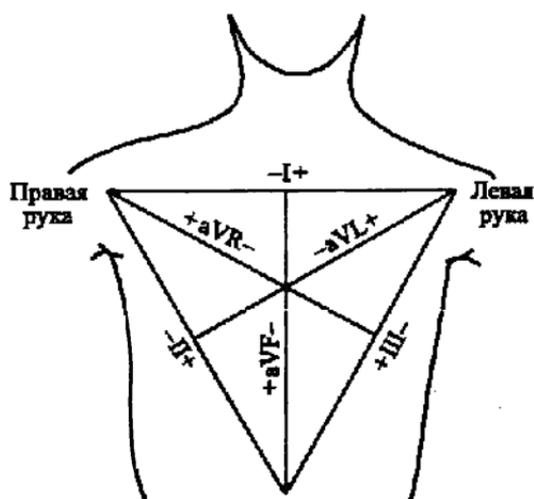


Элементы векторкардиограммы:

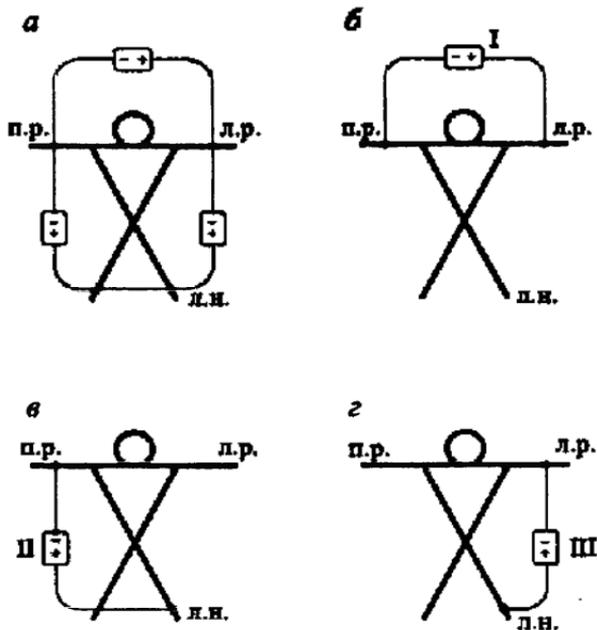
*1* – изоэлектрическая точка; *2* – начальное отклонение петли QRS; *3* – конечное отклонение петли QRS; *4* – нисходящее (центробежное) колено петли QRS; *5* – восходящее (центростремительное) колено петли QRS; *6* – максимальный вектор петли QRS



Треугольник Эйнтховена

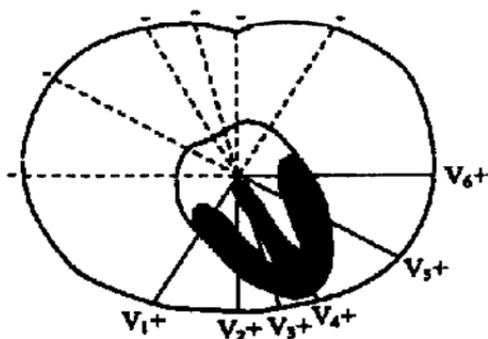


Расположение осей отведения ЭКГ во фронтальной плоскости

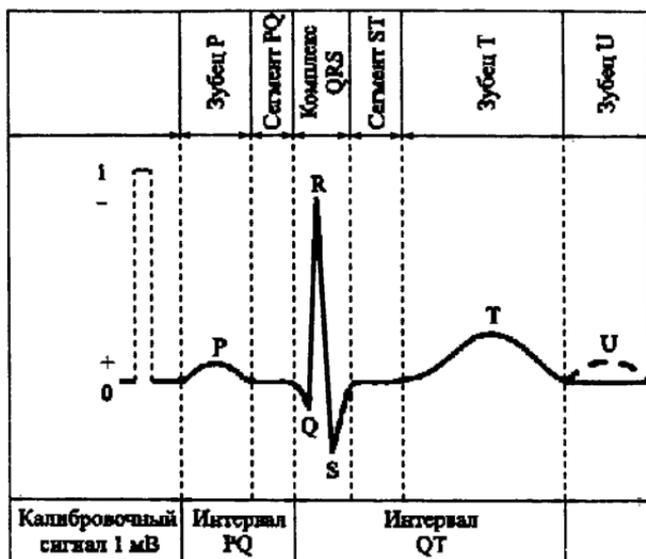


Стандартные (классические) отведения по Эйнтховену:

а — наложение электродов; б — I стандартное отведение; в — II стандартное отведение; г — III стандартное отведение (п.р. — правая рука; л.р. — левая рука; л.н. — левая нога)



Расположение осей грудных отведений ЭКГ в горизонтальной плоскости

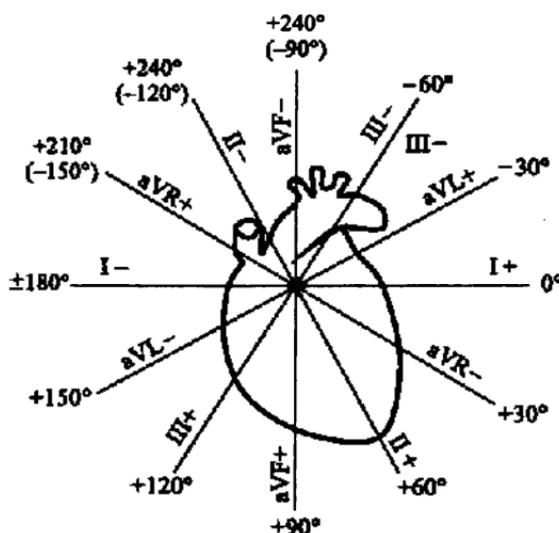


Нормальная электрокардиограмма во II стандартном отведении

### Электрокардиографические отведения

Название отведения	Характеристика
1	2
Двухполюсные стандартные отведения по Эйнтховену	I – правая рука – левая рука II – правая рука – левая нога III – левая рука – левая нога
Однополюсные усиленные отведения по Гольдбергеру	aVR – от правой руки aVL – от левой руки aVF – от левой ноги
Однополюсные грудные отведения по Вильсону	V <sub>1</sub> – в 4-м межреберье по правому краю грудины V <sub>2</sub> – в 4-м межреберье по левому краю грудины V <sub>3</sub> – между V <sub>2</sub> и V <sub>4</sub> на уровне IV ребра V <sub>4</sub> – в 5-м межреберье по левой срединно-ключичной линии V <sub>5</sub> – в 5-м межреберье по передней подмышечной линии V <sub>6</sub> – в 5-м межреберье по средней подмышечной линии V <sub>7</sub> – на пересечении горизонтального уровня отведений V <sub>4</sub> -V <sub>6</sub> и задней подмышечной линии V <sub>8</sub> – на пересечении горизонтального уровня отведений V <sub>4</sub> -V <sub>6</sub> и срединно-лопаточной линии V <sub>9</sub> – на пересечении горизонтального уровня отведений V <sub>4</sub> -V <sub>6</sub> и паравертебральной линии

1	2
Редкие отведения	Дополнительные однополюсные отведения Вильсона V <sub>7</sub> -V <sub>9</sub> Однополюсные грудные отведения справа V <sub>3R</sub> , V <sub>4R</sub> , V <sub>5R</sub> , V <sub>6R</sub> Двухполюсные грудные отведения по В. Небу (W. Nebb, 1938) Брюшные отведения (J. Lamber, 1954) Внутрипищеводное отведение Внутрисердечное отведение Картирование сердца и др.



Электрическая ось сердца и отведения ЭКГ во фронтальной плоскости

## Временные параметры электрокардиограммы (при ЧСС 60–90 уд/мин)

Показатель	Значение
Зубец Р	0,08–0,10 с
Интервал PQ	0,12–0,18 с
Комплекс QRS	0,06–0,09 с
Зубец Т	Не более 0,2 с
Интервал QT	0,24–0,55 с

**Амплитудные параметры электрокардиограммы  
во II стандартном отведении**

Показатель	Значение
Зубец Р	0,05–0,3 мВ
Зубец Q	0,05–0,3 мВ (не более 1/4 амплитуды зубца R)
Зубец R	0,6–2,0 мВ
Зубец S	0,05–2,0 мВ
Сегмент ST	На изолинии (+/- 0,03 мВ)
Зубец Т	0,2–0,6 мВ (не более 1/3 амплитуды зубца R)

**Возможные варианты положения электрической оси сердца**

Положение	Диапазон величины угла $\alpha$	Амплитуда зубца R в стандартных отведениях
Нормальное	от $0^{\circ}$ до $90^{\circ}$	RII > RI > RIII
Сдвиг вправо	от $+90^{\circ}$ до $+180^{\circ}$	RIII > RII > RI
Сдвиг влево	от $-120^{\circ}$ до $0^{\circ}$	RI > RII > RIII

**РАСЧЕТ ДОЛЖНОЙ ВЕЛИЧИНЫ ИНТЕРВАЛА QT  
ПО БАЗЕТТУ**

$$QT_{\text{должн}} = K \cdot \sqrt{RR},$$

где  $K = 0,37$  (для мужчин) или  $K = 0,40$  (для женщин);  $RR$  – продолжительность сердечного цикла, с.

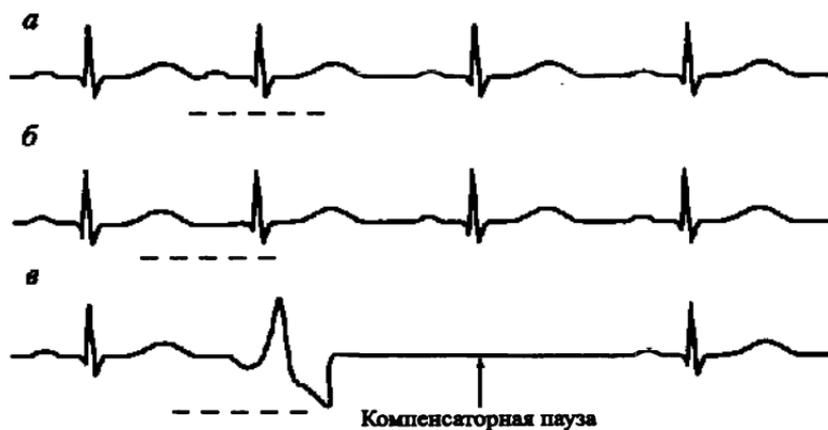
Фактическая продолжительность интервала QT не должна отличаться от должной более чем на 15 %.

**Определение частоты сердечных сокращений и длительности интервала QT по продолжительности сердечного цикла**

Сердечный цикл R-R, с	ЧСС	Длительность QT
1	2	3
1,3	46	0,43
1,2	50	0,41
1,1	54	0,39
1,05	57	0,39
1	60	0,38

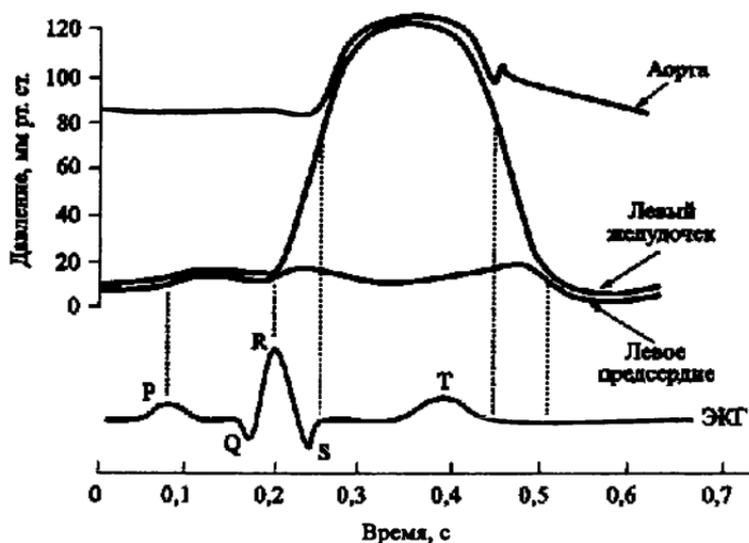
Окончание табл.

1	2	3
0,95	63	0,37
0,9	66	0,36
0,85	70	0,35
0,8	75	0,34
0,75	80	0,33
0,7	86	0,32
0,65	92	0,31
0,62	97	0,3
0,6	100	0,29
0,55	109	0,28
0,5	120	0,27
0,48	125	0,26
0,45	133	0,25
0,4	150	0,24
0,35	171	0,22
0,33	182	0,21

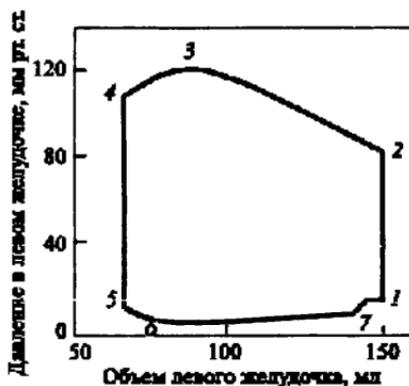


Экстрасистолы на электрокардиограмме:

*а* – предсердная экстрасистола; *б* – наджелудочковая экстрасистола; *в* – желудочковая экстрасистола



Изменение давления в аорте, левом желудочке и левом предсердии в различные фазы сердечного цикла



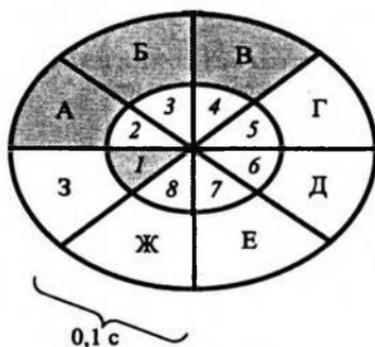
Петля взаимозависимости «давление – объем» левого желудочка на протяжении одного сердечного цикла:

1-2 – фаза изометрического сокращения; 2-3 – фаза быстрого изгнания; 3-4 – фаза медленного изгнания и протодиастолический период; 4-5 – период изометрического расслабления; 5-6 – фаза быстрого наполнения; 6-7 – фаза медленного наполнения; 7-1 – пресистолический период (систола предсердий)

### Фазы сердечного цикла

Систола желудочков 0,33 с	Период напря- жения: 0,08 с	Фаза асинхронного сокращения – 0,05 с
		Фаза изометрического сокращения – 0,03 с I
	Период изгна- ния: 0,25 с	Фаза быстрого изгнания – 0,12 с
		Фаза медленного изгнания – 0,13 с
Диастола желудочков 0,47 с	Протодиастолический период – 0,04 с II	
	Период изометрического расслабления – 0,08 с	
	Период напол- нения: 0,25 с	Фаза быстрого наполнения – 0,08 с III
		Фаза медленного наполнения – 0,17 с
	Пресистолический период (систола предсердий) – 0,1 с IV	

Примечание. Цифрами I, II, III и IV отмечено появление соответствующего тона сердца.



Временная характеристика сердечного цикла (при ЧСС 75 уд/мин):

1 – систола предсердий; 2 – диастола предсердий; 3–8 – диастазис предсердий; А–В – систола желудочков; Г – диастола желудочков; Д–Ж – диастазис желудочков

### 4.17. Значение длительности диастолы для миокарда

- ◆ Обеспечение исходной поляризации клеток миокарда за счет достаточной по длительности работы  $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -насоса
- ◆ Удаление иона  $\text{Ca}^{2+}$  из саркоплазмы
- ◆ Ресинтез гликогена
- ◆ Ресинтез АТФ
- ◆ Достаточное диастолическое наполнение сердца кровью

### Характеристика фаз сердечного цикла

Фаза сердечного цикла	Период	Фаза	Длительность, с	Атрио-вентрикулярные клапаны	Полулунные клапаны	Давление в правом желудочке, мм рт. ст.	Давление в левом желудочке, мм рт. ст.	Давление в правом предсердии, мм рт. ст.	Давление в левом предсердии, мм рт. ст.
Систола желудочков, 0,33 с	Период напряжения	Асинхронное сокращение	0,05	0	3	6-8 → 9-10	6-8 → 9-10	≈ 3-8	≈ 8-15
		Изометрическое сокращение	0,03	0→3	3	9-10 → 10-15	9-10 → 70-80	3-8 → ≈0	8-15 → ≈0
	Период изгнания	Быстрое изгнание	0,12	3	3→0	10-15 → 20-25	70-80 → 120-130	0 → +1	0 → +1
		Медленное изгнание	0,13	3	0	20-25 → 15-20	120-130 → 80-90	≈0 → ≈0	≈0 → ≈0
Диастола желудочков, 0,47 с	Протодиастолический период		0,04	3	0→3	15-20 → 5-10	80-90 → 60-70	0 → -1	0 → -1
	Период изометрического расслабления		0,08	3	3	5-10 → ≈0	60-70 → ≈0	≈-1 → ≈0	≈-1 → ≈0
	Период наполнения	Быстрое наполнение	0,08	3→0	3	≈0	≈0	≈0	≈0
		Медленное наполнение	0,17	0	3	≈0	≈0	≈0	≈0
Пресистолический период – систола предсердий		0,1	0	3	0 → 6-8	0 → 6-8	0 → 3-8	0 → 8-15	

Примечания. 0 – открыты; 3 – закрыты; 0→3 – закрываются; 3→0 – открываются

## 4.18. Формулы для расчета насосной функции сердца

**Минутный объем кровообращения:**

$$\text{МОК} = \text{СО} \cdot \text{ЧСС},$$

где МОК – минутный объем кровообращения, мл/мин; СО – систолический объем, мл; ЧСС – частота сердечных сокращений, уд/мин.

В норме МОК в покое – 5000–6000 мл/мин, при нагрузке – 20 000–40 000 мл/мин.

**Формула Старра (систолический объем):**

$$\text{СО} = 90,97 + 0,54 \cdot \text{ПД} - 0,57 \cdot \text{ДД} - 0,61 \cdot \text{В},$$

где СО – систолический объем, мл; ПД – пульсовое давление, мм рт. ст.; ДД – диастолическое давление, мм рт. ст.; В – возраст, годы.

В норме СО в покое – 70–80 мл, а при нагрузке – 140–170 мл.

**Формула Савицкого (минутный объем кровообращения):**

$$\text{ДМОК} = \frac{\text{ДОО}}{422},$$

где ДМОК – должный минутный объем кровообращения, л/мин; ДОО – должный основной обмен, ккал/сут (определяется по таблице Гарриса – Бенедикта).

Реальный минутный объем кровообращения (МОК) от ДМОК может отличаться в норме не более чем на  $\pm 10\%$ .

**Сердечный индекс:**

$$\text{СИ} = \frac{\text{МОК}}{S},$$

где СИ – сердечный индекс, л/мин · м<sup>2</sup>; МОК – минутный объем кровообращения, л/мин; S – площадь поверхности тела, м<sup>2</sup>. В норме сердечный индекс – 2,0–2,5 л/мин · м<sup>2</sup>.

**Площадь поверхности тела по формуле Дю Буа:**

$$\text{П}_T = B^{0,423} \cdot P^{0,725} \cdot 0,007184,$$

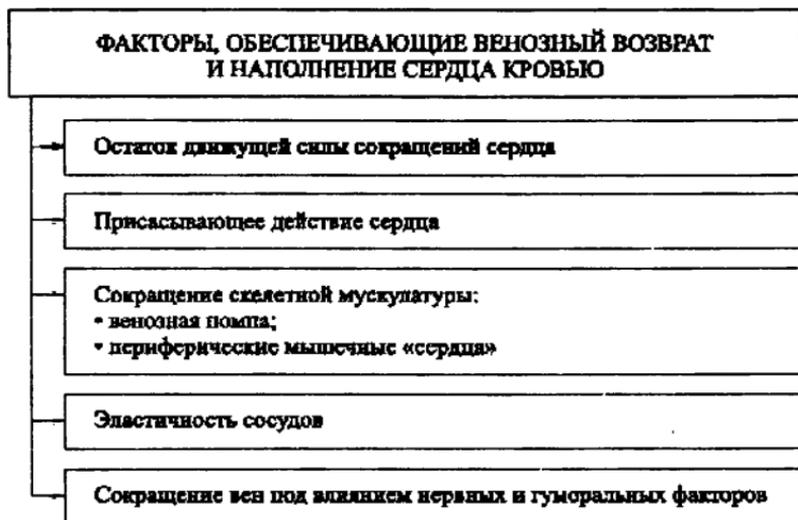
где  $P_T$  – площадь поверхности тела,  $m^2$ ;  $V$  – масса тела,  $kg$ ;  $P$  – рост,  $cm$ ;  $0,007184$  – постоянный эмпирически найденный коэффициент.

### Фракция выброса:

$$\text{Фракция выброса} = \frac{CO}{KDO},$$

где  $CO$  – систолический объем,  $ml$ ;  $KDO$  – конечный диастолический объем,  $ml$ .

Фракция выброса в покое составляет 50–60 %.



Факторы, обеспечивающие венозный возврат и наполнение сердца кровью

## 4.19. Методы определения минутного объема кровообращения

**Прямые методы:** катетеризация полостей сердца с введением датчиков – флоуметров.

**Непрямые методы:**

♦ Метод Фика:

$$\text{МОК} = \frac{VO_2}{CaO_2 - CvO_2} \cdot 100\%,$$

где МОК – минутный объем кровообращения, мл/мин;  $V_{O_2}$  – потребление кислорода за 1 мин, мл/мин;  $SaO_2$  – содержание кислорода в 100 мл артериальной крови;  $SvO_2$  – содержание кислорода в 100 мл венозной крови

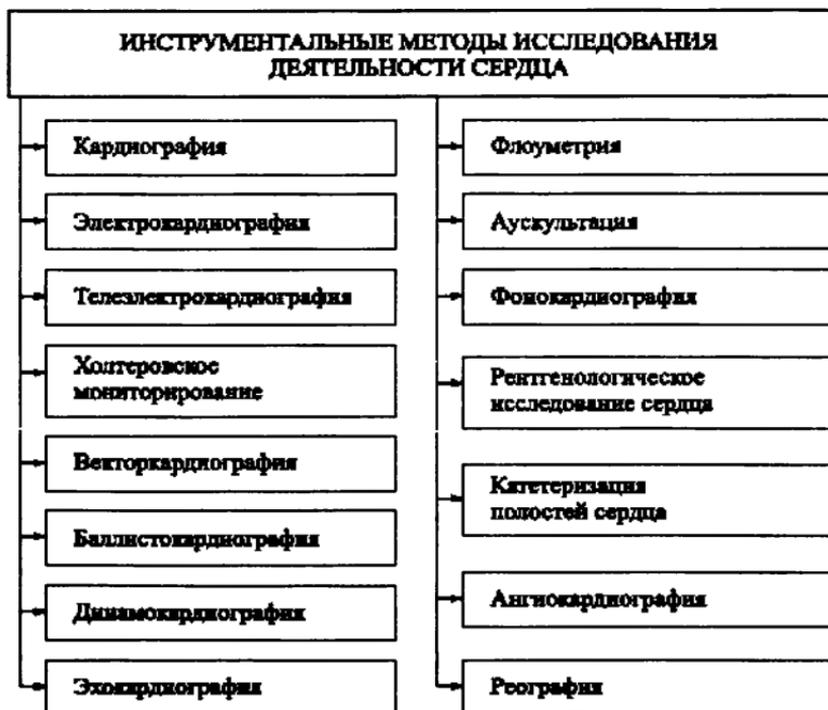
- ♦ Метод разведения индикаторов:

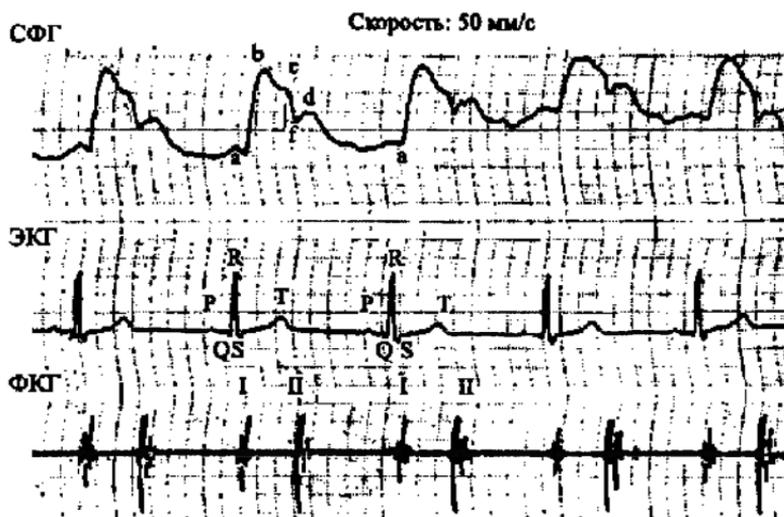
$$МОК = \frac{60 \cdot J}{C \cdot T},$$

где  $J$  – количество введенного вещества, мг;  $C$  – средняя концентрация вещества, вычисленная по кривой разведения, мг/л;  $T$  – длительность первой волны циркуляции, с

- ♦ Ультразвуковая флоуметрия
- ♦ Тетраполярная грудная реография

#### 4.20. Инструментальные методы исследования деятельности сердца





Поликардиограмма: синхронный анализ сфигмограммы (СФГ), электрокардиограммы (ЭКГ), фонокардиограммы (ФКГ)

#### 4.21. Определение работы сердца

$$A = \bar{P} \cdot CO + \frac{m \cdot v^2}{2},$$

где  $A$  – работа сердца, Дж;  $P$  – среднее артериальное давление, мм рт. ст.;  $CO$  – систолический объем, мл;  $m$  – масса крови систолического объема, г;  $v$  – скорость движения крови, м/с.

Примечание. Поскольку систолическое давление в левом желудочке в 4–5 раз больше, чем в правом, а систолический объем крови одинаков, то, соответственно, во столько же раз больше работа, выполняемая левым желудочком.

## 4.22. Регуляция деятельности сердца

Характеристика основных регуляторных влияний ВНС на сердце

Эффект	Характеристика	Парасимпатическая нервная система	Симпатическая нервная система
Хроно-тропный	Влияние на частоту сердечных сокращений	Отрицательный	Положительный
Инотропный	Влияние на силу сердечных сокращений	Отрицательный	Положительный
Батмо-тропный	Влияние на возбудимость сердечной мышцы	Отрицательный	Положительный
Дромо-тропный	Влияние на проводимость сердечной мышцы	Отрицательный	Положительный
Тонотропный	Влияние на тонус (степень напряжения) мускулатуры сердца	Отрицательный	Положительный

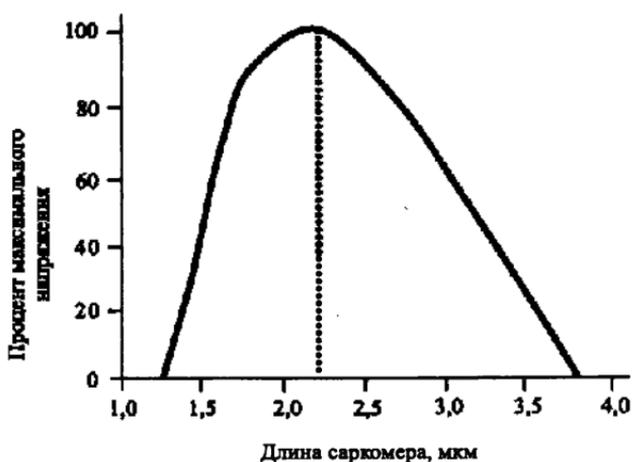
### Уровни регуляции деятельности сердца

Внутрисердечные (интракардиальные) механизмы	Саморегуляция (внутриклеточная регуляция) Межклеточная регуляция Органная регуляция
Внесердечные (экстракардиальные) механизмы	Нервно-рефлекторная регуляция Гуморальная регуляция

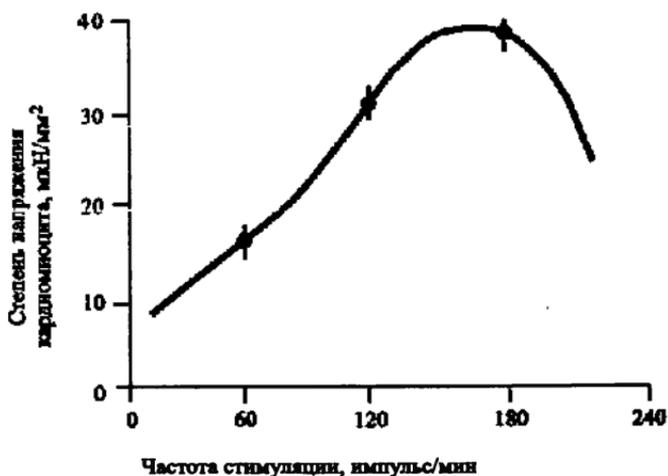
### САМОРЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА

<p><b>ЗАКОН ФРАНКА – СТАРЛИНГА (1912) –</b> повышение силы сокращений сердца в ответ на увеличение исходной (диастолической) длины мышечного волокна</p>	<p><b>ЭФФЕКТ Г.В. АНРЕПА (1912) –</b> повышение силы и скорости сердечных сокращений при увеличении сопротивления (давления) в аорте и легочном стволе</p>
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

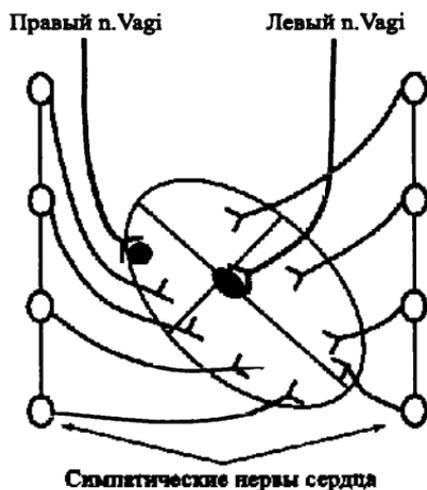
#### 4.23. Максимальное напряжение кардиомиоцита в зависимости от исходной длины саркомера



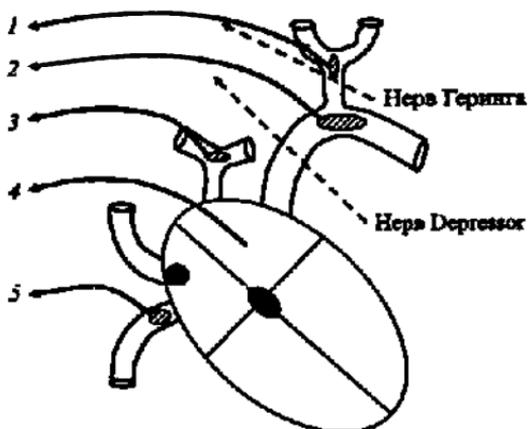
#### 4.24. Степень напряжения кардиомиоцита при различной частоте стимуляции



## 4.25. Иннервация миокарда, регуляция деятельности сердца



Особенности симпатической и парасимпатической иннервации миокарда

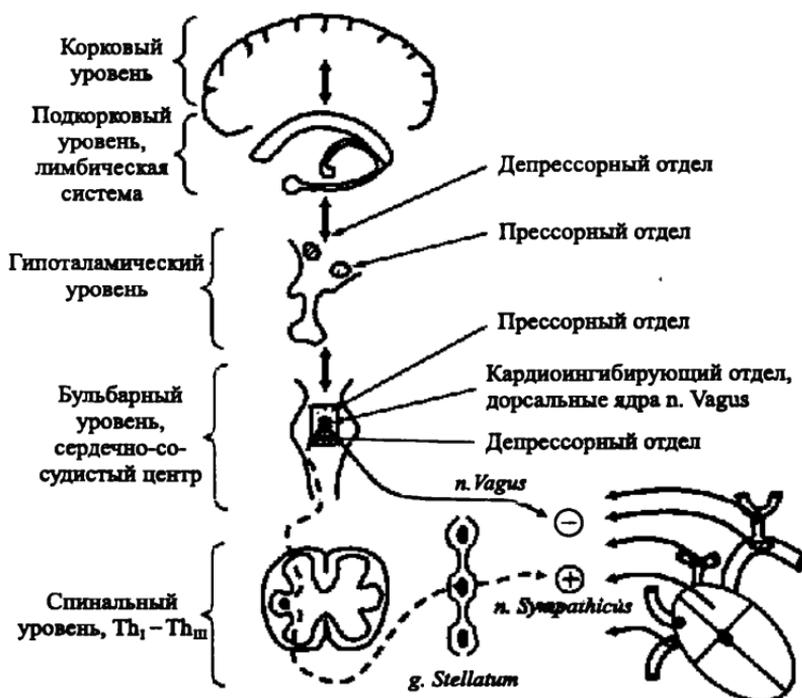


Основные рефлексогенные зоны сердечно-сосудистой системы:

1 – каротидный синус; 2 – дуга аорты; 3 – легочный ствол; 4 – эндокард предсердий и желудочков; 5 – устья полых вен

## Рефлекторная регуляция сердца

Внутрисердечные рефлексы	Рефлексы Г.И. Косицкого
Внутрисистемные рефлексы	Рефлекс Геринга, рефлекс Парина, рефлекс Бейбриджа
Межсистемные рефлексы	Рефлекс Гольца, рефлекс Даньини – Ашнера, рефлексы с капсулы печени и желчных путей, рефлекс с вентральной поверхности продолговатого мозга, болевые рефлексы, дыхательно-сердечные рефлексы, условные сердечно-сосудистые рефлексы



Центральная регуляция деятельности сердца

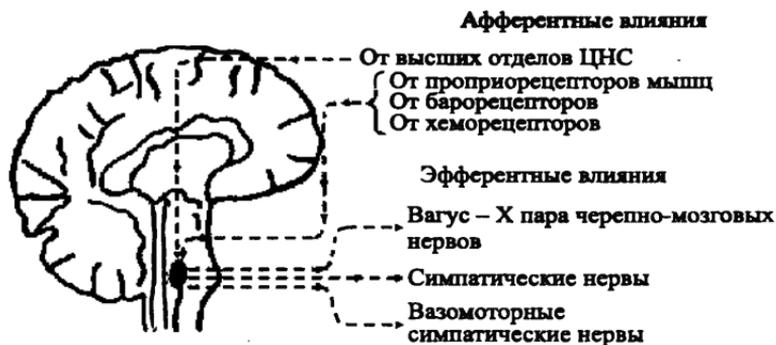
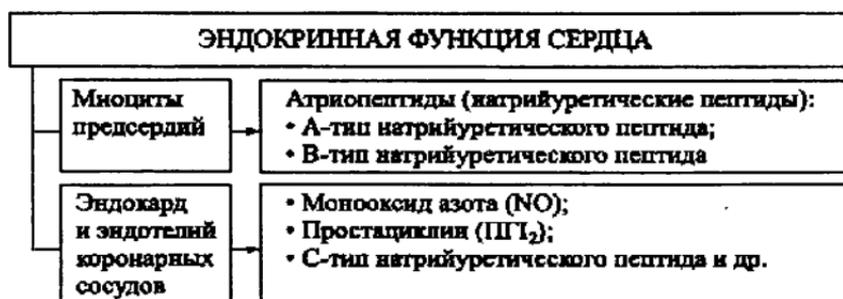


Схема рефлекторной регуляции деятельности сердца



Эндокринная функция сердца

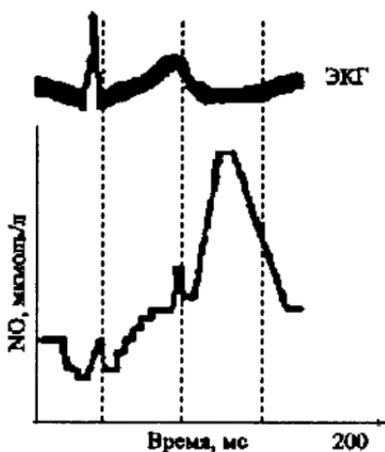
#### 4.26. Концентрация NO в различных участках миокарда левого желудочка при стимуляции ионов Ca<sup>2+</sup> ионофором A23187



Концентрация оксида азота в различных участках миокарда левого желудочка при стимуляции ионов Ca<sup>2+</sup> ионофором A23187:

*а* – схематическое изображение участков эндокарда левого желудочка; *б* – участки эндокарда левого желудочка

#### 4.27. Динамика образования NO в эндокарде вертушки левого желудочка кролика



#### 4.28. Гуморальная регуляция деятельности сердца

##### ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА

###### СТИМУЛИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ:

- адреналин;
- норадреналин;
- кортизол;
- тироксин;
- ангиотензин;
- серотонин;
- вазопрессин;
- эндотелин;
- инсулин;
- глюкоагон;
- альдостерон;
- умеренная гипоксия;
- гиперкапния;
- умеренная гиперкальциемия;
- увеличение внутриклеточного  $Ca^{2+}$ ;
- алкалоз

###### ИНГИБИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ:

- ацетилхолин;
- аденозин;
- гистамин;
- брадикинин;
- выраженная гипоксия;
- гиперкапния;
- выраженная гиперкальциемия;
- уменьшение внутриклеточного  $Ca^{2+}$ ;
- гипонатриемия;
- гиперкалиемия;
- ацидоз

## 4.29. Возрастные особенности деятельности сердца

Параметр	20 лет	60 лет
Максимальное потребление кислорода в сердце, мл · кг · мин	39	29
Максимальная ЧСС, уд/мин	194	162
ЧСС в покое, уд/мин	63	62
Максимальный МОК, л/мин	22	16
Фракция выброса, %	70–80	50–55
Артериальное давление в покое, мм рт. ст.	120/80	140/90

## ■ ГЛАВА 5

# ФИЗИОЛОГИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

## 5.1. Глоссарий

Физиология сосудистой системы изучает общие принципы функционирования васкулярного аппарата и движения крови.

**Гидродинамика** – раздел гидромеханики, в котором изучаются движение несжимаемых жидкостей и их взаимодействие с твердыми телами.

**Гемодинамика** – часть гидродинамики, изучающая движение крови по сосудам, возникающее вследствие разности гидростатического давления.

**Амортизирующие сосуды** – аорта, легочная артерия и рядом расположенные крупные артерии, в которых хорошо выражены эластические, соединительно-тканые элементы.

**Сосуды распределения** – средние и мелкие артерии мышечного типа, обеспечивающие распределение потока крови по регионам и органам.

**Резистивные сосуды** – концевые артерии и артериолы, характеризующиеся развитым мышечным слоем, в силу чего способны изменять просвет и регулировать кровоснабжение органов.

**Сосуды-сфинктеры** – концевые участки прекапиллярных артериол, имеющие толстый мышечный слой из-за способности смыкаться и размыкаться, определяющие число функционирующих капилляров и величину обменной поверхности.

**Обменные сосуды** – капилляры, не имеющие мышечного слоя, обеспечивающие барьер с избирательной проницаемо-

стью между кровью и тканями. По строению стенки различают: сплошные (соматические), окончатые (фенестрированные, или висцеральные) и несплошные (синусоидные) капилляры. По степени участия в кровотоке различают капилляры функционирующие, плазматические (в их просвете течет только плазма, без форменных элементов) и резервные.

**Емкостные сосуды** – посткапиллярные венулы, мелкие и крупные вены, обычно имеющие клапаны и в силу легкой растяжимости способные вмещать и выбрасывать большие количества крови, обеспечивая ее перераспределение в организме.

**Сосуды возврата крови к сердцу** – нижняя и верхняя полые вены, обеспечивающие возврат крови к сердцу.

**Шунтирующие сосуды** – артериовенозные анастомозы, расположенные в некоторых участках тела (кожа уха, носа, стопы и др.) и позволяющие крови поступать из артерий в вены, минуя капилляры.

**Время кругооборота крови** – время однократного прохождения частицы крови по большому и малому кругам сосудистой системы. В норме составляет 17–25 с. На прохождение через малый круг затрачивается около 1/5, а на прохождение через большой – 4/5 этого времени.

**Ламинарное течение** – тип движения крови, при котором жидкость перемещается по сосудам коаксиальными цилиндрическими слоями, параллельными оси сосуда. Ее движение в радиальном направлении или по окружности не происходит. С наименьшей скоростью перемещается пристеночный слой, у центрального слоя в сосуде максимальная скорость.

**Турбулентное течение** – тип движения крови с завихрениями, при котором ее элементы перемещаются не только параллельно оси сосуда, но и перпендикулярно ей. Наблюдается в местах изгиба, сужения, деформации сосудов, а также при резком повышении скорости движения и давления крови.

**Число Рейнольдса ( $Re$ )** – безразмерное число, определяющее ламинарный или турбулентный тип течения жидкости, который зависит от скорости потока, вязкости, плотности жидкости и характерной длины элемента потока. Предложено ирландским инженером-физиком О. Рейнольдсом (1842–1912). Критическое значение числа Рейнольдса ( $Re_{кр}$ ), при котором происходит переход от ламинарного к турбулентному течению, зависит от конфигурации сосуда. При движении жидкости в круглой трубе  $Re_{кр} \cong 2300$ ; при  $Re \leq 200-300$  – поток полностью ламинарный; при  $Re \geq 2000-3000$  – поток становится полностью турбулентным.

Между двумя этими значениями поток носит промежуточный характер.

**Аортальная компрессионная камера** – способность сосудов, в которых выражены эластические, соединительно-тканые элементы, растягиваться или сокращаться при изменении давления крови. В систолу кинетическая энергия движения крови преобразуется в потенциальную энергию деформации растянутого сосуда. В диастолу давление снижается, стенки сосуда под действием эластических сил возвращаются в исходное состояние, «выталкивая» кровь из сосуда, а потенциальная энергия растянутого сосуда снова переходит в кинетическую энергию движущейся крови.

**Эластичность сосудов** – способность этих структур изменять диаметр вследствие растяжимости, уменьшать перепады давления, способствовать продвижению крови и обеспечивать непрерывный ток крови по сосудам.

**Клапаны в венах** – складки внутреннего эластического слоя, покрытые эндотелием. Клапаны вен обычно имеют полулунную форму и состоят из двух створок. У основания клапана имеется циркулярный сфинктер. Клапаны обеспечивают разделение общего столба крови на сегменты и односторонний ток крови в направлении сердца. Расстояние между клапанами колеблется в пределах от 1 до 10 см. Наибольшее количество клапанов расположено в дистальных участках верхних и нижних конечностей. Их нет в системе воротной вены, венах легких, головного мозга, шеи, полых венах, общей подвздошной вене.

**Присасывающее действие грудной клетки** – наличие отрицательного давления в грудной полости при вдохе, способствующее поступлению крови в расширяющиеся крупные вены. При выдохе благодаря клапанам кровь из вен грудной полости поступает в сердце.

**Присасывающее действие сердца** – наличие отрицательного давления в полостях сердца в диастолу, способствующее поступлению крови.

**Диафрагмальный насос** – механизм перемещения крови в вены грудной полости за счет способности диафрагмы, опускающейся при вдохе, сдавливать органы брюшной полости и увеличивать давление в брюшной полости. Сокращение мышц брюшного пресса и мышц живота при дыхании также способствует продвижению крови из брюшной в грудную полость.

**Венозная помпа (венозный насос)** – сдавление вен, расположенных между крупными сокращающимися мышцами (на-

пример, в руках и ногах), и перемещение крови в сторону сердца в силу наличия клапанов.

**Микронасосная функция скелетных мышц** («периферические мышечные сердца») – вибрация мышечных волокон при сокращении мышц, способствующая проталкиванию крови из артериальной части капилляра в венозную часть в направлении сердца. Открыта членом-корреспондентом Национальной академии наук Республики Беларусь Н.И. Аринчиным (заведующий кафедрой нормальной физиологии Гродненского государственного медицинского института с 1958 по 1966 г.).

**Вибрационная гипотеза микронасосного свойства скелетных мышц** – предположение о том, что продвижение крови по капиллярной системе мышц осуществляется с помощью собственного, заключенного в них присасывающе-нагнетательного вибрационного микронасосного механизма.

**Артериальное давление** – гидравлическая сила, которую кровь оказывает на стенки артериальных сосудов.

**Линейная скорость кровотока** – скорость перемещения частиц крови вдоль стенки сосуда.

**Объемная скорость кровотока** – количество крови, проходящее через поперечное сечение сосуда.

**Общее периферическое сопротивление сосудов (ОПСС)** – суммарное сопротивление всех параллельных сосудистых сетей большого круга кровообращения.

**Удельное периферическое сопротивление сосудов (УПСС)** – отношение величины общего периферического сопротивления сосудов к поверхности тела.

**Артериальный пульс** – ритмические колебания стенок артерий, обусловленные выбросом крови из сердца во время систолы. Данный показатель отражает деятельность сердца и функциональное состояние артерий. Его можно исследовать путем пальпации любой доступной артерии, а также с помощью сфигмографии.

**Сфигмография** – графическая регистрация артериального пульса крупных артерий.

**Анакрота** – восходящая часть пульсовой волны, отражающая растяжение стенки аорты и крупных артерий при повышении артериального давления во время максимального изгнания крови.

**Катакрота** – нисходящий участок сфигмограммы, отражающий снижение артериального давления и отток крови из сосудов.

**Дикротическая волна** – кратковременный подъем на сфигмограмме, вызванный гидродинамическим ударом крови о закрывшиеся полулунные клапаны.

**Пульсовая диагностика** – пальпаторный метод исследования артериального пульса в тибетской (китайской) медицине. Исследуется пульс на лучевых артериях обеих рук с помощью указательного, среднего и безымянного пальцев обеих рук врача. Оцениваемые характеристики пульса: быстрота, сила, форма пульсовой волны, упругость, твердость, сквозность (способность проникать), плотность, пустотность, турбулентность и эластичность. Метод позволяет диагностировать и даже прогнозировать многие заболевания. В настоящее время созданы автоматизированные комплексы пульсовой диагностики и соответствующее программное обеспечение к ним, однако строгое научное обоснование метода отсутствует.

**Венозное давление** – гидравлическая сила, которую кровь оказывает на стенки вен.

**Венный пульс** – пульсовые колебания, которые можно зарегистрировать в крупных венах вблизи сердца, обусловленные затруднением оттока крови из вен к сердцу во время систолы предсердий и желудочков.

**Флебодиагностика** – графическая регистрация венозного пульса крупных вен.

**Депо крови** – накопление крови в венах некоторых органов в силу их высокой растяжимости (селезенка, печень и др.) и регионов тела (малый круг кровообращения, подкожные сосудистые сплетения и др.). Общее количество крови в организме динамически распределяется между депо и циркулирующей кровью в сосудах.

**Микроциркуляция** – движение крови в системе мелких кровеносных сосудов (артериол, венул, капилляров, артериоло-венулярных анастомозов), а также движение лимфы в лимфатических капиллярах. На уровне микроциркуляторного русла происходит обмен составляющими компонентами между артериальной кровью и тканями, с одной стороны, между тканями и венозной кровью – с другой.

**Закон Старлинга** – теория обмена компонентов в микроциркуляторном русле. За счет разницы гидростатического и коллоидно-осмотического давлений в артериальном конце капилляра и интерстициальном пространстве жидкость перемещается в ткани; в венах вследствие высокого коллоидно-осмотического градиента происходит резорбция из тканей.

Исключением из этого правила является транспорт белковых соединений. Вещества белковой природы плазменного генеза проходят в интерстициальную жидкость в веноулярном конце капиллярного русла через малые и большие поры, фенестры, везикулы, межклеточные соединения и т.д. Как правило, обратное всасывание белков возможно только через лимфатические сосуды. У здорового человека между процессами транспорта, фильтрации в ткани и реабсорбции из тканей существует динамическое равновесие.

**Гидростатическое давление в капилляре** – сила, создаваемая давлением крови и выталкивающая жидкость и компоненты плазмы из капилляра.

**Коллоидно-осмотическое давление в капилляре** – доля осмотического давления, создаваемая высокомолекулярными компонентами (в основном белками) и удерживающая жидкость и составляющие плазмы внутри капилляра.

**Результирующее фильтрационное давление в капилляре** – разница гидростатического и коллоидно-осмотического давления в артериальном конце капилляра, обеспечивающая фильтрацию жидкости и ее перемещение из капилляра в интерстициальное пространство.

**Результирующее реабсорбционное давление в капилляре** – разница коллоидно-осмотического и гидростатического давления в венозном конце капилляра, обеспечивающая перемещение жидкости из интерстициального пространства в капилляр.

**Лимфатическая система** – сеть капилляров, сосудов и узлов, по которым в организме передвигается лимфа. Лимфатические капилляры замкнуты с одного конца, т.е. слепо заканчиваются в тканях. Лимфатические сосуды среднего и крупного диаметра, подобно венам, имеют клапаны. По их ходу расположены лимфатические узлы – «фильтры», задерживающие вирусы, микроорганизмы и наиболее крупные частицы, находящиеся в лимфе.

**Сосудистый тонус** – степень напряжения стенки сосуда, обеспечивающаяся длительной специфической активностью его гладкомышечных элементов. При повышении активности гладкомышечных элементов наблюдается вазоконстрикция, а при снижении – вазодилатация.

**Вазодилатация** – расширение сосудов и снижение их тонуса под влиянием нервных и гуморальных факторов.

**Вазоконстрикция** – сужение сосудов и повышение их тонуса под влиянием нервных и гуморальных факторов.

**Сосудистые рецепторы** – совокупность специализированных нервных образований в сосудистой стенке, чувствительных к изменению параметров движущейся крови.

**Барорецепторы (прессорецепторы) сосудов** – образования, воспринимающие механическое растяжение стенки сосуда. Различают барорецепторы, регистрирующие постоянную составляющую давления и скорость изменения давления.

**Хеморецепторы сосудов** – образования, воспринимающие  $pO_2$ ,  $pCO_2$  и pH крови.

**Рефлексогенные сосудистые зоны** – области сосудистой системы, которые характеризуются высокой плотностью расположения рецепторов.

**Депрессорные сосудистые рефлексы** – рефлекторные реакции, способствующие снижению тонуса кровеносных сосудов и артериального давления.

**Прессорные сосудистые рефлексы** – рефлекторные реакции, способствующие повышению тонуса кровеносных сосудов и артериального давления.

**Эндотелий-зависимая вазодилатация** – уменьшение тонуса сосуда, вызванное образованием оксида азота в эндотелии при воздействии адекватного стимула (ацетилхолин, АТФ, брадикинин, серотонин, вещество P, гистамин, боковая деформация и др.).

**Эндотелий-независимая вазодилатация** – уменьшение тонуса сосуда, вызванное экзогенным введением в организм донора NO (нитроглицерин, нитропруссид натрия и др.).

**Окклюзионная проба** – способ оценки функции эндотелия путем измерения диаметра сосуда или объемной скорости кровотока после 4–7-минутной окклюзии сосуда при давлении в манжете 200–250 мм рт. ст.

**Ультразвуковая флоуметрия (ультразвуковая доплерография)** – метод флоуметрии, основанный на эффекте Допплера: сигнал, посланный датчиком, отражается от движущихся объектов (форменных элементов крови), частота сигнала меняется пропорционально скорости кровотока. Это изменение частоты сигнала фиксируется компьютером, производится математическая обработка, в результате которой делается заключение о скорости кровотока в определенном месте данного сосуда.

**Лазерная доплеровская флоуметрия (ЛДФ)** – измерение скорости движущегося объекта (эритроцита) путем определения доплеровского изменения частоты зондирующего лазерного излучения. Позволяет мониторировать состояние локального кровотока на капиллярном уровне в небольших участках тканей.

**Реография** – исследование кровенаполнения различных органов и тканей, основанное на изменении полного электрического сопротивления тканей при прохождении через них электрического тока высокой частоты и малой силы.

**Плетизмография** – исследование гемодинамики, основанное на графической регистрации изменений объема органа или части тела, который зависит от кровенаполнения.

**Реоплетизмография** – исследование гемодинамики путем сочетания методов реографии и плетизмографии.

**Окклюзионная плетизмография** – регистрация прироста объема части тела или органа после создания его венозной окклюзии, нарушающей венозный отток из органа.

**Фотоплетизмография** – регистрация изменения интенсивности потока световых волн, проходящих через исследуемый орган (ухо, палец), позволяющая оценить изменение кровенаполнения органа.

**Капилляроскопия** – исследование кровеносных капилляров путем микроскопии эпителиальных или эндотелиальных покровов (кожа, слизистые оболочки и др.) в условиях интенсивного освещения и просветления специальными составами.

**Прямое (инвазивное) измерение давления** – способ определения давления, при котором датчик находится непосредственно в кровеносном сосуде или полости сердца.

**Метод Рива – Роччи** (1896) – пальпаторное определение величины систолического давления.

**Аускультативный метод с регистрацией тонов Н.С. Короткова** – аускультативное определение величины систолического и диастолического давления (1905).

**Осциллография** – регистрация колебаний артериальной стенки, возникающих с начала сдавливания артерии манжетой вплоть до полного закрытия просвета сосуда.

**Тахоосциллография** – регистрация скорости изменений объема сосуда, расположенного под манжетой. Позволяет определить минимальное, максимальное, боковое и среднее артериальное давление.

**Электросфигмоманометрия** – способ определения артериального давления непрямым методом, основанный на электрической регистрации колебаний стенки сосуда в манжетке сфигмоманометра.

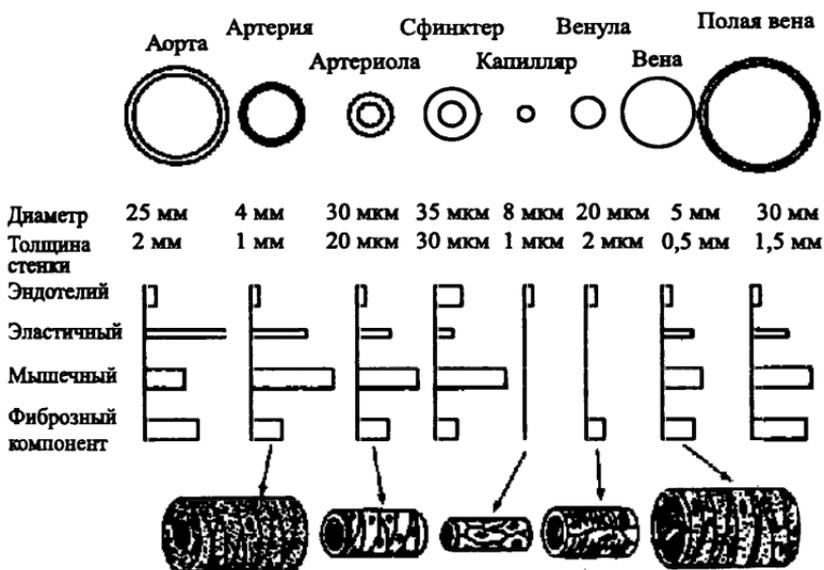
**Суточное мониторирование артериального давления** – измерение артериального давления в течение 24 ч в автоматическом режиме с последующей расшифровкой записи. Пара-

метры артериального давления варьируют на протяжении суток. У здорового человека артериальное давление начинает увеличиваться в 6.00, достигает максимальных значений к 14.00–16.00, снижается после 21.00 и становится минимальным во время ночного сна.

## 5.2. Характеристика отделов сосудистой системы

### ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛОВ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

- ◆ Амортизирующие сосуды
- ◆ Сосуды распределения
- ◆ Резистивные сосуды
- ◆ Сосуды-сфинктеры
- ◆ Обменные сосуды
- ◆ Емкостные сосуды
- ◆ Сосуды возврата крови к сердцу
- ◆ Шунтирующие сосуды



Структурно-функциональная организация различных отделов сосудистой сети

### Структурно-функциональная организация стенки сосуда

Название	Характеристика
Эндотелий (интима)	Внутренняя, гладкая поверхность сосудов, состоящая преимущественно из одного слоя плоских клеток, основной мембраны и внутренней эластической пластинки
Медия	Состоит из нескольких взаимопроникающих мышечных слоев между внутренней и внешней эластичными пластинками
Эластические волокна	Расположены во внутренней, средней и наружной оболочках и образуют относительно густую сеть (особенно в интиме), легко могут быть растянуты в несколько раз и создают эластическое напряжение
Коллагеновые волокна	Расположены в средней и наружной оболочках, образуют сеть, оказывающую растяжению сосуда гораздо большее сопротивление, чем эластические волокна, но, имея складчатое строение, противодействуют кровотоку только в том случае, если сосуд растянут до определенной степени
Гладко-мышечные клетки	Образуют среднюю оболочку, соединены друг с другом и с эластическими и коллагеновыми волокнами, создают активное напряжение сосудистой стенки (сосудистый тонус)
Адвентиция	Является наружной оболочкой сосуда и состоит из рыхлой соединительной ткани (коллагеновых волокон), фибробластов, тучных клеток, нервных окончаний, а в крупных сосудах дополнительно включает мелкие кровеносные и лимфатические капилляры, в зависимости от типа сосудов имеет различную толщину, плотность и проницаемость

### Характеристика архитектоники и гемодинамики сосудистого русла

Тип сосудов	Диаметр, мм	Толщина стенки, мм	Число Рейнольдса	Общее число	Длина, см
Аорта	20–25	2	1	1	80
Артерии	5–10	1	$3 \cdot 10^3$	$10^3$	40–20
Артериолы	0,1–0,5	0,02	$4 \cdot 10^8$	$10^8$	5–0,2
Капилляры	0,005–0,01	0,01	$1,8 \cdot 10^9$	$10^9$	0,1
Венулы	0,1–0,2	0,02	$5,8 \cdot 10^9$	$10^9$	0,2–1,0
Вены	5–20	0,5	$8 \cdot 10^7$	$10^3$	10–30
Полая вена	25–30	1,5	2	2	50

### Гидродинамические характеристики сосудистого русла

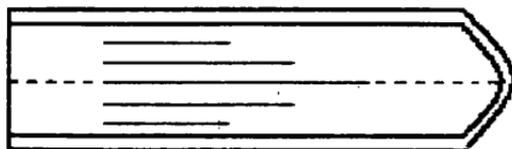
Сосуд	Давление, (мм рт. ст.)	Объем, см <sup>3</sup>	Линейная скорость кровотока, см/с	Периферическое сосудистое сопротивление, дин · с · см <sup>-5</sup>
Аорта	100–120	30	50	64
Магистральные артерии	100–120	60	13	$3,9 \cdot 10^3$
Ветвящиеся артерии	80–90	50	8	$1,6 \cdot 10^5$
Терминальные артерии	80–90	25	6	$1,2 \cdot 10^5$
Артериолы	40–60	25	0,3	$2 \cdot 10^{10}$
Капилляры	15–25	60	0,07	$3,9 \cdot 10^{11}$
Венулы	12–18	110	0,07	$4 \cdot 10^9$
Терминальные вены	10–12	130	1,3	$3,2 \cdot 10^3$
Ветвящиеся вены	5–8	270	1,5	$0,5 \cdot 10^4$
Венозные коллекторы	3–5	220	3,6	250
Полые вены	1–3	100	33	26



Распределение объема крови по различным типам сосудов



Распределение сосудистого сопротивления по различным типам сосудов



Перемещение крови коаксиальными цилиндрическими слоями при ламинарном токе жидкости

### 5.3. Основные законы гидродинамики

**Уравнение объемной скорости кровотока:**

$$Q = V \cdot S,$$

где  $Q$  – объемная скорость кровотока, л/с;  $S$  – поперечное сечение, м<sup>2</sup>;  $V$  – линейная скорость кровотока, м/с.

**Уравнение линейной скорости движения крови:**

$$V = \frac{Q}{\pi \cdot r^2},$$

где  $V$  – линейная скорость кровотока, м/с;  $Q$  – объемная скорость кровотока, л/с;  $r$  – радиус сосуда, м.

**Уравнение несжимаемости и неразрывности тока жидкости:**

$$Q = S_1 \cdot V_1 = S_2 \cdot V_2 = S_3 \cdot V_3 = \dots = S_n \cdot V_n = \text{const},$$

где  $Q$  – объемная скорость кровотока, л/с;  $S$  – поперечное сечение сосудов, м<sup>2</sup>;  $V$  – линейная скорость кровотока, м/с.

**Закон сохранения энергии:**

$$Z + E_p + E_k + h = \text{const},$$

где  $Z$  – гидравлический напор, Па;  $E_p$  – удельная потенциальная энергия, Дж;  $E_k$  – удельная кинетическая энергия, Дж;  $h$  – потеря энергии на теплообразование, Дж.

**Уравнение, отражающее зависимость объемной скорости кровотока от давления:**

$$Q = \frac{P_1 - P_2}{R},$$

где  $P_1$  и  $P_2$  – давление в начале и в конце сосуда соответственно, мм рт. ст.;  $R$  – сосудистое сопротивление, Па · с/см<sup>3</sup>.

**Закон Ома для гидродинамического сопротивления:**

$$\Delta R = \frac{8 \cdot l \cdot \eta}{\pi \cdot r^4},$$

где  $\Delta R$  – гидродинамическое сопротивление, Па · с/м<sup>3</sup>;  $l$  – длина сосуда, м;  $\eta$  – вязкость крови, сПз;  $r$  – радиус сосуда, м;  $\pi$  – константа (3,14).

## Гидродинамическое сопротивление при последовательном и параллельном соединении сосудов:

$$R \text{ последовательное} = R_1 + R_2 + R_3 + \dots + R_n,$$

$$R \text{ параллельное} = \frac{1}{\frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2} + \frac{1}{R_3} + \dots + \frac{1}{R_n}}.$$

## Закон Хагена – Пуазейля для расчета объемной скорости кровотока:

$$Q = \frac{\pi \cdot r^4 (P_1 - P_2)}{8 \cdot l \cdot \eta},$$

где  $P_1 - P_2$  – разность давлений, мм рт. ст.;  $r$  – радиус сосуда, м;  $l$  – длина сосуда, м;  $\eta$  – вязкость крови, сПз;  $\pi$  – константа (3,14).

## Уравнение Рейнольдса:

$$Re = \frac{v \cdot D \cdot \rho}{\eta},$$

где  $Re$  – число Рейнольдса, безразмерная величина, указывающая на тип течения крови (турбулентный или ламинарный);  $v$  – линейная скорость кровотока, м/с;  $D$  – диаметр трубки ( $D = 2 \cdot r$ ), м;  $\rho$  – плотность крови, кг/м<sup>3</sup>;  $\eta$  – вязкость крови, сПз.

## Среднее динамическое давление:

$$P_m = 0,42 \cdot A + P_d,$$

где  $P_m$  – среднее динамическое давление, мм рт. ст.;  $A$  – пульсовое давление, мм рт. ст.;  $P_d$  – диастолическое давление, мм рт. ст.

## Периферическое сосудистое сопротивление:

$$R = \frac{P_m \cdot 1332}{V},$$

где  $R$  – периферическое сосудистое сопротивление, дин·с·см<sup>-5</sup>;  $P_m$  – среднее артериальное давление, мм рт. ст.;  $V$  – сердечный выброс за 1 с, мл/с; 1332 – коэффициент перевода мм рт. ст. в дин·см<sup>-2</sup>.

Величина периферического сосудистого сопротивления в норме в условиях покоя у человека колеблется от 900 до 2500 дин·с·см<sup>-5</sup>.

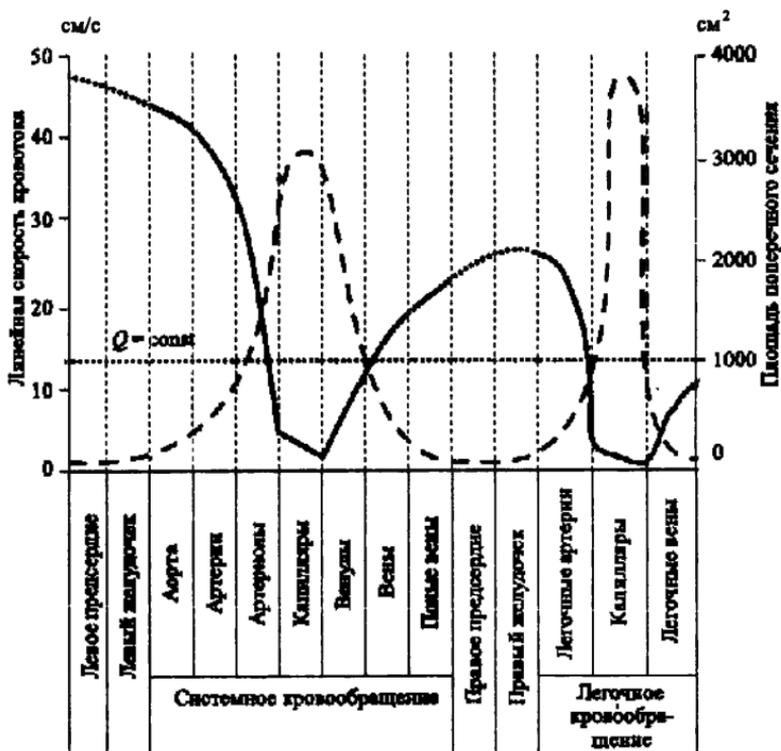
Удельное периферическое сосудистое сопротивление:

$$\text{УПСС} = \frac{P_m}{\text{СИ}},$$

где УПСС – удельное периферическое сосудистое сопротивление, условные единицы;  $P_m$  – среднее артериальное давление, мм рт. ст.; СИ – сердечный индекс, л/мин · м<sup>2</sup>.

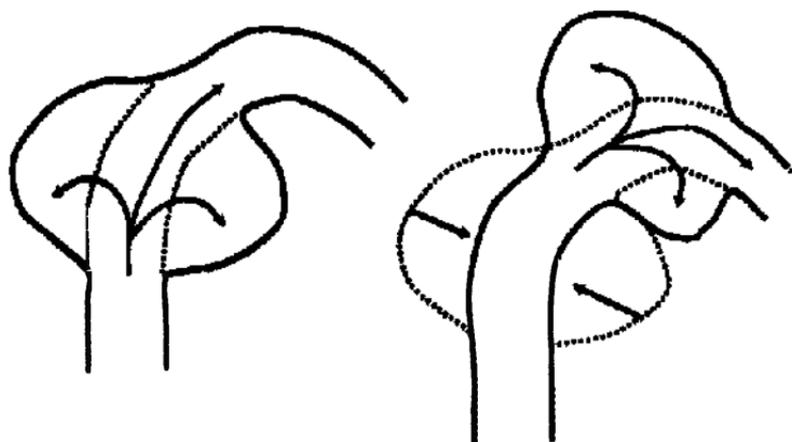
В норме удельное периферическое сосудистое сопротивление колеблется в пределах 35–45 условных единиц.

#### 5.4. Линейная, объемная скорость кровотока и площадь поперечного сечения в различных отделах сердечно-сосудистой системы

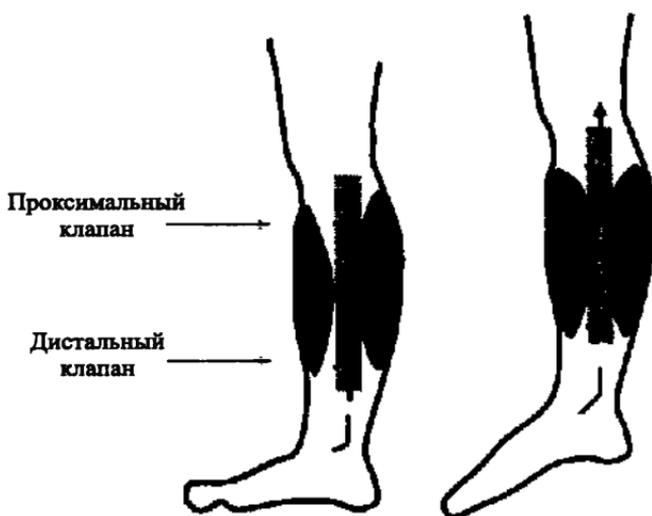


Линейная, объемная скорость кровотока и площадь поперечного сечения в различных отделах сердечно-сосудистой системы (наименьшая линейная скорость в капиллярах – 0,01–0,05 см/с; время прохождения крови через капилляр средней длины (750 мкм) – 2,5 с)

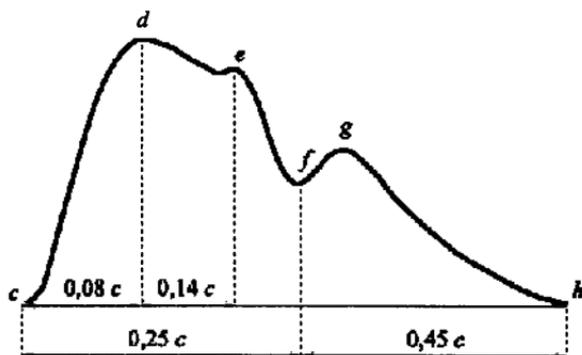
### 5.5. Механизм аортальной компрессионной камеры



### 5.6. Механизм функционирования «мышечного насоса»



## 5.7. Сфигмограмма



Графическая регистрация артериального пульса (сфигмограмма):  
*cd* – анакрота; *de* – систолическое плато; *dh* – катакрота; *f* – инцизура; *g* – диастолическая волна

## 5.8. Характеристика пульса

### Скорость распространения пульсовой волны

Структура	Скорость, м/с
Аорта	4–6
Артерии мышечного типа	8–12
Крупные вены	1–2
Полые вены	0,5–1

### Свойства пульса

Свойство	Характеристика
Частота	Нормальный, частый или медленный
Ритм	Ритмичный или аритмичный
Высота (амплитуда)	Высокий или низкий
Скорость	Скорый или медленный
Напряжение	Твердый или мягкий

## 5.9. Физиологическая характеристика вен

♦ Регулируют наполняющее давление правого отдела сердца путем контроля венозного возврата в условиях переменного сердечного выброса

♦ Собирают кровь из системы микроциркуляции и проталкивают ее к сердцу при участии клапанного аппарата вен

♦ Формируют объемный кровоток

♦ Модулируют ортостатическую толерантность организма

♦ Обеспечивают микроциркуляторный обмен и компартиментализацию объема жидкости между внутри- и внесосудистыми пространствами путем обратного всасывания тканевой жидкости в вены

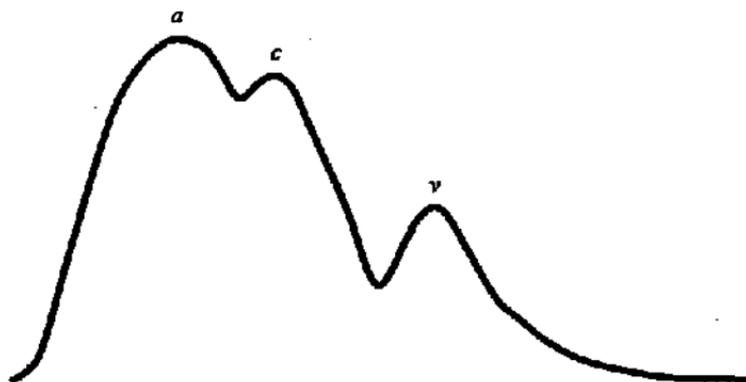
♦ Модулируют капиллярное давление путем посткапиллярной регуляции сопротивления

♦ Участвуют в терморегуляции организма через подкожные венозные сплетения

♦ Обеспечивают «одомашнивание» лимфоцитов в веноулярном «высоком» эндотелии некоторых органов

♦ Осуществляют взаимодействие между лейкоцитами и эндотелием при выходе полиморфно-ядерных клеток из сосудистого русла

♦ Формируют вместе с легочной циркуляцией систему низкого давления

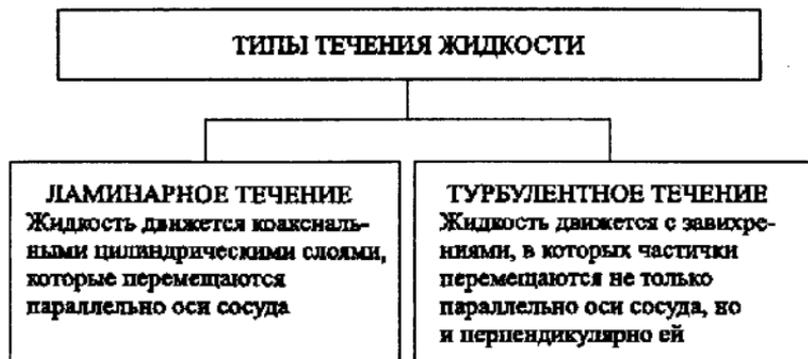


Графическая регистрация венозного пульса (флебограмма):

*a* – волна, связанная с сокращением предсердий; *c* – волна, обусловленная выпячиванием АВ-клапана в правое предсердие во время изометрического сокращения желудочков;

*v* – волна, вызванная растяжением вен кровью, не вставившейся в предсердия

## 5.10. Типы течения жидкости

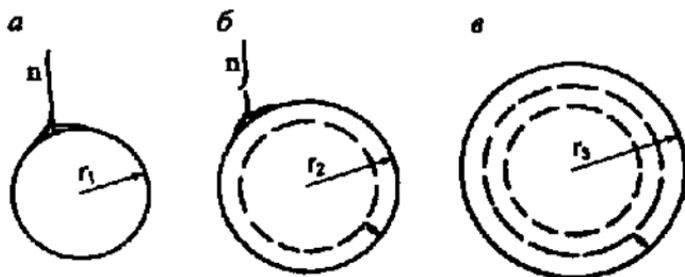


## 5.11. Виды сосудистого тонуса и их компоненты



## Характеристика основных видов и компонентов сосудистого тонуса

Название	Характеристика
<i>Базальный тонус</i>	Напряжение стенки сосуда, сохраняющееся после устранения нервных и гуморальных влияний
Миогенный компонент базального тонуса	Спонтанная эндогенная деполяризация гладкомышечных клеток стенки сосуда. Феномен Остроумова – Бейлиса: сокращение гладких мышц сосудов при повышении давления и их расслабление при его понижении, особенно выраженные в сосудах почек, головного мозга, сердца, печени, кишечника и скелетных мышц
Соединительно-тканый компонент базального тонуса	Упругоэластические свойства соединительно-тканых волокон стенки сосуда
<i>Регуляторный тонус</i>	Увеличение или уменьшение базального тонуса сосудов под влиянием нервных, гуморальных факторов и параметров движущейся крови
Миогенный компонент регуляторного тонуса	Эффект Шретценмайера объясняет зависимость от кровотока вазодилатацию: при увеличении давления сдвига происходят выделение NO и вазодилатация
Вазомоторный компонент регуляторного тонуса	Напряжение стенки сосуда, обусловленное влиянием нервных волокон
Гуморальный компонент регуляторного тонуса	Влияние медиаторов, метаболитов, гормонов и других физиологически активных веществ на тонус сосудов
Соединительно-тканый компонент регуляторного тонуса	Под действием повышенного давления растяжимость сосудов постепенно увеличивается и давление нормализуется (релаксация напряжения). При уменьшении внутрисосудистого объема жидкости повышается жесткость сосудистой стенки и давление нормализуется (обратная релаксация напряжения). Данные феномены особенно выражены у емкостных сосудов



Экспериментальная модель выявления базального, вазомоторного и миогенного компонентов сосудистого тонуса:

*а* – радиус ( $r_1$ ) сосуда в исходном состоянии; *б* – радиус ( $r_2$ ) сосуда после перерезки нерва; *в* – радиус ( $r_3$ ) сосуда после блокады гладкомышечного сокращения. Стрелки показывают изменение радиуса за счет вазомоторного (*б*) и миогенного (*в*) компонентов сосудистого тонуса

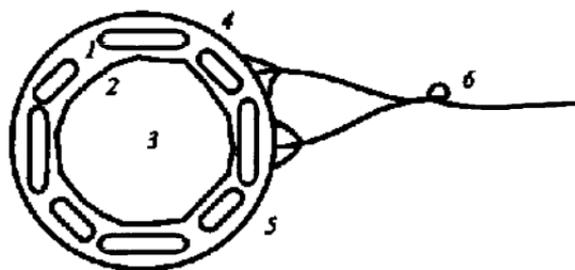
## УРОВНИ РЕГУЛЯЦИИ ТОНУСА СОСУДОВ

◆ Местная (локальная) регуляция тонуса сосудов (регуляция периферического кровообращения):

- миогенная регуляция;
- эндотелиальная регуляция;
- гемодинамическая регуляция;
- метаболическая регуляция;
- аксон-аксон рефлексы;
- упругоэластическая регуляция соединительно-тканых элементов

◆ Центральная регуляция тонуса сосудов (регуляция центрального кровообращения)

- нервно-рефлекторная регуляция;
- гуморальная регуляция



Локальная регуляция тонуса сосудов:

1 – миогенная; 2 – эндотелиальная; 3 – гемодинамическая; 4 – упругоэластическая регуляция соединительно-тканых элементов; 5 – метаболическая; 6 – аксон-аксон рефлексы

## Виды локальной регуляции тонуса сосудов

Вид регуляции	Характеристика
Гемодинамическая	Влияние параметров движущейся через сосуд крови (давление, вязкость, скорость движения) и находящихся в крови веществ
Метаболическая	Прямое влияние веществ, участвующих в клеточном метаболизме ( $O_2$ , $CO_2$ , ионы $H^+$ , АТФ, АДФ, АМФ, аденозин, молочная кислота и др.), на степень сокращения гладкомышечных клеток сосудов. Метаболические сосудорасширяющие влияния доминируют над нервными сосудосуживающими эффектами и в ряде случаев полностью подавляют их
Аксон-аксон рефлекс	Рефлекторное расширение сосудов при механическом или химическом раздражении, предположительно без участия ЦНС. При раздражении тонких немиелинизированных волокон возбуждение распространяется не только к спинному мозгу (ортодромно), но также по эфферентным коллатералям к рядом расположенным нервным окончаниям (антидромно)

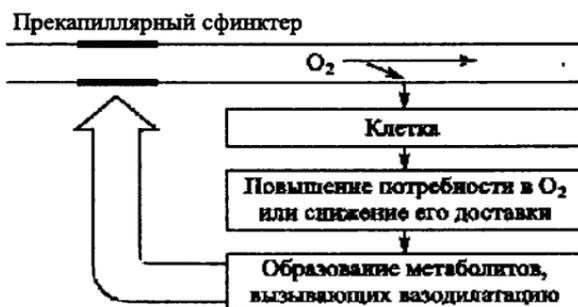


Иллюстрация локальной метаболической регуляции тонуса сосудов

## РАЗЛИЧИЕ ПО ВРЕМЕНИ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ СИСТЕМОЙ ГЕМОДИНАМИКИ

- ◆ Механизмы кратковременного действия:
  - барорецепторные рефлексы;
  - хеморецепторные рефлексы;
  - рефлекс на ишемию ЦНС
- ◆ Механизмы промежуточного (по времени) действия:
  - изменения ОЦК путем регуляции интенсивности фильтрации и реабсорбции жидкости в капиллярах;
  - изменение степени эластичности (растяжимости) сосудистой стенки;
  - ренин-ангиотензин-альдостероновая система

- ◆ Механизмы длительного действия:
  - почечные механизмы контроля за объемом жидкости;
  - система вазопрессина;
  - система альдостерона;
  - ремоделирование сосудов посредством изменения трофической пластичности сосудистой сети

## ТИПЫ РЕМОДЕЛИРОВАНИЯ СОСУДОВ ПРИ ДОЛГОСРОЧНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ТОНУСА СОСУДОВ ПУТЕМ ИЗМЕНЕНИЯ ТРОФИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ СОСУДИСТОЙ СЕТИ

- ◆ Концентрическое утолщение меди ауторегулируемых малых артерий и артериол в ответ на хронически повышенное трансмуральное давление
- ◆ Дилататорное ремоделирование в больших артериях без ауторегуляции в ответ на хронически повышенное трансмуральное давление
- ◆ Дилататорное ремоделирование диаметра артерий в ответ на хронически повышенный кровоток
- ◆ Констрикторное ремоделирование диаметра артерий в ответ на хроническое снижение кровотока
- ◆ Гиперплазия миоинтимы при атеросклеротических стенозах и рестенозах (8–12 м/с)
- ◆ Рост коллатералей из существующих капилляров с образованием меди, адвентиции при атеросклерозе, циррозе печени

### ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ТОНУСА СОСУДОВ

#### ВЕЩЕСТВА С ПРЕИМУЩЕСТВЕННО СОСУДОСУЖИВАЮЩИМ ЭФФЕКТОМ:

- норадреналин;
- адреналин
- вазопрессин (ангидиуретический гормон);
- ангиотензин II;
- эндотелины;
- серотонин (5-гидрокситриптамин);
- PGF (простагландин F);
- дофамин

#### ВЕЩЕСТВА С ПРЕИМУЩЕСТВЕННО СОСУДОРАСШИРЯЮЩИМ ЭФФЕКТОМ:

- гистамин;
- ацетилхолин;
- брадикинин;
- предсердный натрийуретический пептид;
- PGI<sub>2</sub> (простагландин);
- NO (монооксид азота);
- PGA<sub>1</sub> (простагландин A<sub>1</sub>);
- PGA<sub>2</sub> (медуллин);
- PGE (простагландин E)

Гуморальная регуляция тонуса сосудов



1	2	3
<p>Эйкозаноиды:</p> <p>простаглицлин и простагландины E и F</p> <p>тромбоксан и простагландин F<sub>2α</sub></p> <p>лейкотриены</p> <p>эпоксиды</p>	<p>Эндотелиальные и другие клетки</p>	<p>Ингибируют секрецию норадреналина из нервных окончаний и участвуют в формировании воспалительной гиперемии</p> <p>Вазоконстрикторы, участвуют в гемостазе</p> <p>Усиливают проницаемость сосудистой стенки, некоторые из них – мощные вазоконстрикторы</p> <p>Вещества с гиперполяризующим механизмом действия на сосуды (дилататоры)</p>
<p>Серотонин</p>	<p>Тромбоциты, хромаффинные клетки ЖКТ и ЦНС</p>	<p>Местное высвобождение тромбоцитами оказывает прямое вазоконстрикторное действие. Циркулирующий в крови серотонин вызывает зависимость от эндотелия вазодилатацию, повышает проницаемость капилляров в желудочно-кишечном тракте</p>
<p>Активирующий тромбоциты фактор</p>	<p>Лейкоциты, эндотелий</p>	<p>Преимущественно действует как вазодилататор</p>
<p>Кинины (брадикинин и каллидин)</p>	<p>Плазма крови</p>	<p>Циркулирующие в крови кинины оказывают мощное вазодилататорное действие, зависящее от эндотелия. Усиливают проницаемость капилляров. Оказывают прямое местное вазоконстрикторное действие</p>

### 5.14. Функциональная характеристика эндотелия

♦ Вес эндотелия 1,5–1,8 кг (сопоставимо с весом, например, печени)

◆ Непрерывный монослой эндотелиальных клеток имеет протяженность около 7 км

◆ Площадь эндотелия – 700–1000 м<sup>2</sup>

◆ Вырабатывает большое количество физиологически активных веществ, являясь гигантским паракринным органом, распределенным по всему человеческому организму:

- монооксид азота (NO);
- простаглицлин или простаглицлин I<sub>2</sub> (ПГI<sub>2</sub>);
- эндотелины (выделены и очищены три изоформы: эндотелин-1, -2 и -3);
- ангиотензин-II;
- тромбоксан A<sub>2</sub>;
- простаглицлин F<sub>2</sub> (ПГF<sub>2</sub>);
- тканевой активатор плазминогена;
- фактор Вилленбранта и др.

◆ Регулирует просвет сосуда путем выработки вазоактивных веществ: NO, простаглицлинов, эндотелинов и др.

◆ Обеспечивает нетромбогенность поверхности сосуда:

- идеально гладкая поверхность эндотелия покрыта тончайшей пленкой «цемент-фибрина» состоящего из фибрина, фибрината кальция, продуктов фибринолиза;
- отрицательный электрический заряд;
- образуются простаглицлин, NO и другие факторы, угнетающие агрегацию тромбоцитов;
- синтезируется тканевой активатор плазминогена, ингибирующий коагуляцию;
- присутствует тромбомодулин (рецептор тромбина)

◆ Активирует циркулирующие клетки иммунной системы

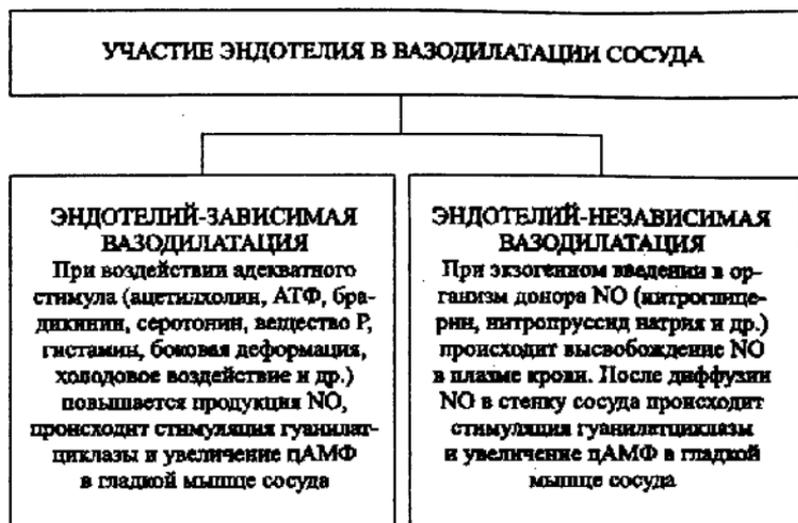
◆ Контролирует движение лейкоцитов из крови в ткани, так как в области межклеточных соединений имеется специальный механизм, реализуемый через адгезивные молекулы (интегрины, селектины)

◆ Обеспечивает проницаемость сосудов

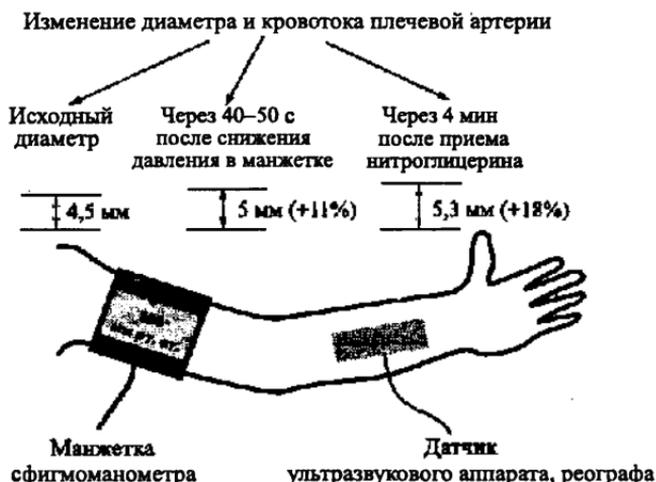
◆ Экстрагирует и деградирует гормоны и другие медиаторы

◆ Служит физиологической границей между кровью, сердцем и сосудами

## 5.15. Участие эндотелия в вазодилатации сосуда

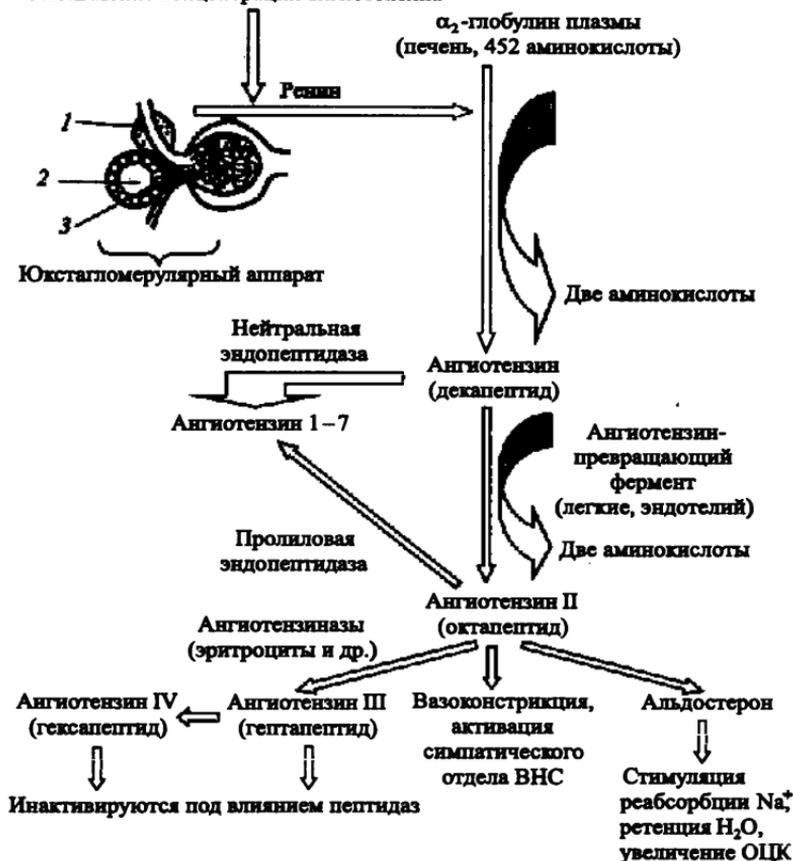


## 5.16. Определение эндотелий-зависимой и эндотелий-независимой вазодилатации



## 5.17. Ренин-ангиотензин-альдостероновая система

Уменьшение давления в приносящей артериоле  
 Увеличение  $\text{Na}^+$  в дистальном канальце  
 Активация симпатической нервной системы  
 Уменьшение концентрации ангиотензина



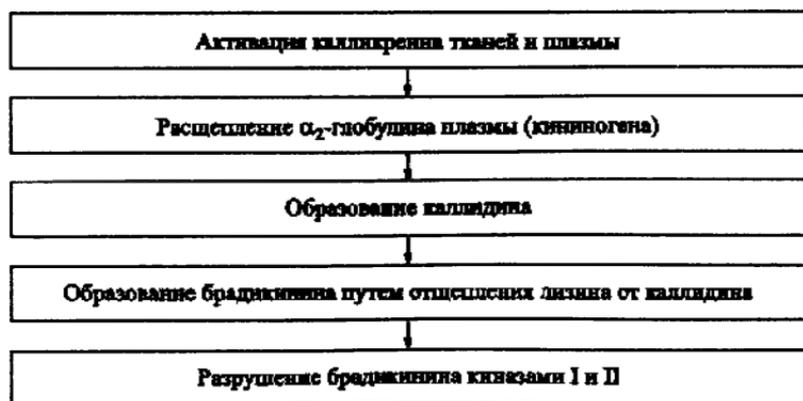
Ренин-ангиотензин-альдостероновая система:

1 – утолщение приносящей артериолы (миоэпителиальные или юкстагломерулярные клетки); 2 – *macula densa* – участок дистального извитого канальца; 3 – мезантериальные клетки

**Локализация и основные функции  
ангиотензинпревращающего фермента**

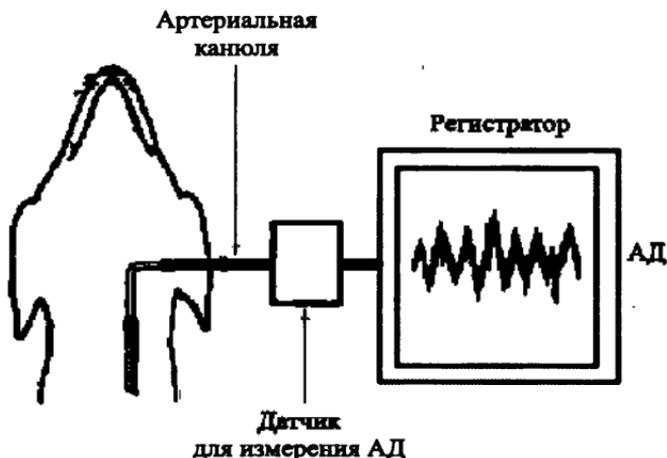
Локализация	Функции
Эндотелий кровеносных сосудов легких, мозга, периферических сосудов	Поддержание тонуса резистивных сосудов
Сердечная ткань	Регуляция сократительной функции миокарда, рост кардиомиоцитов и развитие гипертрофии сердца
Кровь, мононуклеарные клетки, Т-лимфоциты и фибробласты	Генерализованное образование ангиотензина II, участие в регуляции роста сосудов, процессов пролиферации
Эпителиальные клетки – ресничная кайма, почка, плацента, кишечник	Регуляция транспортных и адсорбционных процессов
Ткань мозга – эндотелий сосудов мозга, тела и аксоны нейронов	Поддержание тонуса сосудов мозга, связь с наследственными и психическими заболеваниями
Семенная жидкость и репродуктивные органы	Наиболее высокая активность фермента, обеспечивающая тонус сосудов, подвижность сперматозоидов, фертильность

### 5.18. Калликреин-кининовая система



Этапы активации калликреин-кининовой системы

- объем циркулирующей крови;
- сокращение скелетных мышц;
- дыхательные движения грудной клетки;
- присасывающее действие сердца;
- изменение гидростатического давления при различных положениях тела;
- наличие регуляторных факторов, уменьшающих или увеличивающих просвет вен



Прямая регистрация артериального давления у собаки



Периодические колебания артериального давления

## ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЛН АРТЕРИАЛЬНОГО ДАВЛЕНИЯ

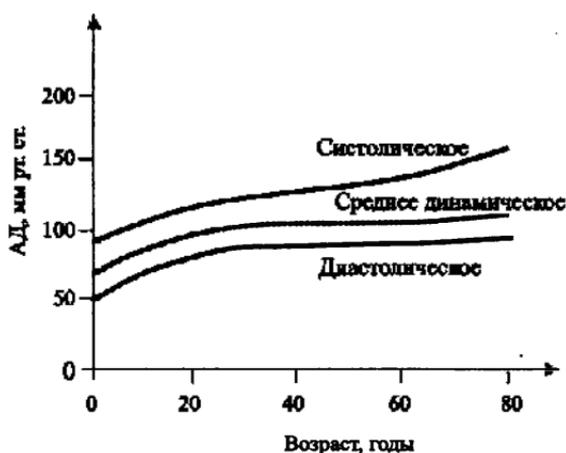
♦ Волны I порядка – подъем давления в систолу и спад в диастолу

♦ Волны II порядка – снижение давления при вдохе и повышение – при выдохе

♦ Волны III порядка – периодические колебания тонуса периферических сосудов (период 6–20 с, волны Майера), циркадианный ритм артериального давления и др.

### Нормальные значения артериального давления в зависимости от возраста

Возраст	Артериальное давление, мм рт. ст.	
	систолическое	диастолическое
16–20 лет	100–120	70–80
20–40 лет	120–130	70–80
Старше 40 лет	до 140	до 90
Старше 60 лет	до 140	до 90



Зависимость артериального давления от возраста у практически здоровых людей

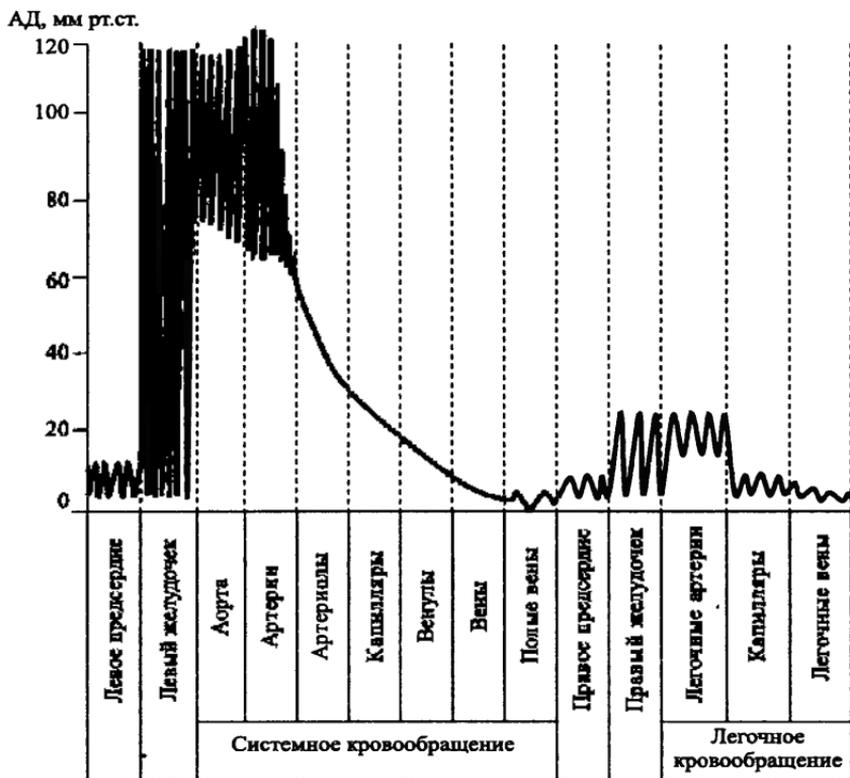
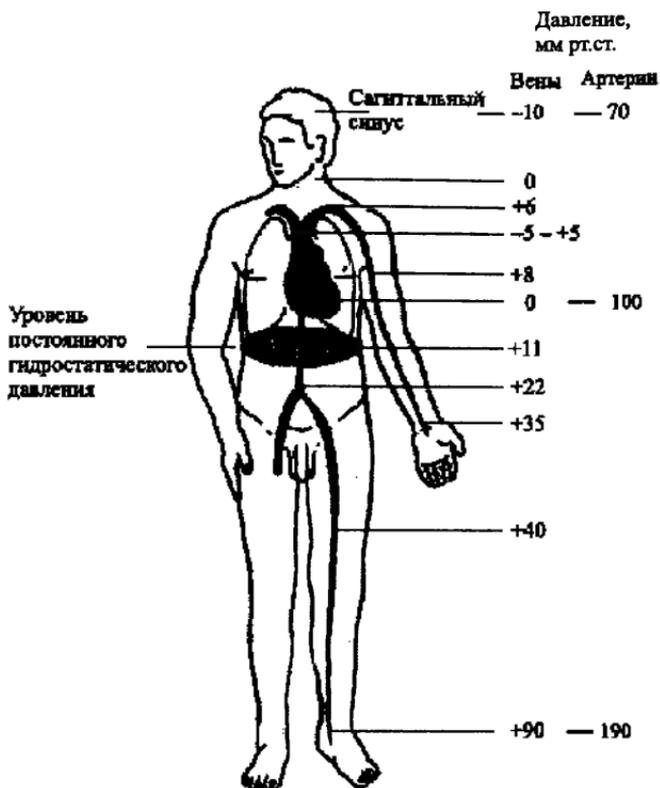


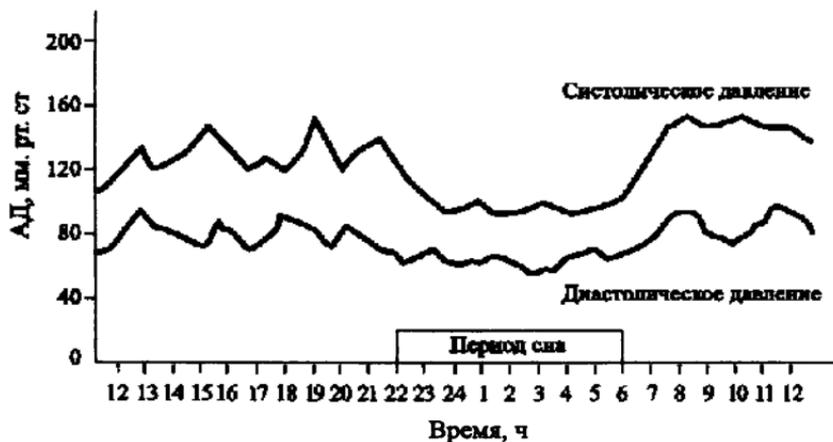
График изменения артериального давления в различных отделах сердечно-сосудистой системы



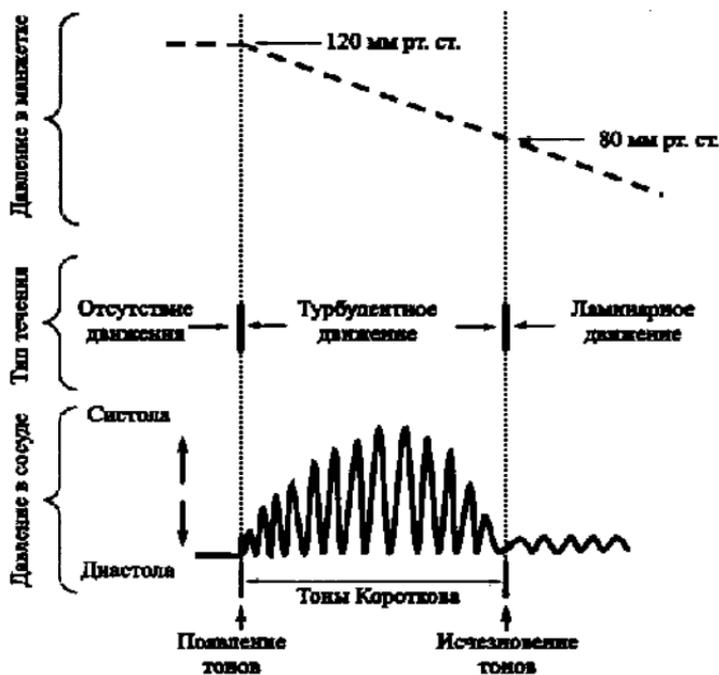
Влияние гидростатического давления на венозное и артериальное давление спокойно стоящего человека

## МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ ДАВЛЕНИЯ

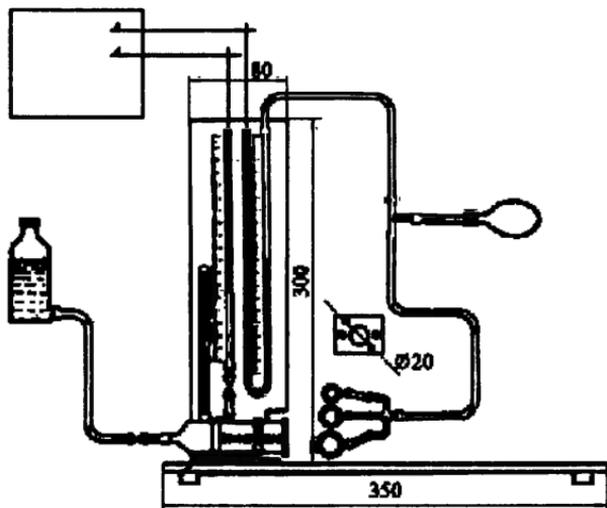
- ◆ Прямое инвазивное измерение давления
- ◆ Неинвазивные методы:
  - метод Рива – Роччи;
  - аускультативный метод с регистрацией тонов Н.С. Короткова;
  - осциллография;
  - тахоосциллография;
  - ангиотензиотонография по Н.И. Аринчину;
  - электросфигмоманометрия;
  - суточное мониторирование артериального давления



Суточные колебания артериального давления



Механизм возникновения тонов Н.С. Короткова



Ангиотензиотонограф для пальцев руки, предложенный Н.И. Аринциным

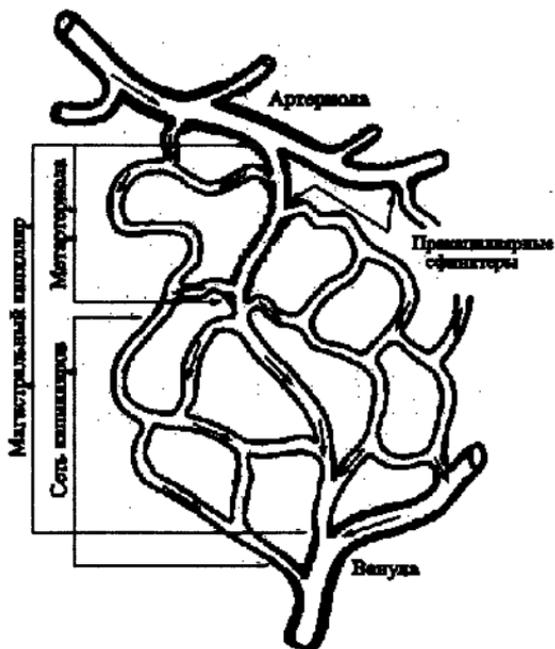
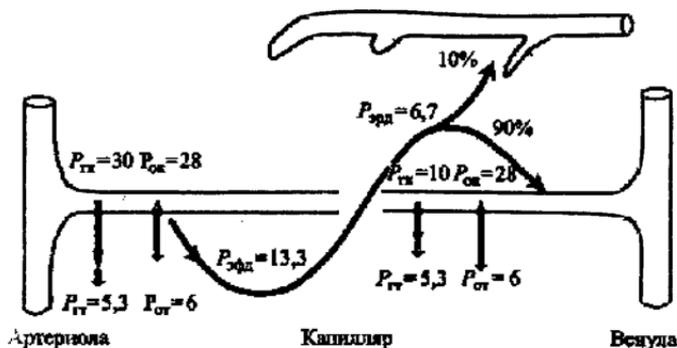


Схема микроциркуляторного русла



Схема функциональной системы, поддерживающей оптимальный уровень артериального давления:

ССЦ – сердечно-сосудистый центр; МОК – минутный объем кровообращения; ОПС – общее периферическое сопротивление; АД – артериальное давление



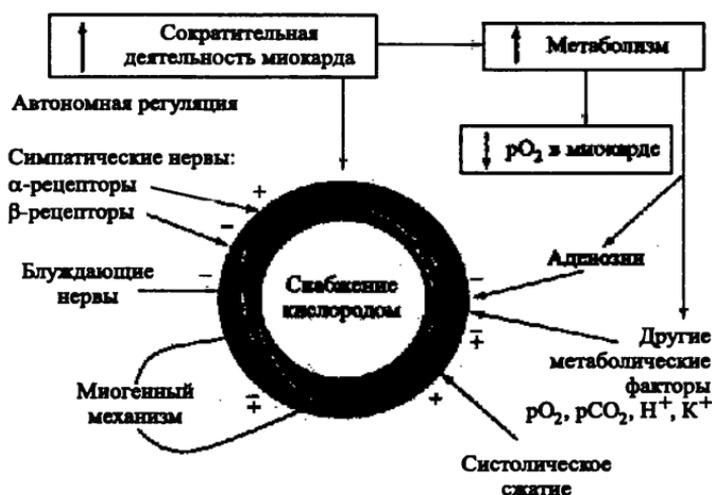
Теория Старлинга, объясняющая обмен жидкости на уровне капилляра и формирование лимфы:

$P_{гк}$  – гидродинамическое давление в капилляре;  $P_{гт}$  – гидродинамическое давление тканевой жидкости;  $P_{ок}$  – онкотическое давление плазмы в капилляре;  $P_{от}$  – онкотическое давление тканевой жидкости;  $P_{эфд}$  – эффективное фильтрационное давление;  $P_{эрд}$  – эффективное реабсорбционное давление. Все значения указаны в мм рт. ст. В артериальном конце капилляра:  $P_{эфд} = P_{гк} + P_{от} + P_{гт} - P_{ок} = 30 + 5,3 + 6 - 28 = 13,3$ . В венозном конце капилляра:  $P_{эрд} = P_{ок} - P_{гт} - P_{гк} - P_{от} = 28 - 5,3 - 10 - 6 = 6,7$

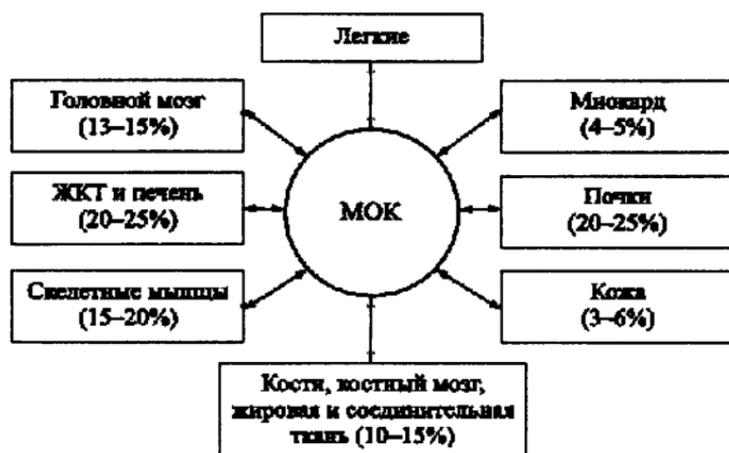
## 5.20. Характеристика микроциркуляции

- ◆ Общее число капилляров в организме человека – около 40 млрд
- ◆ Общая эффективная обменная поверхность капилляров – около  $1000 \text{ м}^2$
- ◆ Плотность капилляров в различных органах варьирует на  $1 \text{ мм}^3$  ткани от 2500–3000 (миокард, головной мозг, печень, почки) до 300–400/мм<sup>3</sup> в фазных единицах скелетных мышц, до 100/мм<sup>3</sup> в тонических единицах и менее в костной, жировой и соединительной тканях
- ◆ Обменный процесс в капиллярах главным образом происходит путем двухсторонней диффузии и фильтрации/реабсорбции

## 5.21. Кровообращение в отдельных органах



Факторы, которые увеличивают (+) или уменьшают (-) коронарное сосудистое сопротивление



Распределение минутного объема кровообращения (МОК) в различных органах в покое

### Распределение минутного объема кровообращения (МОК) при физической нагрузке

Орган	Покой, мл/мин	Легкая физическая нагрузка, мл/мин	Тяжелая физическая нагрузка, мл/мин
Скелетные мышцы	1200	4500	12 500
Сердце	250	350	750
Головной мозг	750	750	750
Кожа	500	1500	1 900
Почки	1100	900	600
ЖКТ и печень	1400	1100	600
Прочие органы	600	400	400
ИТОГО	5800	9500	17 500

### ОСОБЕННОСТИ КОРОНАРНОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ

♦ В покое для сердца массой 300 г коронарный кровоток составляет 250 мл/мин или около 5 % минутного объема кровообращения

♦ В покое потребление кислорода миокардом составляет 8–10 мл/мин/100 г сердца

♦ Коронарный кровоток возрастает пропорционально нагрузке

♦ Хорошо выражены механизмы ауторегуляции кровотока

♦ Коронарный кровоток зависит от фазы сердечного цикла: уменьшается в систолу и увеличивается в диастолу. При сильных сокращениях миокарда и тахикардии (эмоциональный стресс, тяжелая физическая нагрузка) увеличивается доля систолы и условия коронарного кровотока ухудшаются

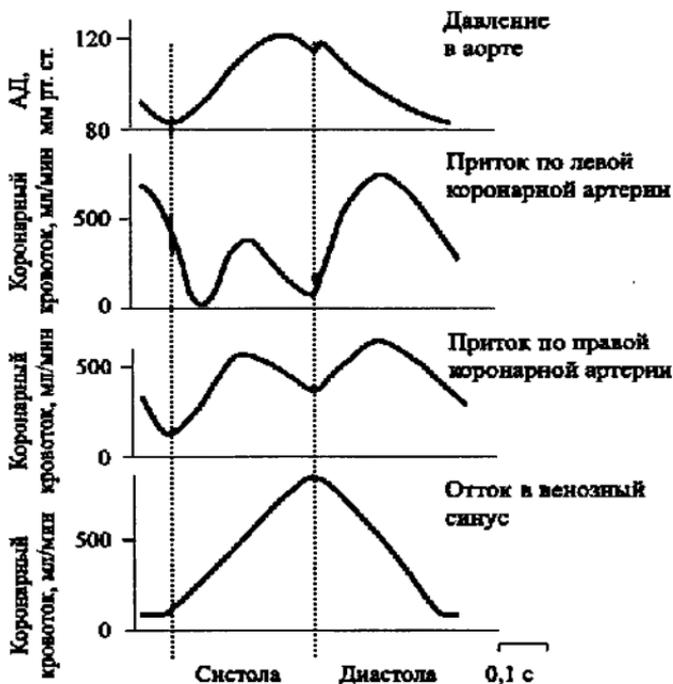
♦ Даже в состоянии покоя в сердце наблюдается высокая экстракция  $O_2$  (около 70 %), в результате повышенная потребность в нем удовлетворяется главным образом за счет увеличения объема коронарного кровотока, так как резерв повышения экстракции невелик

♦ Отмечается тесная связь между метаболической активностью миокарда и величиной коронарного кровотока, которая сохраняется даже в полностью изолированном сердце

♦ Наиболее мощным стимулятором для расширения коронарных сосудов служит недостаток  $O_2$  и последующее образование сосудорасширяющих метаболитов (преимущественно – аденозина)

- ♦ Симпатическая стимуляция увеличивает коронарный кровоток опосредованно путем увеличения ЧСС, систолического выброса, активации метаболизма миокарда и накопления продуктов метаболизма с вазодилаторным эффектом ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}^+$ ,  $\text{K}^+$ , аденозин). Прямой эффект симпатической стимуляции может быть как вазоконстрикторным ( $\alpha_2$ -адренорецепторы), так и вазодилаторным ( $\beta_1$ -адренорецепторы)

- ♦ Парасимпатическая стимуляция вызывает умеренное расширение коронарных сосудов



Изменение коронарного кровотока в систолу и диастолу

## ОСОБЕННОСТИ ЛЕГОЧНОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ

- ♦ Площадь поверхности капилляров составляет около  $60 \text{ м}^2$ , а при интенсивной работе в связи с открытием нефункционирующих капилляров может вырастать до  $90 \text{ м}^2$

- ♦ Сосудистое сопротивление примерно в 10 раз меньше общего периферического сопротивления

♦ Градиент давления между артериями и капиллярами (6 мм рт. ст.) и между капиллярами и левым предсердием (1 мм рт. ст.) значительно ниже, чем в большом круге кровообращения

♦ На давление в легочных сосудах влияет давление в плевральной полости (интраплевральное) и в альвеолах (интраальвеолярное)

♦ Пульсирующий характер кровотока имеется даже в капиллярах и венах вплоть до левого предсердия

♦ Кровоток в различных отделах легких неравномерен и сильно зависит от положения тела и фазы дыхательного цикла

♦ В связи с большой растяжимостью сосуды легких выполняют функцию быстромобилизуемого депо

♦ При снижении  $pO_2$  или  $pCO_2$  возникает локальное сужение сосудов легких: гипоксическая легочная вазоконстрикция (рефлекс Эйлера – Лилиестранда)

♦ Сосуды легких реагируют на стимуляцию симпатической ВНС подобно системным сосудам

## ОСОБЕННОСТИ КОЖНОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ

♦ Близкое расположение большинства артерий и вен способствует возникновению значительного теплообмена путем противотока

♦ Относительно низкая потребность кожи в  $O_2$  и питательных веществах

♦ Вазоконстрикция при симпатической стимуляции

♦ Отсутствие парасимпатической иннервации

♦ Участие в поддержании постоянной температуры

## ОСОБЕННОСТИ МОЗГОВОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ

♦ В покое для мозга массой 1500 г мозговой кровоток составляет 750 мл/мин или около 15 % от минутного объема кровообращения

♦ Интенсивность кровотока в сером веществе, богатом нейронами, в 4 раза и более выше, чем в белом

♦ Общий мозговой кровоток остается относительно постоянным при различных функциональных состояниях (сон, покой, возбуждение и т.д.), так как происходит в замкнутой полости, ограниченной костями черепа

♦ При усилении активности отдельных областей головного мозга происходит увеличение их локального кровотока за счет хорошо развитых перераспределительных механизмов

◆ Кровоток регулируется преимущественно местными миогенными и метаболическими механизмами, плотность иннервации сосудов мозга невелика и вегетативная регуляция сосудистого тонуса имеет второстепенное значение

◆ Метаболические факторы, в частности повышение  $p\text{CO}_2$ , концентрации  $\text{H}^+$ , молочной кислоты, снижение  $p\text{O}_2$  в капиллярах и околососудистом пространстве вызывают вазодилатацию

◆ В сосудах мозга хорошо выражена миогенная ауторегуляция, поэтому при изменениях гидростатического давления в связи с переменной положения тела величина его кровотока остается постоянной

◆ Под влиянием норадреналина отмечается вазодилатация сосудов в связи с преобладанием  $\beta$ -адренорецепторов

## ■ | ГЛАВА 6

# ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

## 6.1. Глоссарий

Физиология центральной нервной системы (ЦНС) изучает общие принципы структурно-функциональной организации спинного и головного мозга. Функции ЦНС: восприятие афферентных импульсов, поступающих от различных рецепторов, проведение их к нервным центрам, анализ и синтез этих сигналов и формирование эфферентных ответов на раздражитель в виде рефлекторных реакций.

**Нервный центр** – совокупность структур ЦНС, координирующая деятельность которых обеспечивает регуляцию определенной функции организма.

**Доминанта** – стойкий главенствующий очаг возбуждения в ЦНС, подчиняющий себе функции других нервных центров.

**Торможение в ЦНС** – активный нервный процесс, проявляющийся в подавлении или ослаблении процесса возбуждения.

**Центральное торможение (опыт И.М. Сеченова)** – процесс, характеризующийся увеличением времени рефлекса или его полным отсутствием, возникающий при раздражении кристалликом поваренной соли поперечного разреза ствола мозга в области зрительных чертогов.

**Первичное торможение** – процесс активации тормозных нейронов, образующих синаптические связи с клеткой, на ко-

торию направлено торможение, при этом данный процесс для клетки является первичным, не связанным с ее предварительным возбуждением.

**Вторичное торможение** – процесс, который развивается в клетке без участия специфических тормозных структур и является следствием ее собственного возбуждения.

**Запредельное торможение** – истощение нервных клеток при действии раздражителей высокой интенсивности.

**Пессимальное торможение** – блокирование высокочастотных импульсов в немиелинизированных нервных терминалях вследствие их более низкой лабильности.

**Пресинаптическое торможение** – процесс, реализующийся при активации аксо-аксонального тормозного синапса и блокирующий возбуждающие импульсы, направленные на данную клетку.

**Постсинаптическое торможение** – процесс, развивающийся при активации аксо-соматических и аксо-дендритических тормозных синапсов и локализующийся на собственной мембране клетки, на которую направлено торможение.

**Реципрокное торможение** – взаимное подавление активности антагонистических нервных структур.

**Афферентное коллатеральное торможение** – частный случай реципрокного торможения, локализуемый в афферентной части рефлекторной дуги.

**Эфферентное коллатеральное (возвратное) торможение** – процесс, при котором тормозные вставочные нейроны действуют на те же нервные клетки, которые их активировали, при этом торможение тем сильнее, чем интенсивнее предшествующее возбуждение.

**Латеральное торможение** – процесс, при котором вставочные тормозные нейроны подавляют активность не только клетки, которая их инициировала, но и других, рядом расположенных.

**Собственные (сегментарные) рефлексы** – реакции, у которых соответствующая дуга замыкается на уровне одного сегмента спинного мозга (чаще всего это моносинаптические рефлекторные дуги, имеющие один синапс между афферентным нейроном спинального ганглия и мотонейроном переднего рога).

**Межсегментарные рефлексы** – реакции, имеющие соответствующие полисинаптические дуги, ассоциативные нейроны которых расположены на разных уровнях ЦНС.

**Вегетативные рефлексы** – реакции, возникающие при раздражении интерорецепторов и регулирующие деятельность того или иного внутреннего органа.

**Кожно-мышечные рефлексы** – реакции, возникающие с рецепторов кожи и проявляющиеся чаще всего в виде усиления сокращения соответствующих мышц.

**Висцеромоторные рефлексы** – реакции, возникающие при раздражении интерорецепторов; в ответ на это раздражение происходит сокращение тех или иных групп поперечно-полосатых мышц.

**Фазические рефлексы** – реакции, возникающие при кратковременном механическом раздражении сухожилия мышц; в ответ на это раздражение происходит быстрый фазический сухожильный рефлекс.

**Тонические рефлексы** – реакции, возникающие в ответ на длительное растяжение мышцы и характеризующиеся очень сильным и продолжительным сокращением данной мышцы.

**Проводниковая функция спинного мозга** – передача информации по восходящим и нисходящим трактам, которые транзитом проходят через данную структуру ЦНС.

**Закон Белла – Мажанди** – закономерность, согласно которой афферентные волокна входят в спинной мозг через задние корешки, а эфферентные волокна выходят из спинного мозга через передние.

**Спинальный шок** – состояние, возникающее при повреждении спинного мозга и характеризующееся исчезновением большинства видов двигательной рефлекторной активности в связи с тем, что все центры ниже места повреждения прекращают организовывать присущие им рефлексы.

**Мышечный тонус** – определенная степень напряжения мышц, которая осуществляется рефлекторно за счет раздражения проприорецепторов и последующей импульсации от них к  $\alpha$ -мотонейронам спинного мозга; в результате происходит сокращение иннервируемых ими элементов.

**Децеребрационная ригидность** – особое функциональное состояние, возникающее при перерезке ствола мозга ниже расположения красных ядер и проявляющееся резким повышением тонуса мышц-разгибателей при одновременном снижении тонуса мышц-сгибателей вследствие прекращения поступления импульсации в спинной мозг по кортикоспинальным и руброспинальным путям.

**Ретикулярная формация** – совокупность различных нейронов, расположенных на протяжении ствола мозга, оказывающих активирующее или тормозящее влияние на различные структуры ЦНС, тем самым контролируя их рефлекторную деятельность.

**Рефлекс позы** – совокупность рефлекторных актов, возникающих при раздражении рецепторов преддверия перепончатого лабиринта и обеспечивающих изменение тонуса мышц при перемене положения тела в пространстве.

**Выпрямительный рефлекс** – сложный рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов преддверия перепончатого лабиринта и обеспечивающий рефлекторное перераспределение тонуса мышц, приводящее к восстановлению естественной позы для данного вида животного в случае предвратительного ее изменения.

**Рефлекс лифта** – сложный рефлекторный процесс, возникающий при раздражении рецепторов ампул полукружных каналов и обеспечивающий сохранение равновесия и ориентацию в пространстве при быстром спуске либо подъеме животного.

**Рефлекс наклона** – сложный рефлекторный процесс, возникающий при раздражении рецепторов ампул полукружных каналов и обеспечивающий сохранение равновесия в пространстве при наклонах основания, на котором находится животное.

**Мозжечок** – отдел головного мозга, относящийся к собственно заднему мозгу, участвующий в регуляции тонуса мышц, координации движений, сохранение позы, равновесия тела в пространстве, а также выполняющий адаптационно-трофическую функцию.

**Атаксия** – нарушение координации движений.

**Дисметрия** – расстройство равномерности движения, выражающееся в излишнем либо недостаточном движении.

**Дизартрия** – расстройство организации речевой моторики.

**Адиадохокинез** – замедление реакций при смене одного типа движений на прямо противоположные.

**Дистония** – произвольное повышение или понижение мышечного тонуса.

**Таламус** – основной отдел промежуточного мозга (имеет около 120 различных ядер), получающий импульсы всех видов чувствительности, кроме обонятельных, и передающий их в кору больших полушарий и другие образования ЦНС.

**Гипоталамус** – вентральная часть промежуточного мозга (имеет около 50 пар ядер), получающая импульсы практически от всех внутренних органов и регулирующая деятельность этих органов посредством нервных и гуморальных влияний, в связи с чем его рассматривают как высший вегетативный центр или «мозг вегетативной жизни».

**Стриопаллидарная система** – совокупность подкорковых образований, расположенных в белом веществе полушарий большого мозга; входит в состав экстрапирамидной системы и участвует в организации и построении движений, формировании эмоций, памяти и интегративных процессов высшей нервной деятельности.

**Лимбическая система** – совокупность нервных структур и их связей, расположенных в медиобазальной части больших полушарий, участвующих в управлении вегетативными функциями и эмоциональным, инстинктивным поведением, а также оказывающих влияние на смену фаз сна и бодрствования.

**Кора головного мозга** – высший отдел ЦНС, обеспечивающий функционирование организма как единого целого при его взаимодействии с окружающей средой.

**Вегетативная (автономная) нервная система** – часть нервной системы, которая управляет деятельностью внутренних органов и сосудов путем иннервации гладкой мускулатуры и железистой ткани.

**Метасимпатическая нервная система** – часть вегетативной нервной системы, состоящая из микроангионарных образований, расположенных в стенке внутренних органов, которые регулируют деятельность данного органа путем замыкания на них периферических рефлекторных дуг, без участия в них сегментарных и надсегментарных центров.

## 6.2. Методы исследования

### КЛАССИФИКАЦИЯ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ ФУНКЦИЙ ЦНС

#### ПО ХАРАКТЕРУ ОБЪЕКТА:

- экспериментальные;
- клинические;
- моделирование

#### ПО ХАРАКТЕРУ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ МЕТОДИК:

- физические;
- биохимические;
- фармакологические;
- морфологические;
- оперативные;
- психометрические;
- безусловных и условных рефлексов

## СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

♦ Электроэнцефалография (ЭЭГ) – регистрация электромагнитных волн, возникающих в коре головного мозга при быстром изменении потенциалов корковых полей

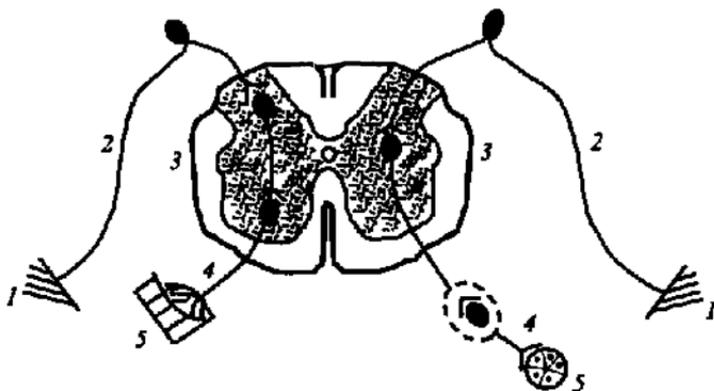
♦ Магнитоэнцефалография (МЭГ) – регистрация магнитных полей в коре головного мозга; преимущество МЭГ над ЭЭГ связано с тем, что МЭГ не испытывает искажений от тканей, покрывающих мозг, не требует индифферентного электрода и отражает только источники активности, параллельные черепу

♦ Позитивно-эмиссионная томография (ПЭТ) – метод, позволяющий с помощью соответствующих изотопов, введенных в кровь, оценить структуры мозга, а по скорости их перемещения – функциональную активность нервной ткани

♦ Магнитно-резонансная томография (МРТ) – основана на том, что различные вещества, обладающие парамагнитными свойствами, способны в магнитном поле поляризоваться и резонировать с ним

♦ Термоэнцефалоскопия – измеряет локальный метаболизм и кровотоков мозга по его теплопродукции (недостатком его является то, что он требует открытой поверхности мозга, применяется в нейрохирургии)

### 6.3. Рефлекторная дуга



Рефлекторная дуга вегетативного (справа) и соматического (слева) рефлексов:  
1 – рецепторы; 2 – афферентный нейрон; 3 – вставочный нейрон; 4 – эфферентный нейрон; 5 – рабочий орган

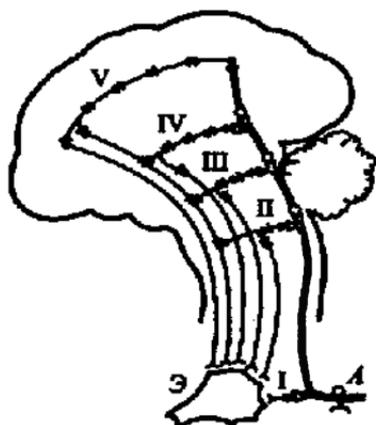
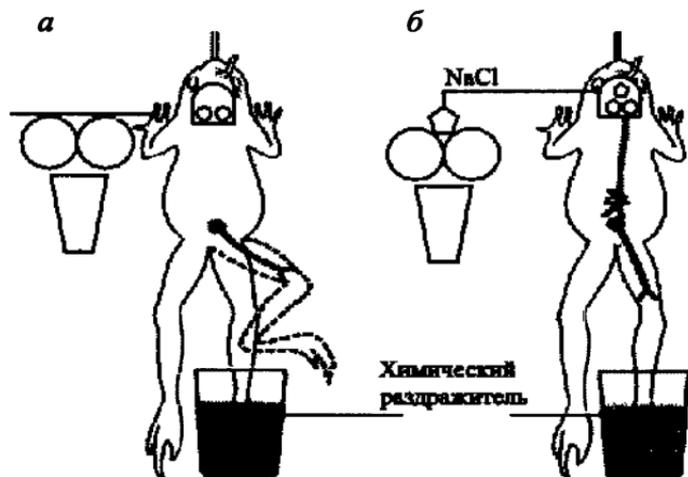


Схема многоуровневой (многоэтажной) рефлекторной дуги по Э.А. Асратяну:  
 А – афферентный сигнал; Э – эфферентный ответ; I – спинальный; II – бульбарный;  
 III – мезэнцефалический; IV – диэнцефалический; V – корковый

## 6.4. Торможение ЦНС



Центральное торможение (опыт И.М. Сеченова):

*а* – двигательный рефлекс на болевой раздражитель; *б* – распространение нервных импульсов от тормозных нейронов ствола мозга к спинному мозгу при наложении кристалла NaCl на область зрительных чертгов и отсутствие двигательного рефлекса на болевой раздражитель

## КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ ТОРМОЖЕНИЯ ЦНС

ПО ХАРАКТЕРУ ПРОЦЕССА, ВОЗНИКАЮЩЕГО НА ПОСТ-СИНАПТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЕ:

- первичное (гиперполяризационное);
- вторичное (деполяризационное)

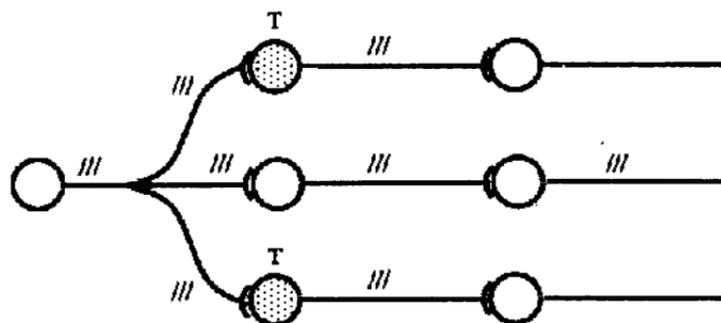
ПО ЛОКАЛИЗАЦИИ АКТИВНОГО ТОРМОЗНОГО ПРОЦЕССА НА КЛЕТКЕ:

- пресинаптическое;
- постсинаптическое

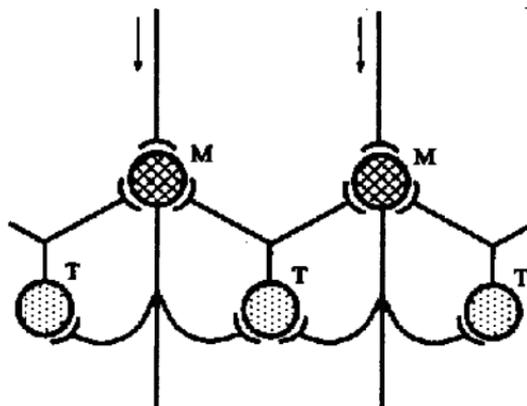
ПО СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НЕЙРОНОВ:

- реципрокное;
- афферентное коллатеральное;
- эфферентное (возвратное);
- латеральное;
- последовательное;
- опережающее

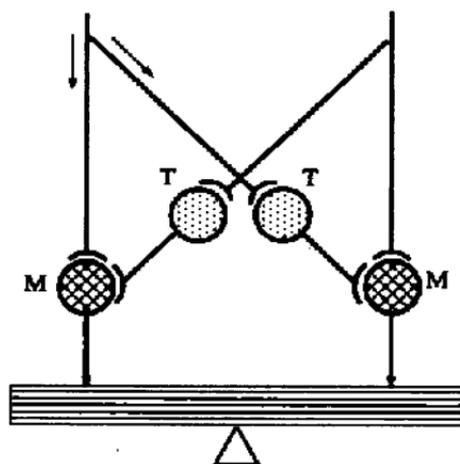
Классификация видов торможения ЦНС



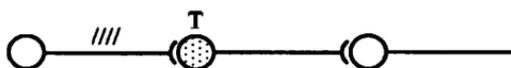
Латеральное торможение (Т – тормозной нейрон)



Возвратное торможение (Т – тормозной вставочный нейрон (клетка Реншоу); М – мотонейрон)



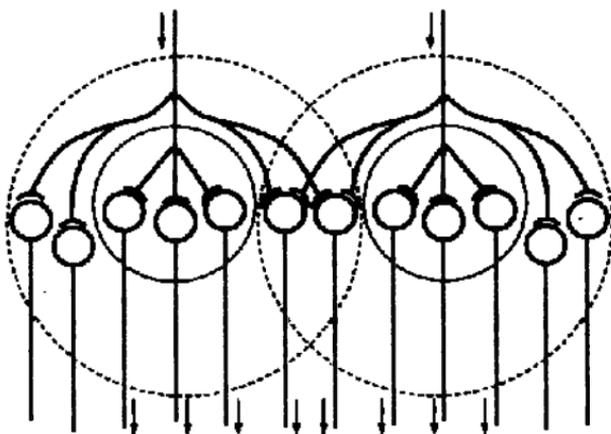
Реципрокное торможение (Т – тормозной вставочный нейрон (клетка Реншоу); М – мотонейрон)



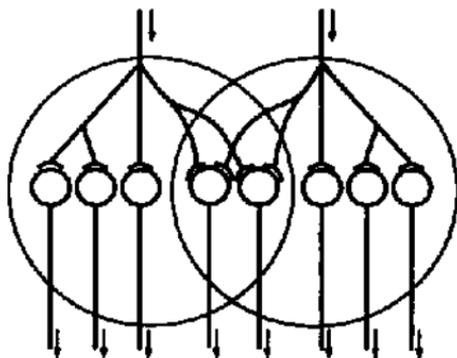
Поступательное торможение (Т – тормозной нейрон)

## 6.5. Свойства нервных центров

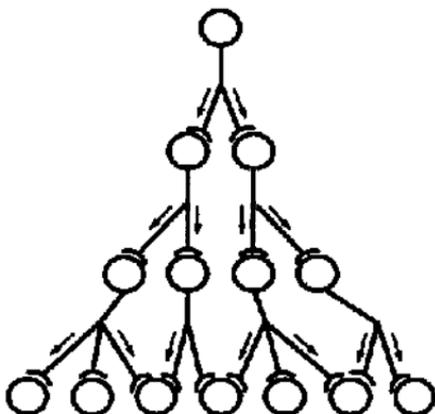
- ◆ Суммация возбуждения
- ◆ Трансформация ритма
- ◆ Утомляемость
- ◆ Конвергенция
- ◆ Дивергенция
- ◆ Односторонность проведения возбуждения
- ◆ Иррадиация возбуждения
- ◆ Концентрация возбуждения
- ◆ Синаптическая задержка
- ◆ Тонус
- ◆ Пластичность
- ◆ Облегчение
- ◆ Окклюзия
- ◆ Реверберация
- ◆ Пролонгирование



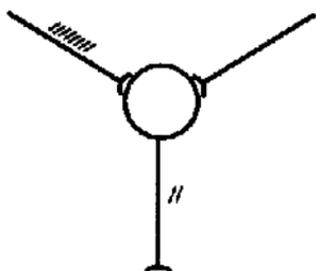
Облегчение (кругами обозначены центральные зоны (сплошная линия) и подпороговая «кайма» (пунктирная линия) популяции)



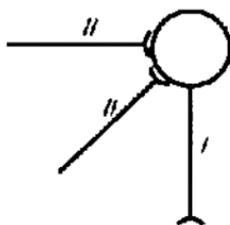
Окклюзия (кружками обозначены центральные зоны)



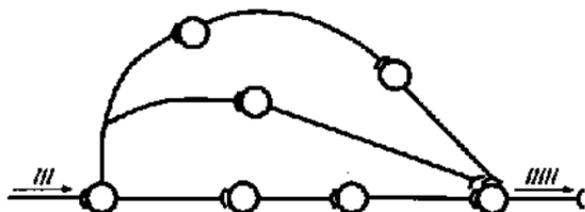
Дивергенция (иррадиация) возбуждения



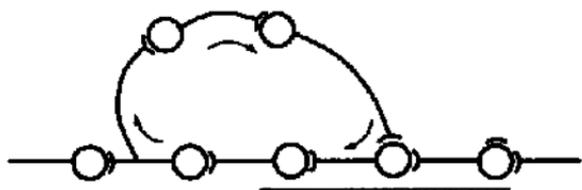
Временная суммация возбуждений



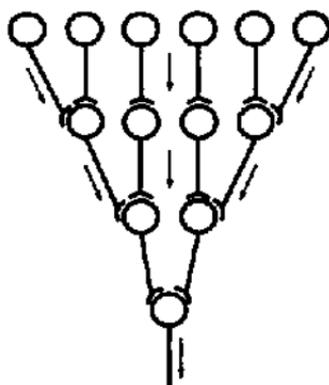
Пространственная суммация возбуждений



Умножение (мультипликация) возбуждения



Пролонгирование возбуждения (нейронная ловушка)



Конвергенция возбуждения

## 6.6. Принципы координационной деятельности

♦ Реципрокность – взаимное торможение антагонистических групп нейронов (мотонейроны сгибателей и разгибателей)

♦ Конечный нейрон – активация эфферентного нейрона с различных рецептивных полей и конкурентная борьба между различными афферентными импульсациями за данный мотонейрон

- ◆ Переключения – процесс перехода активности с одного нервного центра на нервный центр антагонист
- ◆ Индукция – смена возбуждения торможением или наоборот
- ◆ Обратная связь – механизм, обеспечивающий необходимость сигнализации от рецепторов исполнительных органов для успешной реализации функции
- ◆ Доминанта – возникновение основного устойчивого очага возбуждения в соответствующих нервных образованиях

## 6.7. Свойства доминанты

- ◆ Повышенная возбудимость
- ◆ Стойкость возбуждения
- ◆ Инертность возбуждения
- ◆ Способность к подавлению субдоминантных очагов
- ◆ Способность к суммированию возбуждений

## 6.8. Спинномозговая жидкость

Характеристика спинномозговой жидкости

Параметр	Значение
Общий объем	125–150 мл
Оборот всего объема	3–4 раза в день
Темпы производства	0,35 мл/мин
pH	7,33
Удельная плотность	1,007 г/мл
Цвет	бесцветная
Внутричерепное давление	150–180 мм вод. ст.

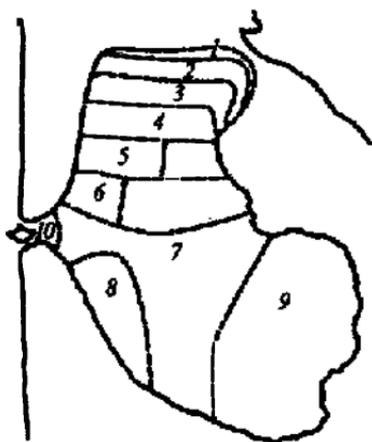
Состав спинномозговой жидкости

Показатель	Значение
1	2
Вода	99 %
Белок	0,15–0,4 г/л
Остаточный азот	8,57–14,28 (ммоль/л)
аминокислот	1,14–1,93 (ммоль/л)
мочевины	2,86–7,14 (ммоль/л)

1	2
Глюкоза	2,15–4,16 (ммоль/л)
Холестерол	2,62–5,2 (ммоль/л)
Натрий	138–146 (ммоль/л)
Калий	3,5–4,0 (ммоль/л)
Кальций	1,5–2,1 (ммоль/л)
Хлор	119–125 (ммоль/л)

## 6.9. Классификация нейронов спинного мозга

- ◆ Двигательные, или мотонейроны (3 %):
  - $\alpha$ -мотонейроны:
    - фазические (быстрые);
    - тонические (медленные);
  - $\gamma$ -мотонейроны
- ◆ Вставочные, или интернейроны (97 %):
  - собственные спинальные;
  - проекционные



Структурно-функциональная организация серого вещества согласно принципу Рекседа:

1 – первая пластина; 2 – вторая пластина; 3 – третья пластина; 4 – четвертая пластина;  
 5 – пятая пластина; 6 – шестая пластина; 7 – седьмая пластина; 8 – восьмая пластина;  
 9 – девятая пластина; 10 – десятая пластина

## 6.10. Характеристика серого вещества по принципу Рекседа

Название пластин	Характеристика
I–IV пластины («головка заднего рога» или первичная сенсорная зона)	Локализуются различные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка тактильной, проприоцептивной и интрацептивной чувствительности. В этой зоне сосредоточены желатинозная субстанция, собственные ядра, которые дают начало соответственно переднему и боковому спиноталамическим трактам
V–VI пластины («шейка заднего рога»)	Сконцентрированы многочисленные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка проприоцептивной чувствительности и нисходящих путей, таких как переднего и бокового кортикоспинальных и руброспинального трактов. В области этих пластин происходит интеграция рефлексов для точной регуляции движений
VII пластина	Находятся многочисленные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка проприоцептивной и интроцептивной чувствительности, а часть VII пластины является тормозной, где преобладают клетки Реншоу. Локализуются такие ядра, как грудное, медиальное промежуточное, дающие начало соответственно таким трактам, как задний и передний спинно-мозжечковые
VIII пластина	Многочисленные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка проприоцептивной чувствительности и волокна вестибулоспинального и ретикулоспинального трактов. Нейроны характеризуются множеством контрлатеральных и комиссуральных проприоспинальных связей, могут модулировать моторную активность других ядер
IX пластина (первичная моторная зона)	Расположены $\alpha$ - и $\gamma$ -мотонейроны, объединенные в различные функциональные группы. Это общий конечный путь рефлексов спинного мозга, где оканчиваются первичные афферентные волокна от мышечных веретен, волокна возбуждающих и тормозных вставочных нейронов, волокна нисходящих трактов
X пластина	Серое вещество этой пластины окружает центральный канал и содержит наряду с нейронами значительное количество глиальных клеток и комиссуральных волокон

## 6.11. Классификация рефлексов

По принципу, положенному в основу классификации	Название рефлексов
По механизму возникновения	Безусловные Условные
По рецептивному полю	Экстероцептивные Интероцептивные Проприоцептивные
По эфферентному звену	Соматические Вегетативные
По физиологическому значению	Питьевой Пищевой Половой Оборонительный Регуляции сна и бодрствования и т.д.
По структурно-функциональной организации	Спинномозговые Бульбарные Мезенцефальные Дизэнцефальные Кортикальные
По уровню интеграции деятельности организма	Элементарные безусловные Координационные безусловные Интегративные безусловные Сложнейшие безусловные Элементарные условные Сложные формы высшей нервной деятельности

## 6.12. Классификация восходящих и нисходящих путей спинного мозга

### Классификация восходящих путей спинного мозга

Название	Характеристика
Тонкий пучок Голя	Проприоцепторы сухожилий и мышц, часть тактильных рецепторов кожи, от нижней части тела
Клиновидный пучок Бурдаха	Проприоцепторы сухожилий и мышц, часть тактильных рецепторов кожи от верхней части тела
Латеральный спиноталамический тракт	Болевая и температурная чувствительность
Вентральный спиноталамический тракт	Тактильная чувствительность
Дорсальный спинномозжечковый тракт Флексига	Не перекрещенный – проприоцепция
Вентральный спинномозжечковый тракт Говерса	Дважды перекрещенный – проприоцепция

## 6.10. Характеристика серого вещества по принципу Рекседа

Название пластин	Характеристика
I–IV пластины («головка заднего рога» или первичная сенсорная зона)	Локализуются различные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка тактильной, проприоцептивной и интрацептивной чувствительности. В этой зоне сосредоточены желатинозная субстанция, собственные ядра, которые дают начало соответственно переднему и боковому спиноталамическим трактам
V–VI пластины («шейка заднего рога»)	Сконцентрированы многочисленные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка проприоцептивной чувствительности и нисходящих путей, таких как переднего и бокового кортикоспинальных и руброспинального трактов. В области этих пластин происходит интеграция рефлексов для точной регуляции движений
VII пластина	Находятся многочисленные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка проприоцептивной и интроцептивной чувствительности, а часть VII пластины является тормозной, где преобладают клетки Реншоу. Локализуются такие ядра, как грудное, медиальное промежуточное, дающие начало соответственно таким трактам, как задний и передний спинно-мозжечковые
VIII пластина	Многочисленные типы вставочных нейронов, на которые переключаются волокна заднего корешка проприоцептивной чувствительности и волокна вестибулоспинального и ретикулоспинального трактов. Нейроны характеризуются множеством контрлатеральных и комиссуральных проприоспинальных связей, могут модулировать моторную активность других ядер
IX пластина (первичная моторная зона)	Расположены $\alpha$ - и $\gamma$ -мотонейроны, объединенные в различные функциональные группы. Это общий конечный путь рефлексов спинного мозга, где оканчиваются первичные афферентные волокна от мышечных веретен, волокна возбуждающих и тормозных вставочных нейронов, волокна нисходящих трактов
X пластина	Серое вещество этой пластины окружает центральный канал и содержит наряду с нейронами значительное количество глиальных клеток и комиссуральных волокон

## 6.11. Классификация рефлексов

По принципу, положенному в основу классификации	Название рефлексов
По механизму возникновения	Безусловные Условные
По рецептивному полю	Экстероцептивные Интероцептивные Проприоцептивные
По эфферентному звену	Соматические Вегетативные
По физиологическому значению	Питьевой Пищевой Половой Оборонительный Регуляции сна и бодрствования и т.д.
По структурно-функциональной организации	Спинномозговые Бульбарные Мезенцефальные Дизэнцефальные Кортикальные
По уровню интеграции деятельности организма	Элементарные безусловные Координационные безусловные Интегративные безусловные Сложнейшие безусловные Элементарные условные Сложные формы высшей нервной деятельности

## 6.12. Классификация восходящих и нисходящих путей спинного мозга

### Классификация восходящих путей спинного мозга

Название	Характеристика
Тонкий пучок Голля	Проприоцепторы сухожилий и мышц, часть тактильных рецепторов кожи, от нижней части тела
Клиновидный пучок Бурдаха	Проприоцепторы сухожилий и мышц, часть тактильных рецепторов кожи от верхней части тела
Латеральный спиноталамический тракт	Болевая и температурная чувствительность
Вентральный спиноталамический тракт	Тактильная чувствительность
Дорсальный спинномозжечковый тракт Флексига	Не перекрещенный – проприоцепция
Вентральный спинномозжечковый тракт Говерса	Дважды перекрещенный – проприоцепция

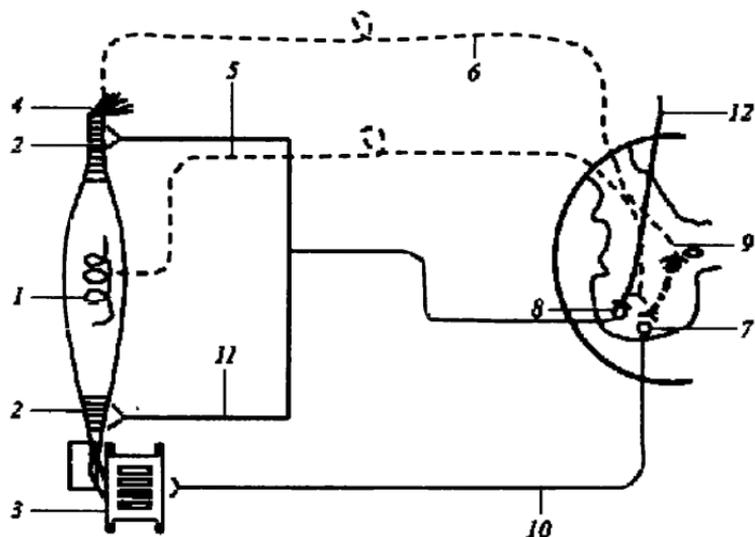
### Классификация нисходящих путей спинного мозга

Название	Характеристика
Латеральный кортико-спинальный пирамидный	Двигательные зоны коры Перекрест в продолговатом мозге Мотонейроны передних рогов спинного мозга Произвольные двигательные команды
Прямой передний кортико-спинальный пирамидный	Перекрест на уровне сегментов спинного мозга Команды те же, что и у латерального тракта
Руброспинальный (Монакова)	Красные ядра Перекрест Интернейроны спинного мозга Тонус мышц-сгибателей
Вестибулоспинальный	Вестибулярные ядра Дейтерса Перекрест Мотонейроны спинного мозга Тонус мышц-разгибателей
Ретикулоспинальный	Ядра ретикулярной формации Интернейроны спинного мозга Регуляция тонуса мышц
Тектоспинальный	Ядра покрышки среднего мозга Интернейроны спинного мозга Регуляция тонуса мышц

### 6.13. Классификация основных рефлексов спинного мозга

Название группы рефлексов	Виды рефлексов
Вегетативные	Мочиспускательный Дефекационный Потоотделительный Сосудистые рефлексы и т.д.
Двигательные	Кожно-мышечные: анальный; кремаштерный; подошвенный; брюшные рефлексы  Проприоцептивные: сухожильные (Ахиллов, коленный и др.); миостатические; тонические  Висцеромоторные

## 6.14. Регуляция мышечного тонуса на спинальном уровне



Регуляция мышечного тонуса на спинальном уровне:

1 – ядерная сумка интрафузального волокна с рецепторными окончаниями; 2 – периферические участки интрафузального волокна; 3 – экстрафузальное мышечное волокно; 4 – сухожильный рецептор Гольджи; 5 – афферентные волокна от рецепторных окончаний интрафузального волокна; 6 – афферентные волокна от сухожильного рецептора Гольджи; 7 –  $\alpha$ -мотонейрон спинного мозга; 8 –  $\gamma$ -мотонейрон спинного мозга; 9 – промежуточный (тормозной) нейрон спинного мозга; 10 – эфферентный путь от  $\alpha$ -мотонейрона к экстрафузальному мышечному волокну; 11 – эфферентный путь от  $\gamma$ -мотонейрона к периферическим участкам интрафузального волокна; 12 – возбуждение, приходящее из ЦНС к  $\gamma$ -мотонейронам

## 6.15. Основные ядра продолговатого мозга и моста

Название	Функции
1	2
Ядра V–XII пар черепно-мозговых нервов	Сенсорные, моторные и вегетативные функции заднего мозга
Ядра тонкого и клиновидного пучка	Являются ассоциативными ядрами тактильной и проприоцептивной чувствительности
Ядро оливы	Является промежуточным центром равновесия
Дорсальное ядро трапецевидного тела	Имеет отношение к слуховому анализатору

1	2
Ядра ретикулярной формации	Активирующие и тормозные влияния на ядра спинного мозга и различные зоны коры головного мозга, а также образуют различные вегетативные центры (слюноотделительный, дыхательный, сердечно-сосудистый)
Голубое пятно	Его аксоны способны выбрасывать норадреналин диффузно в межклеточное пространство, изменяя возбудимость нейронов в тех или иных отделах головного мозга

## 6.16. Классификация основных видов рефлексов продолговатого мозга и моста

Название группы рефлексов	Виды рефлексов
Пищевые двигательные рефлексы	Сосания Жевания Глотания; имеет 3 фазы: произвольную ротовую; быструю произвольную глоточную; медленную произвольную пищеводную
Защитные двигательные рефлексы	Кашлевой Чихания Мигательный Слезотделительный Рвотный
Вегетативные рефлексы	Слюноотделительный Рефлексы регуляции дыхания Рефлексы регуляции сердечно-сосудистой деятельности

## 6.17. Основные ядра среднего мозга

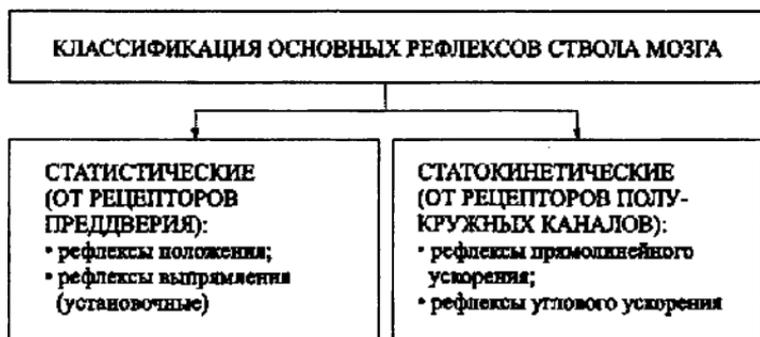
Название	Функции
1	2
Ядра крыши верхнего и нижнего бугорков четверохолмия	Подкорковые центры зрения и слуха, от которых берет начало тектоспинальный путь, посредством которого осуществляются ориентировочные слуховые и зрительные рефлексы
Ядро продольного медиального пучка	Участвует в обеспечении сочетанного поворота головы и глаз на действие неожиданных зрительных раздражителей, а также при раздражении вестибулярного аппарата

1	2
Ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов	Участвуют в сочетанном движении глаз за счет иннервации наружных мышц глаза, а волокна вегетативных ядер после переключения в цилиарном ганглии иннервируют мышцу, суживающую зрачок и мышцу ресничного тела
Красные ядра	Являются центральным звеном экстрапирамидной системы, поскольку на них заканчиваются пути от мозжечка ( <i>tr. cerebellotegmentalis</i> ) и базальных ядер ( <i>tr. pallidorubralis</i> ) и от этих ядер начинается рубро-спинальный путь
Черная субстанция	Имеет связь с полосатым телом и корой, участвует в сложной координации движений, регуляции тонуса мышц и позы, а также в согласовании актов жевания и глотания, входит в состав экстрапирамидной системы
Ядра ретикулярной формации	Активирующие и тормозные влияния на ядра спинного мозга и различные зоны коры головного мозга
Серое центральное околводопроводное вещество	Входит в состав антиноцицептивной системы

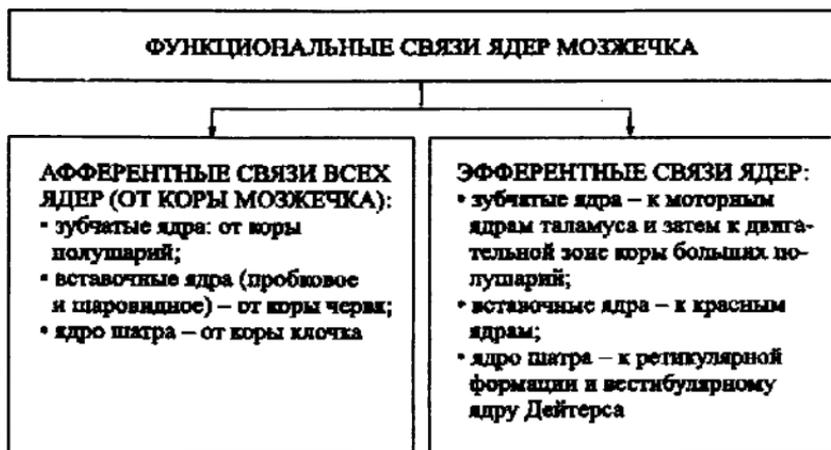
## 6.18. Виды рефлексов среднего мозга

- ◆ Ориентировочный зрительный
- ◆ Ориентировочный слуховой
- ◆ Зрачковый
- ◆ Аккомодации и конвергенции

## 6.19. Классификация рефлексов ствола мозга



## 6.20. Функциональные связи ядер мозжечка



## 6.21. Функции мозжечка

### ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ МОЗЖЕЧКА

- ◆ Регуляция позы и мышечного тонуса
- ◆ Коррекция медленных целенаправленных движений и их координация с рефлексами поддержания позы
- ◆ Правильное выполнение быстрых целенаправленных движений по командам коры больших полушарий в структуре общей программы движений
- ◆ Участие в регуляции вегетативных функций

### ХАРАКТЕРИСТИКА НАРУШЕНИЙ ФУНКЦИЙ МОЗЖЕЧКА

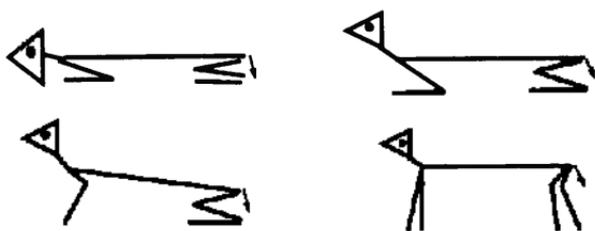
- |                                                                                                                  |                                                                                                                                        |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| ◆ Триада Лючиани: <ul style="list-style-type: none"><li>• атония;</li><li>• астения;</li><li>• астазия</li></ul> | ◆ Триада Шарко: <ul style="list-style-type: none"><li>• нистагм;</li><li>• инерционный тремор;</li><li>• скандированная речь</li></ul> |
| ◆ Дизартрия                                                                                                      | ◆ Атаксия                                                                                                                              |
| ◆ Адиадохокинез                                                                                                  | ◆ Дисметрия                                                                                                                            |
| ◆ Дистония                                                                                                       |                                                                                                                                        |



Децеребрационная ригидность



Рефлексы позы



Выпрямительный рефлекс



Рефлекс лифта



Рефлекс наклона

## Функциональные связи коры мозжечка

Название связи	Характеристика
Афферентные связи	<p>Лиановидные (лазающие) волокна: от вестибулярных ядер – вестибуломожжечковые тракты; спинного мозга – спинно-можжечковые тракты; ретикулярной формации – ретикуломожжечковые тракты; нижней оливы продолговатого мозга – оливоможжечковые тракты</p> <p>Мшистые (моховидные) волокна: от собственных ядер моста – мостоможжечковые тракты</p>
Эфферентные связи	К подкорковым ядрам мозжечка и латеральному вестибулярному ядру

## 6.22. Ретикулярная формация

### Классификация ретикулярной формации в зависимости от направления волокон

Отделы	Характеристика
Нисходящий отдел	<p>Вегетативные центры: дыхательный; сосудодвигательный; слухоотделительный и др.</p> <p>Двигательные центры: специфические центры, формирующие специфические ретикулоспинальные пути; неспецифические центры, формируют неспецифические ретикулоспинальные пути двух видов – активирующие, тормозные</p>
Восходящий отдел	<p>Ретикулоталамические Ретикулогипоталамические Ретикуломожжечковые Ретикулокортикальные: активирующие; гипногенные</p>

## ФУНКЦИИ РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ

♦ Соматодвигательный контроль (активация скелетной мускулатуры), может быть прямым через *tr. reticulospinalis* и непрямым через мозжечок, оливы, бугорки четверохолмия, красное ядро, черное вещество, полосатое тело, ядра таламуса и даже соматомоторные зоны коры

♦ Соматочувствительный контроль, т.е. снижение уровней соматосенсорной информации – «медленная боль», модификация восприятия различных видов сенсорной чувствительности (слуха, зрения, вестибуляции, обоняния)

♦ Висцеромоторный контроль состояния сердечно-сосудистой, дыхательной систем, активности гладкой мускулатуры различных внутренних органов

♦ Нейроэндокринная трансдукция через влияние на нейромедиаторы, центры гипоталамуса и далее гипофиз

♦ Биоритмы через связи с гипоталамусом и шишковидной железой

♦ Различные функциональные состояния организма (сон, пробуждение, состояние сознания, поведение) осуществляются посредством многочисленных связей ядер ретикулярной формации со всеми частями ЦНС

♦ Координация работы разных центров ствола мозга, обеспечивающих сложные висцеральные рефлекторные ответы (чихание, кашель, рвота, зевота, жевание, сосание, глотание и др.)

## 6.23. Структурно-функциональная организация ядер таламического мозга

Название	Структура	Функциональные связи
Специфические или проекционные ядра	Вентробазальный комплекс (вентральное постериолатеральное и вентральное постериомедиальное ядро) – входит в состав латеральной группы Ядро латерального колленчатого тела Ядро медиального колленчатого тела	Со строго определенными зонами коры и, как правило, проводят строго определенный вид чувствительности
Неспецифические ядра	Центральная группа Интраламинарная группа	С различными зонами коры; проводят различные виды афферентной чувствительности
Ассоциативные ядра	Передняя группа Медиальная группа Задняя группа (ядро подушки и заднелатеральное ядро)	С главными ассоциативными зонами коры
Моторные ядра	Вентральная группа	С моторной зоной коры

## 6.24. Основные функции гипоталамуса

Регуляция вегетативных процессов (деятельность ССС, дыхания, ЖКТ, мочеподделения, обмена веществ и т.д.)	Трофотропный центр (преоптическая и передняя области) – регулирует тонус парасимпатической системы Эрготропный центр (задняя и латеральная области) – регулирует тонус симпатической системы
Терморегуляционная	Центр теплоотдачи (передняя область) Центр теплообразования (задняя область)
Регуляция деятельности гипофиза	Аденогипофиз регулируется гипофизотропной областью (преоптическая и передняя области) – вырабатывает либерины и статины Нейрогипофиз регулируется передней областью (супраоптическое и паравентрикулярное ядро), которая продуцирует окситоцин и вазопрессин (АДГ) Медиальная область имеет нейроны-датчики, реагирующие на изменение параметров гомеостаза, нервной и гуморальной деятельности гипофиза
Регуляция поведенческих реакций	Пищевого поведения: центр насыщения (медиальная область); центр голода (латеральная область) Эмоционального полового поведения: «центр удовольствия» (задняя область) Поведения, направленного на удовлетворение чувства жажды, осуществляется: преоптической областью – регулирует осмотическое давление жидкости внутренней среды; передней областью – продуцирует АДГ Регуляция агрессивного поведения: центрами ложной ярости (передняя область); центрами истинной ярости (латеральная область) Регуляция сна и бодрствования: центрами бодрствования (задняя область); центрами сна (медиальная область)

## 6.25. Основные функции базальных ганглиев

♦ Участие в формировании и хранении программ врожденных и приобретенных двигательных реакций и координация этих реакций (основная)

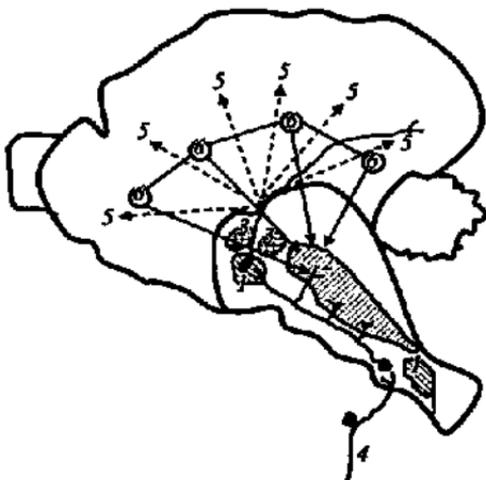
- ◆ Регуляция тонуса мышц
- ◆ Регуляция вегетативных функций (трофические процессы, углеводный обмен, слюно- и слезотечение, дыхание и т.д.)
- ◆ Регуляция чувствительности организма на восприятие раздражений (соматических, слуховых, зрительных и др.)
- ◆ Регуляция ВНД (эмоциональные реакции, память, скорость выработки новых условных рефлексов, скорость переключения с одной формы деятельности на другую)

## **6.26. Основные функции лимбической системы**

- ◆ Эмоционально-мотивационное поведение (при страхе, агрессии, голоде, жажде), которое может сопровождаться эмоционально окрашенными двигательными реакциями
- ◆ Участие в организации сложных форм поведения, таких как инстинкты (пищевые, половые, оборонительные)
- ◆ Участие в ориентировочных рефлексах: реакция настороженности, внимания
- ◆ Участие в формировании памяти и динамике обучения (выработка индивидуального поведенческого опыта)
- ◆ Регуляция биологических ритмов, в частности смен фаз сна и бодрствования
- ◆ Участие в поддержании гомеостаза путем регуляции вегетативных функций

### **СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ**

- ◆ Большой круг Пейпеса:
  - гиппокамп;
  - свод;
  - мамиллярные тела;
  - мамиллярно-таламический пучок Викд'Азира;
  - таламус;
  - поясная извилина
- ◆ Малый круг Наута:
  - миндалина;
  - конечная полоска;
  - гипоталамус;
  - перегородка



Взаимоотношения коры больших полушарий и ретикулярной формации ствола мозга (по Л.Г. Воронину):

1 – тормозная зона ретикулярной формации; 2 – облегчающая зона; 3 – таламические ядра; 4 – афферентные пути; 5 – восходящие ретикулярные влияния; 6 – влияния коры на ретикулярную формацию

## 6.27. Модулирующие системы мозга

♦ Стволо-таламо-кортикальная (ретикулярная формация и неспецифические ядра таламуса) – обеспечивает активацию мозга при поступлении нового сенсорного стимула

♦ Базальная холинергическая (нейроны основания переднего мозга и гиппокамп) – обеспечивает перераспределение доли активации между различными сенсорными стимулами

♦ Кауда-таламо-кортикальная (стриопаллидарная система базальных ядер) – перераспределение доли активации при выполнении двигательных реакций

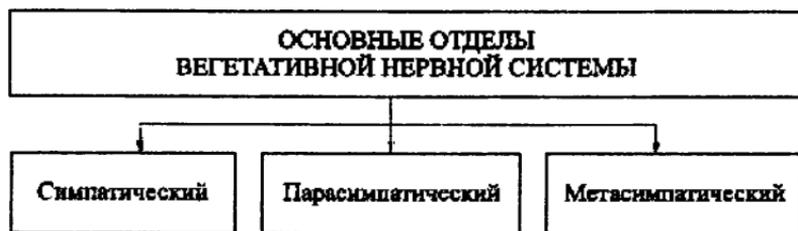
## 6.28. Классификация функциональных зон коры

♦ Сенсорные: первичные, вторичные

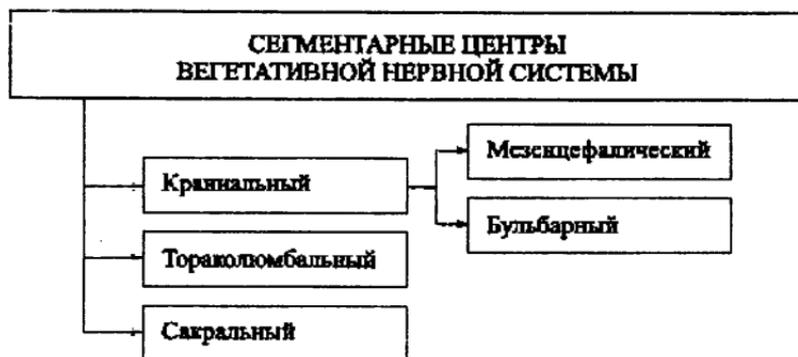
♦ Моторные: первичные, вторичные

♦ Ассоциативные: лобные, теменные, височные (обеспечивают полисенсорность, пластичность, длительность хранения следов)

## 6.29. Характеристика вегетативной нервной системы



Основные отделы вегетативной нервной системы



Сегментарные центры вегетативной нервной системы

### НАДСЕГМЕНТАРНЫЕ ЦЕНТРЫ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

- ◆ Гипоталамус
- ◆ Полосатое тело
- ◆ Ретикулярная формация
- ◆ Лимбическая система
- ◆ Мозжечок
- ◆ Кора головного мозга

#### Отличия вегетативной и соматической нервной системы

Признаки	Вегетативная	Соматическая
1	2	3
Органы-мишени	Гладкие мышцы, миокард, железы, жировая ткань, органы иммунитета	Скелетные мышцы

1	2	3
Конечный эфферентный нейрон	Паравертебральные, превертебральные, органичные и околоорганные	ЦНС
Число эфферентных нейронов	Два	Один
Эффект стимуляции	Возбуждающий или подавляющий	Возбуждающий
Типы нервных волокон	Тонкие миелинизированные или немиелинизированные, медленные	Миелинизированные быстрые

### Отличия симпатической и парасимпатической вегетативной нервной системы

Признак	Симпатическая	Парасимпатическая
Иннервация скелетных мышц	Иннервирует	Не иннервирует
Ганглии	Паравертебральные и превертебральные	Органные и околоорганные
Сегментарные центры	Тораколумбальный	Краниальный и сакральный
Постганглионарные волокна	Длинные	Короткие
Медиаторы постганглионарных волокон	Преимущественно норадреналин	Преимущественно ацетилхолин
Функции	Адаптационно-трофическая	Гомеостатическая

### ВИДЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ГАНГЛИЕВ

- ◆ 1-го порядка (околопозвоночные, или ганглии симпатического ствола)
- ◆ 2-го порядка (предпозвоночные, или промежуточные)
- ◆ 3-го порядка (конечные, или околоорганные и внутриорганные)

### ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ГАНГЛИЕВ

- ◆ Передача возбуждения с преганглионарного волокна на постганглионарное

- ◆ Рефлекторная, так как здесь могут замыкаться местные рефлекторные дуги
- ◆ Транзиторная – через ганглий могут проходить без переключения в нем афферентные и эфферентные волокна
- ◆ Рецепторная – информирует ЦНС о функциональных и химических изменениях в ганглии
- ◆ Передача афферентной информации от внутренних органов в ЦНС

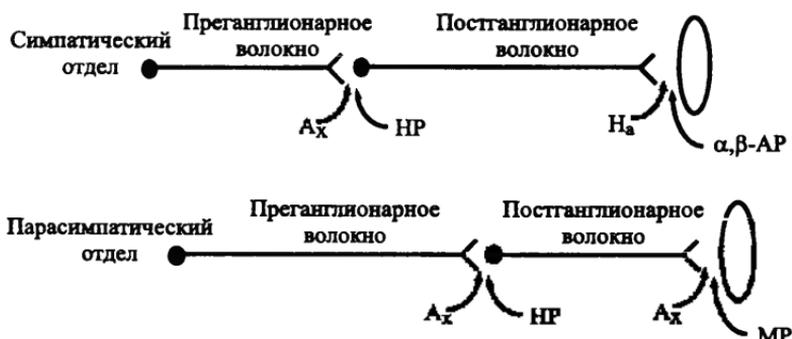


Схема периферического отдела вегетативной нервной системы:

Ах – ацетилхолин; На – норадреналин; Нр – никотиновые рецепторы; α, β-Ар – α-, β-адренорецепторы; МР – мускариновые рецепторы

### Классификация основных медиаторов метасимпатического отдела ВНС

Медиатор	Характеристика
Серотонин	Эффект аналогичен действию ацетилхолина, но сохраняется после блокады М-холинорецепторов
АТФ	Тормозит двигательную активность ЖКТ
Дофамин	Взаимодействует с α-адренорецепторами пресинаптической мембраны и тем самым тормозит выделение норадреналина
Гистамин	Медиатор широкого спектра действия, взаимодействует с Н-гистаминорецепторами, которые имеются в ЖКТ, легких
ГАМК (γ-аминомасляная кислота)	Преимущественно тормозной медиатор, имеется в синапсах вегетативных ганглиев и ЖКТ
Субстанция Р	Содержится в гипоталамусе и стенках кишечника
Глицин	Содержится в спинном мозге и является спутником холинергических нейронов

**Особенности структурно-функциональной организации головного мозга  
у мужчин и женщин**

Характеристика	Мужчина	Женщина
Лимбическая кора	Менее развита	Более развита
Миндалевидное тело	Более крупное	Менее крупное
Гиппокамп	Менее крупный	Более крупный
Плотность нейронов на единицу объема ткани головного мозга	Несколько ниже	Несколько выше
Устойчивость ткани головного мозга к стрессу	Менее выраженная	Более выраженная
Зоны теменной коры, участвующие в восприятии пространства	Более развиты	Менее развиты
Зоны лобной коры, ответственные за когнитивные функции	Менее крупные	Более крупные

**Ориентировочная оценка исходного вегетативного тонуса**

Характеристика	Симпатикотония	Нормотония	Ваготония
1	2	3	4
<i>Кожа:</i>			
Цвет	Бледный	Нормальный	Склонность к покраснению
Дермографизм	Розовый, белый	Красный	Красный, возвышающийся
Температура тела	Склонность к повышенной	Нормальная	Склонность к пониженной
Масса тела	Склонность к похуданию	Нормальная	Склонность к избыточной массе
Аппетит	Повышен	Нормальный	Снижен
Жажда	Повышена	Нормальная	Понижена
<i>Сердечно-сосудистая система:</i>			
Частота сердечных сокращений	Склонность к тахикардии	Нормокардия	Склонность к брадикардии
Артериальное давление	Склонность к повышению	Соответственно возрасту	Склонность к гипотонии
Минутный объем кровообращения	Повышен	Нормальный	Малый
Ощущение сердцебиений в покое	Характерно	Не характерно	Не характерно

1	2	3	4
Боли в области сердца	Возможны	Не характерны	Частые
<i>Внешнее дыхание:</i>			
Частота дыхания	Повышена	Нормальная	Снижена
Объем дыхания	Повышен	Нормальный	Снижен
Субъективные жалобы	Не характерны	Не характерны	Ощущение давления, стеснения в груди, приступы удушья
Физическая работоспособность	Повышена	Нормальная	Снижена
Головокружение	Не характерно	Не характерно	Часто
Аллергические реакции	Редко	Редко	Часто
Сон	Беспокойный	Спокойный	Глубокий
Психоэмоциональные особенности	Рассеянность, часто повышенная возбудимость	Уравновешенность	Апатия

**Основные эффекты симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы**

Структура	Симпатический отдел	Парасимпатический отдел
1	2	3
Глаз	Расширение зрачка	Сужение зрачка
Желудок, поджелудочная железа	Угнетение секреции	Усиление секреции
Мышцы ЖКТ	Ослабление моторики	Усиление моторики
Сфинктеры ЖКТ	Сокращение	Расслабление
Слюнные железы	Секреция густой слюны	Секреция жидкой слюны
Печень и жировая ткань	Гликогенолиз и липолиз	Нет эффекта
Сердце	Усиление деятельности	Торможение деятельности
Бронхи	Расширение	Сужение

1	2	3
Мозговое вещество надпочечников	Стимуляция секреции адреналина и норадреналина	Нет эффекта
Утомление скелетных мышц	Повышение работоспособности	Нет эффекта
Нервные центры	Повышение уровня активности	Нет эффекта
Рецепторы органов чувств	Повышение уровня активности	Нет эффекта

### 6.30. Вегетативный индекс Кердо

$$\text{ВИК} = \left( 1 - \frac{\text{АД}_{\text{диаст}}}{\text{ЧСС}} \right) \cdot 100\%,$$

где ВИК – вегетативный индекс Кердо, %; АД<sub>диаст</sub> – величина диастолического давления, мм рт. ст.; ЧСС – частота сердечных сокращений в минуту.

#### Оценка вегетативного индекса Кердо

Значение, %	Тип ВИК
от -10 до +10	Нормотония
10 и более	Ваготония
-10 и менее	Симпатикотония

### 6.31. Индекс напряжения по формуле Р.М. Баевского

$$\text{ИН} = \frac{\text{АМо}}{2\text{Мо}} \cdot \text{ДХ},$$

где ИН – индекс напряжения, усл. ед.; Мо (мода) – наиболее часто встречающееся значение кардиоинтервала, с; АМо (амплитуда моды) – частота встречаемости; ДХ (вариационный размах) – разница между максимальными и минимальными значениями длительности интервалов RR.

**Оценка степени выраженности индекса напряжения  
по формуле Р.М. Баевского**

Тип	Значение, усл. ед.
Нормотония	50–200
Ваготония	Менее 50
Симпатикотония	200–500
Гиперсимпатикотония	Более 500

**Оценка степени выраженности наиболее важных рефлексов**

Проба	Уменьшение пульса, уд/мин
Глазо-сердечный рефлекс	2,0–8,0
Синокаротидный рефлекс	4,0–10,0
Солярный рефлекс	3,0–8,0

## ■ | ГЛАВА 7

### | ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

#### 7.1. Глоссарий

Физиология дыхания изучает процессы, обеспечивающие снабжение тканей организма кислородом и выведение углекислого газа.

*Дыхание* – совокупность процессов, в результате которых происходит поступление кислорода в организм и выделение из него углекислого газа.

*Функциональная система дыхания* – совокупность структур, которые обеспечивают необходимый объем легочной вентиляции (внешнее звено саморегуляции), поддерживая оптимальный для метаболизма уровень  $pO_2$ ,  $pCO_2$  и pH крови и тканей (внутреннее звено саморегуляции).

*Функциональная система транспорта кислорода* – совокупность структур сердечно-сосудистого аппарата, крови и их регуляторных механизмов, образующих динамическую саморегулирующуюся организацию, деятельность всех составных элементов которой создает диффузионные поля и градиенты  $pO_2$  между кровью и клетками тканей и обеспечивает

адекватное поступление кислорода в организм. Целью ее функционирования является минимизация разности между потребностью и потреблением кислорода. *Оксидазный путь использования кислорода*, сопряженный с окислением и фосфорилированием в митохондриях цепи тканевого дыхания, является наиболее емким в здоровом организме (используется около 96–98 % потребляемого кислорода). Процессы транспорта кислорода в организме обеспечивают также и его *антиоксидантную защиту*.

**Потребление кислорода** – количество кислорода, поглощаемое организмом в течение единицы времени (в покое 200–400 мл/мин).

**Гиперкапния** – повышенное содержание углекислого газа в организме.

**Гиперкапнемия** – повышенное содержание углекислого газа в крови.

**Гипокапния** – пониженное содержание углекислого газа в организме.

**Гипокапнемия** – пониженное содержание углекислого газа в крови.

**Степень насыщения крови кислородом** – отношение содержания кислорода в крови к ее кислородной емкости.

**Гипероксия** – повышенное содержание кислорода в организме.

**Гипоксия** – пониженное содержание кислорода в организме.

**Вентиляция легких** – процесс обмена воздуха между внешней средой и альвеолами легких.

**Модель Дондерса** – экспериментальная установка, с помощью которой демонстрируется механизм изменения объема легких при дыхании в зависимости от давления снаружи и внутри этого органа.

**Эластическая тяга легких** – сила, с которой ткань легкого противодействует давлению плевральной полости и обеспечивает спадение альвеол (обусловлена наличием в стенке альвеол большого количества эластических волокон и поверхностным натяжением).

**Сурфактант** – липопротеин (90 % составляют липиды, преимущественно фосфолипиды, дипальмитоилфосфатидилхолин – 45 %, фосфатидилхолин – 25 %, фосфатидилглицерол – 5 %, остальные фосфолипиды – 5 %, другие липиды: холестерол, триглицериды, ненасыщенные жирные кислоты, сфингомиелин – 10 %). Синтезируется альвеолоцитами 2-го типа.

**Дыхательный центр** – совокупность нервных структур, располагающихся в разных отделах ЦНС и обеспечивающих запуск и регуляцию процессов вентиляции легких.

**Автоматизм дыхательного центра** – способность данной структуры к генерации возбуждения при отсутствии действия внешних раздражителей.

**Пневмотаксический комплекс** – часть дыхательного центра, расположенная в области варолиева моста и регулирующая вдох и выдох (во время вдоха вызывает возбуждение центра выдоха).

**Экспираторный отдел** – часть дыхательного центра, регулирующая процесс выдоха (его нейроны располагаются в вентральном ядре продолговатого мозга).

**Инспираторный отдел** – часть дыхательного центра, регулирующая процесс вдоха (локализуется преимущественно в дорсальном отделе продолговатого мозга).

**Рефлексы Геринга – Брейера** – рефлекторные реакции, регулирующие характер дыхания в зависимости от объема легкого: расширение легкого при вдохе прекращает его (*инспираторно-тормозящий рефлекс*), а при выдохе – задерживает следующий вдох (*экспираторно-облегчающий рефлекс*), также при сильном возбуждении инспираторных мышц возникает судорожный вдох-вдох (*парадоксальный эффект Хэда*).

**Опыт Фредерика** – опыт, демонстрирующий значение углекислого газа в механизмах регуляции частоты и глубины дыхательных движений. Используются две подопытные собаки, имеющие перекрестное кровообращение головного мозга; если у одной собаки искусственно вызвать гипервентиляцию, то у второй развивается апноэ вследствие вымывания из крови первой углекислого газа; если у первой собаки пережать трахею, то у второй будет наблюдаться учащение и углубление дыхательных движений, за счет крови, насыщенной углекислым газом и омывающей ее дыхательный центр.

**Опыт Холдейна** – эксперимент, в котором испытуемый вдыхает воздух из мешка Дугласа и выдыхает обратно, что приводит к развитию одышки (доказывает стимулирующее действие углекислого газа на вентиляцию легких).

**Рефлекс Эйлера – Лилиестранда** – реакции, проявляющиеся в уменьшении кровотока в легких при уменьшении  $\text{pO}_2$  в альвеолах.

**Гиперкапнический стимул** – рефлекторная реакция увеличения минутного объема дыхания при росте содержания углекислого газа в организме.

**Гипоксический стимул** – рефлекторная реакция увеличения минутного объема дыхания при снижении содержания кислорода в организме.

**Индекс Тиффно** – показатель объема воздуха, удаляемого из легких при форсированном выдохе.

**Ирритантные рецепторы** – структуры, находящиеся в эпителии и субэпителии воздухоносных путей, возбуждающиеся при значительном изменении объема легкого, воздействии химических веществ, пылевых частиц.

**J-рецепторы** – структурные элементы, находящиеся вблизи капилляров малого круга кровообращения в интерстициальной ткани альвеол; при их раздражении возникают характерное частое и поверхностное дыхание (одышка), а также рефлекторная бронхоконстрикция.

✓ **Жизненная емкость легких** – наибольший объем воздуха, который человек способен выдохнуть при максимальном выдохе после максимального вдоха.

✓ **Минутный объем дыхания (минутная вентиляция)** – объем воздуха, который поступает при дыхании в легкие в течение минуты.

**Диффузия** – процесс пассивного переноса газов на уровне аэрогематического и гистогематического барьеров, описывается уравнением Фика.

**Коэффициент Бунзена** – показатель растворимости газа в жидкости (зависит от температуры, давления газов, других растворенных веществ), для кислорода – 0,024 мл  $O_2$ /мл · атм, для углекислого газа – 0,57 мл  $CO_2$ /мл · атм, для азота – 0,012 мл  $N_2$ /мл · атм в воде (крови).

**Модель тканевого цилиндра по А. Крогу** – модель для описания распределения  $pO_2$  в тканях (предложена в 1919 г.), в которой выделяют осевой и радиальный градиент  $pO_2$ , каждая клетка окружена двумя парами капилляров с противоположно направленным кровотоком.

**Модификация модели тканевого цилиндра по W. Grunevald** – модель капилляризации тканевого участка, как параллелепипеда, на гранях которого находятся четыре противоточных капилляра, что обеспечивает равномерность распределения количества кислорода, диффундирующего из капилляра в ткани.

**Деоxygenация** – процесс перехода кислорода из  $HbO_2$  в физически растворенное в плазме состояние и затем в ткани.

**Оксигенация** – процесс обратимого связывания кислорода гемоглобином, происходящий в капиллярах легких.

**Кривая диссоциации оксигемоглобина** – графическая зависимость образования оксигемоглобина от  $pO_2$  в крови, носит S-образный характер. Физиологический смысл конфигурации заключается в том, что оксигенация крови в легких сохраняется на высоком уровне даже при относительно низком альвеолярном  $pO_2$ , а ее деоксигенация существенно изменяется даже при небольшом изменении капиллярно-тканевого градиента  $pO_2$ .

**$p50$  (показатель сродства гемоглобина к кислороду)** – напряжение кислорода ( $pO_2$ ), при котором содержание оксигемоглобина равно 50 %.

**Эффект Вериго – Бора** – зависимость сродства гемоглобина к кислороду от pH (его уменьшение при сдвиге pH в кислую сторону или смещение кривой диссоциации оксигемоглобина вправо при ацидозе и наоборот). Такая зависимость конформации гемоглобина от концентрации протонов имеет место при pH больше 6 (щелочная область эффекта Вериго – Бора), при меньших значениях pH наблюдается обратная по эффекту взаимосвязь, при которой гемоглобин при отщеплении кислорода отдает протоны (кислотная область эффекта Вериго – Бора).

**Эффект Холдейна** – увеличение содержания углекислого газа в крови при уменьшении содержания оксигемоглобина (дезоксигемоглобин присоединяет больше протонов  $H^+$ , лучше связывает углекислый газ). Данный эффект выражает, по существу, общую способность протеинов присоединять либо отдавать в среду  $H^+$  и является частным случаем проявления их буферных свойств.

**Внутриэритроцитарная автономная система регуляции кислородсвязующих свойств гемоглобина** – относительно автономный механизм, который обеспечивает адаптивное формирование кислородсвязующих свойств крови в отдельном регионе организма. Сродство гемоглобина к кислороду определяется в значительной степени аллостерическим взаимодействием между гемоглобином и различными физиологическими модуляторами ( $H^+$ , 2,3-ДФГ,  $CO_2$ , NO, температура и др.).

Модуляторы свойств гемоглобина выполняют функции триггера аллостерической регуляции и своеобразного аппарата сравнения соответствия метаболизма функциональному статусу клетки;  $p50$  для гемоглобина в чистом растворе со-

ставляет примерно 16–18 мм рт. ст., а для внутриэритроцитарного гемоглобина – почти в 1,5–2 раза больше.

*Диффузная нейроэндокринная система легких* – нейроэндокринные тельца в легочной ткани, место образования многих физиологических активных веществ. Впервые она была обнаружена в 1938 г. Ф. Фертером, который привел гистологическое описание «светлых клеток», обладающих паракринными свойствами в слизистой оболочке бронхов.

## 7.2. Схема дыхания, оценка дыхательной функции легких

### ЭТАПЫ ДЫХАНИЯ

- ◆ Внешнее дыхание
- ◆ Газообмен в капиллярах малого круга кровообращения
- ◆ Транспорт газов кровью
- ◆ Газообмен в капиллярах большого круга кровообращения
- ◆ Тканевое дыхание

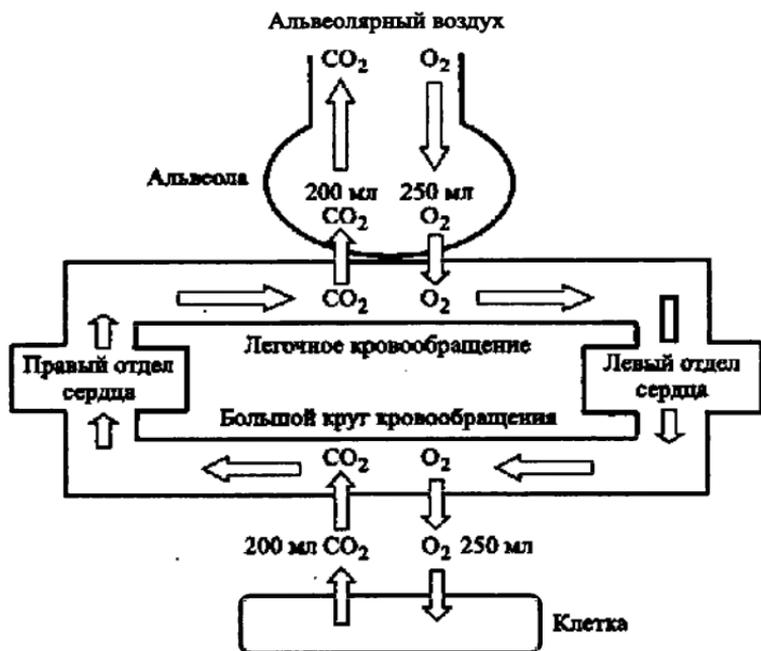


Схема процессов дыхания

### Схема дыхательных путей

Зона	Структура	число
Кондуктивная (проводящая)	Трахея	1
	Бронхи	2
	Бронхиолы	3
		4
	Терминальные бронхиолы	5
		6
		7
		8
		9
		10
		11
		12
		13
		14
		15
		16
Транзиторная (переходная)	Респираторные бронхиолы	17
		18
		19
Респираторная (дыхательная)	Альвеолярные ходы, мешочки	20
		21
		22
	Альвеолы	23

### МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ ЛЕГКИХ

- ◆ Пневмография
- ◆ Спирометрия
- ◆ Спирография
- ◆ Пневмотахометрия
- ◆ Рентгенография
- ◆ Рентгеновская компьютерная томография
- ◆ Ультразвуковое исследование
- ◆ Магнитно-резонансная томография
- ◆ Бронхография
- ◆ Бронхоскопия
- ◆ Радионуклидные методы
- ◆ Метод разведения газов

### 7.3. Мышцы, обеспечивающие вентиляцию легкого

Инспираторные мышцы	Экспираторные мышцы (при форсированном выдохе)
<i>Основные:</i> диафрагма, наружные межреберные	<i>Основные:</i> внутренние межреберные
<i>Вспомогательные:</i> большие и малые грудные, лестничные, грудино-ключично-сосцевидные, передняя зубчатая	<i>Вспомогательные:</i> мышцы передней брюшной стенки: прямая, внутренняя и наружная косые и поперечная

**Примечание.** Принадлежность мышц к основным и вспомогательным группам может меняться в зависимости от типа дыхания.

### 7.4. Виды респираторного сопротивления

- ◆ Эластическое сопротивление (в покое 60–70 %) обусловлено упругими свойствами альвеолярной ткани и поверхностным натяжением альвеол
- ◆ Вязкое сопротивление (в покое 30–40 %):  $R = \frac{\Delta P}{V}$ 
  - аэродинамическое сопротивление (10–20 %);
  - вязкостное сопротивление (80–90 %);
  - инерционное сопротивление (около 1 %)

*Работа:*  
 $W = P \cdot V$

### 7.5. Изменение транспульмонального и трансреспираторного давления во время дыхания

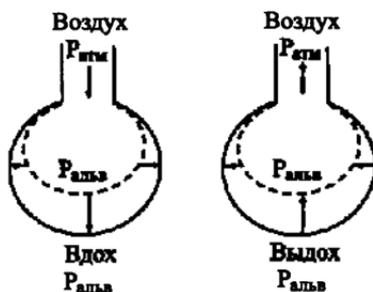
Давление	Вдох	Выдох
Транспульмональное $P_{\text{альв}} - P_{\text{плевр}}$ (мм рт. ст.)	до -(4–9)	от -1 до +1
Трансреспираторное $P_{\text{альв}} - P_{\text{атм}}$ (мм рт. ст.)	до -4	+4 и выше

## 7.6. Вентиляционно-перфузионные отношения (ВПО) в различных участках легкого

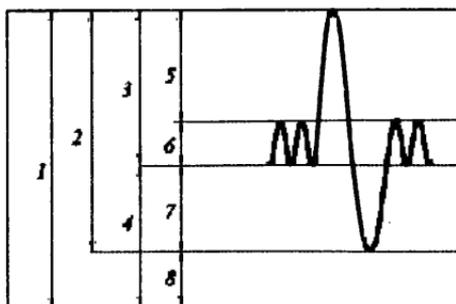
Зона легкого	Вентиляция, л/мин	Кровоток, л/мин	ВПО	$pO_2$ крови, мм рт. ст.
Верхушка	0,3	0,1	3,0	100
Средняя часть	0,5	0,6	0,8	98
Основание	0,7	1,0	0,7	92

### ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ВЕНТИЛЯЦИОННО-ПЕРФУЗИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ЛЕГКОГО

- ◆ Неравномерность локальной альвеолярной вентиляции
- ◆ Диффузионная способность легких
- ◆ Наличие функциональных венозно-артериальных шунтов
- ◆ Неоднородная перфузия альвеол легкого



Механизм вентиляции альвеолы



Характеристика внешнего дыхания:

1 – общая емкость легких; 2 – жизненная емкость легких; 3 – резерв вдоха; 4 – функциональная остаточная емкость; 5 – резервный объем вдоха; 6 – дыхательный объем; 7 – резервный объем выдоха; 8 – остаточный объем

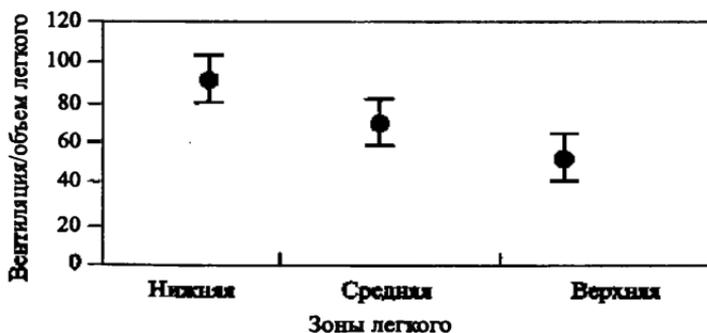
### Типы вентиляции легких

Типы	Характеристика
Эйпноз	Нормальная вентиляция
Гиперпноз	Увеличение глубины дыхания
Тахипноз	Увеличение частоты дыхания
Брадипноз	Снижение частоты дыхания
Апноэ	Временная остановка дыхания
Диспноэ	Затрудненное дыхание
Ортопноэ	Нарушение дыхания, проявляющееся при горизонтальном положении тела (человек вынужден садиться для облегчения дыхания при выраженной одышке)

### 7.7. Паттерны дыхания

Тип	Характеристика
Гаспинг	Терминальное редкое дыхание с короткими судорожными вдохами
Атаксический (биотовское)	Хаотическое, нерегулярное
Апнейзис	Длительный вдох, короткий выдох
Дыхание Куссмауля	Глубокое дыхание с укороченным выдохом
Дыхание Чейна – Стокса	Глубокий вдох чередуется с остановкой дыхания
Дыхание Биота	Длительные паузы между нормальными дыхательными циклами

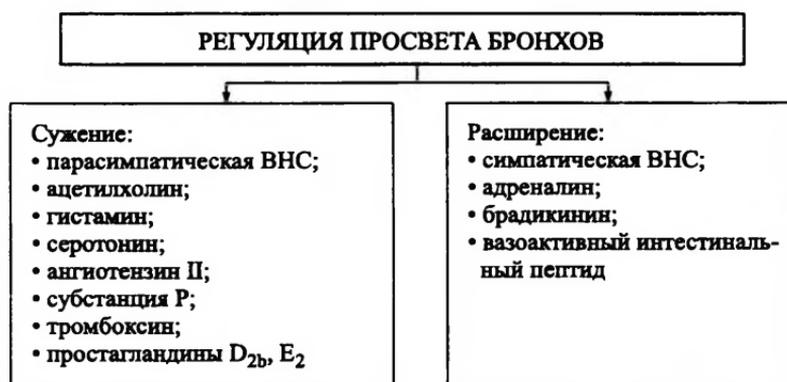
### 7.8. Неравномерность региональной легочной вентиляции



## 7.9. Характеристика анатомического и физиологического мертвого пространства

Вид пространства	Структура	Часть от дыхательного объема
Анатомически мертвое пространство	Трахея, бронхи, бронхиолы (до 16-го порядка)	Около 30 %
Физиологически мертвое пространство	Трахея, бронхи, бронхиолы (до 16-го порядка), альвеолы (вентилируемые, но не перфузируемые)	Более 30 %

## 7.10. Регуляция просвета бронхов



## 7.11. Значение сурфактанта

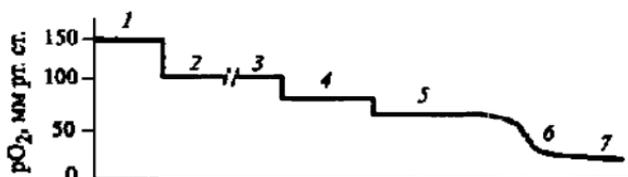
- ◆ Уменьшает поверхностное натяжение в альвеолах
- ◆ Препятствует спадению терминальных бронхиол
- ◆ Создает возможность расправления легкого при первом вдохе новорожденного
- ◆ Препятствует перерастяжению альвеол
- ◆ Оказывает противоотечное и антиокислительное действие
- ◆ Регулирует скорость абсорбции кислорода на границе фаз «газ – жидкость»
- ◆ Регулирует интенсивность испарения воды с альвеолярной поверхности (регуляция водного баланса)
- ◆ Обладает бактериостатическим действием (опсонизация бактерий)
- ◆ Очищает поверхность альвеол от попавших инородных частиц

## 7.12. Зависимость объема от давления для изолированного легкого



Зависимость объема от давления для изолированного легкого:  
1 – на вдохе; 2 – на выдохе

## 7.13. Физиологический каскад $pO_2$ в организме



Физиологический каскад  $pO_2$  в организме:

1 – атмосферный воздух; 2 – альвеолы; 3 – легочные капилляры; 4 – легочная вена; 5 – артерия; 6 – капилляры большого круга кровообращения; 7 – клетка

## 7.14. Газовый состав

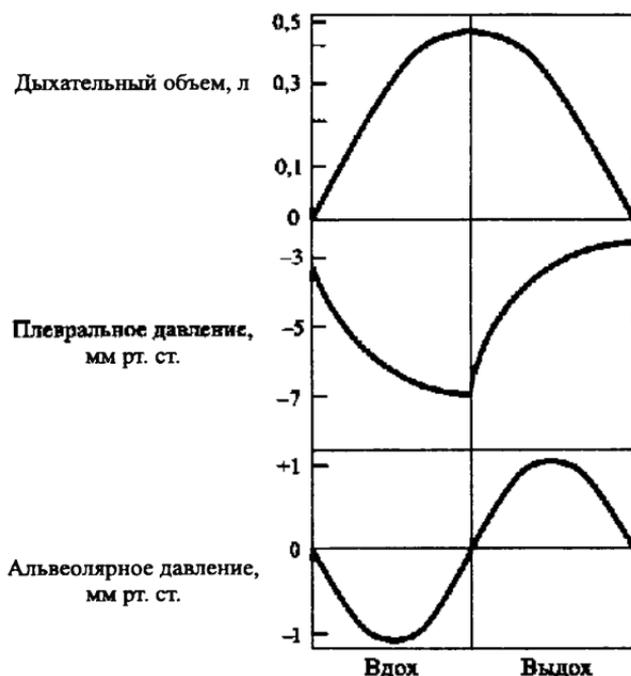
Газовый состав вдыхаемого и альвеолярного воздуха

Параметр	Вдыхаемый воздух	Альвеолярный воздух
$p_{H_2O}$	Переменная	47 мм рт. ст.
$p_{CO_2}$	0,3 мм рт. ст.	40 мм рт. ст.
$p_{O_2}$	159 мм рт. ст.	105 мм рт. ст.
$p_{N_2}$	601 мм рт. ст.	568 мм рт. ст.
Общее давление	760 мм рт. ст.	760 мм рт. ст.

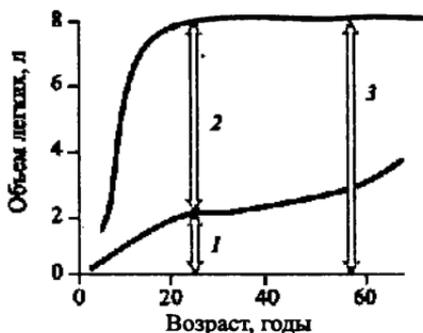
### Содержание кислорода и углекислого газа в различных средах

Среда	O <sub>2</sub>	CO <sub>2</sub>
Атмосферный воздух, %	20,9	0,03
Выдыхаемый воздух, %	16,4	4
Альвеолярный воздух, мм рт. ст.	105–110	40
Артериальная кровь, мм рт. ст.	100	40
Венозная кровь, мм рт. ст.	40	46
Ткани:		
межтканевая жидкость, мм рт. ст.:	20–40	46–60
клетки, мм рт. ст.	0,1–10,0	60–70

### 7.15. Изменение параметров дыхания при вентиляции и в зависимости от возраста



Изменение дыхательного объема, плеврального и альвеолярного давления при вентиляции легкого



Зависимость объема легких от возраста:

1 – изменение остаточного объема; 2 – уменьшение жизненной емкости; 3 – изменение общей емкости

## 7.16. Показатели легочной вентиляции

Показатель	Значение
1	2
Частота дыхания (ЧД)	9–16 дых/мин
Ритмичность дыхания	Ритмичное
Дыхательный объем (ДО)	300–800 мл
Резервный объем вдоха (РО <sub>вд</sub> )	1500–2500 мл
Резервный объем выдоха (РО <sub>выд</sub> )	1000–1500 мл
Жизненная емкость легких (ЖЕЛ)	3000–4800 мл
Должная ЖЕЛ (ДЖЕЛ): для мужчин; для женщин	Рост (см) · 25 Рост (см) · 20
Емкость максимального вдоха	1800–3300 мл
Емкость максимального выдоха	1300–2300 мл
Максимальная вентиляция легких (МВЛ)	120–170 л
Должная максимальная вентиляция легких (ДМВЛ)	1/2 ДЖЕЛ · 35
Минутный объем дыхания (МОД)	6–8 л/мин
Резерв дыхания = МВЛ – МОД	50–140 л
Форсированная ЖЕЛ (ФЖЕЛ)	80 % ЖЕЛ
Объемная скорость вдоха и выдоха: для мужчин; для женщин	5–8 л/с 4–6 л/с

1	2
Задержка дыхания на вдохе (проба Штанге)	55–60 с
Задержка дыхания на выдохе (проба Генча)	35–40 с
Индекс Тифно (объем форсированного выдоха за 1 с (ОФВ <sub>1</sub> )/ЖЕЛ):	
для мужчин;	80 %
для женщин	82 %

## 7.17. Расчет основных показателей дыхания

### МИНУТНЫЙ ОБЪЕМ ДЫХАНИЯ

$$\text{МОД} = \text{ДО} \cdot \text{ЧД},$$

где МОД – минутный объем дыхания; ДО – дыхательный объем; ЧД – частота дыхания.

### АЛЬВЕОЛЯРНАЯ ВЕНТИЛЯЦИЯ

$$\text{АВ} = (\text{ДО} - \text{ОМП}) \cdot \text{ЧД} = \text{ДО}_{\text{альв}} \cdot \text{ЧД},$$

где АВ – альвеолярная вентиляция; ДО<sub>альв</sub> – дыхательный объем альвеолярной вентиляции; ОМП – объем анатомического мертвого пространства; ЧД – частота дыхания.

**Закон Фика** описывает процессы пассивной диффузии O<sub>2</sub> (CO<sub>2</sub>) в капилляре:

$$\frac{\Delta v \text{O}_2}{\Delta t} = -D \cdot S \cdot \frac{\Delta p \text{O}_2}{\Delta l},$$

где  $\Delta v \text{O}_2 / \Delta t$  – скорость диффузии;  $D$  – константа диффузии, мл O<sub>2</sub>/м · мин · мм рт. ст.;  $S$  – площадь диффузии, м<sup>2</sup>;  $\Delta p \text{O}_2$  – градиент напряжения кислорода, мм рт. ст.;  $\Delta l$  – расстояние диффузии, м.

**Закон Генри – Дальтона** выражает растворимость газов в жидкостях:

$$m = \frac{\alpha}{760} \cdot P,$$

где  $m$  – количество растворенного газа, г;  $\alpha$  – коэффициент Бунзена, мл O<sub>2</sub>/мл · атм;  $P$  – барометрическое давление, мм рт. ст.

### Содержание кислорода в крови (стO<sub>2</sub>):

$$\text{стO}_2 = \text{Hb} \cdot \Gamma \cdot s\text{O}_2 + p\text{O}_2 \cdot \alpha,$$

где  $\Gamma$  – константа Гюфнера, мл O<sub>2</sub>/г; Hb – концентрация гемоглобина, г/л;  $s\text{O}_2$  – степень насыщения гемоглобина кислородом, %;  $p\text{O}_2$  – напряжение кислорода в крови, мм рт. ст.;  $\alpha$  – коэффициент Бунзена, мл O<sub>2</sub>/мл · атм.

**Уравнение Хилла** описывает степень и закономерности насыщения гемоглобина кислородом:

$$s\text{O}_2 = 100 \cdot \frac{\left(\frac{p\text{O}_2}{p50}\right)^n}{1 + \left(\frac{p\text{O}_2}{p50}\right)^n},$$

где  $s\text{O}_2$  – степень оксигенации, %;  $p\text{O}_2$  – напряжение кислорода в крови, мм рт. ст.;  $p50$  – показатель сродства гемоглобина к кислороду, мм рт. ст.;  $n$  – константа Хилла (2,8).

**Расчет стандартного  $p50$**  – показателя сродства гемоглобина к кислороду при  $\text{pH} = 7,4$ ,  $p\text{CO}_2 = 40$  мм рт. ст. и температуре 37 °С:

$$\lg p50_{\text{станд}} = \lg p\text{O}_2 + \frac{1}{n} \lg \frac{100 \cdot \text{Hb}}{\text{HbO}_2},$$

где  $p\text{O}_2$  – напряжение кислорода в крови, мм рт. ст.;  $n$  – константа Хилла; Hb – концентрация гемоглобина, г/л; HbO<sub>2</sub> – концентрация оксигемоглобина, %.

**Системная кислородная емкость (мл/мин):**

$$\text{СКЕ} = \frac{\text{МОК} \cdot C_a\text{O}_2}{100},$$

где  $C_a\text{O}_2$  – содержание кислорода в артериальной крови, мл O<sub>2</sub>/л.

**Кислород венозного возврата (мл/мин):**

$$\text{КВВ} = \frac{\text{МОК} \cdot C_v\text{O}_2}{100},$$

где  $C_v\text{O}_2$  – содержание кислорода в венозной крови, мл O<sub>2</sub>/л.

Потребление кислорода (мл/мин):

$$VO_2 = \text{СКЕ} - \text{КВВ}.$$

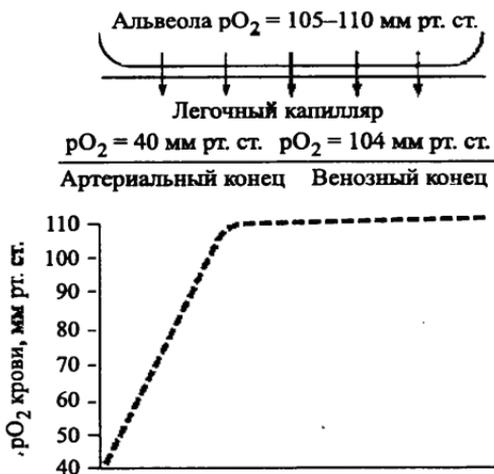
Коэффициент утилизации кислорода:

$$\text{КУК} = \frac{C_a O_2 - C_v O_2}{C_a O_2} = \frac{\text{СКЕ} - \text{КВВ}}{\text{СКЕ}} \cdot 100\%.$$

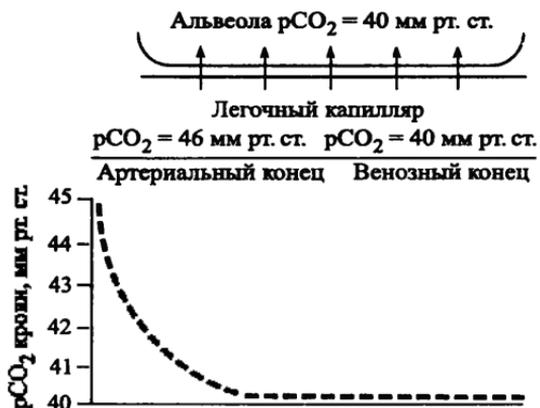
### 7.18. Распределение $CO_2$ , поступающего в кровь (гематокрит 45 %) из тканей (2 ммоль/л)

Фракция	Венозная кровь		Артериальная кровь	
	ммоль/л	%	ммоль/л	%
$HCO_3^-$ (плазмы)	14,1	59,0	13,2	60,3
$HCO_3^-$ (эритроцитов)	7,1	29,7	6,4	29,2
$HbCO_2$ (эритроцитов)	1,3	5,4	1,1	5,0
$H_2CO_3$ (эритроцитов)	0,6	2,5	0,5	2,3
$H_2CO_3$ (плазмы)	0,8	3,4	0,7	3,2
ИТОГО	23,9	100 %	21,9	100 %

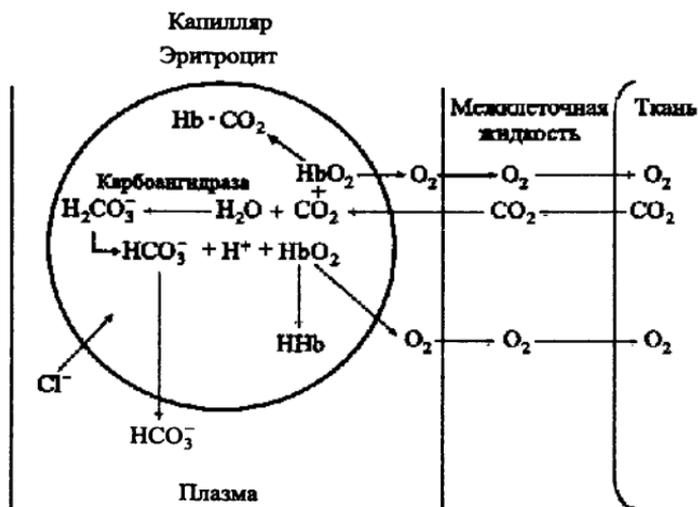
### 7.19. Газообмен по ходу легочного капилляра



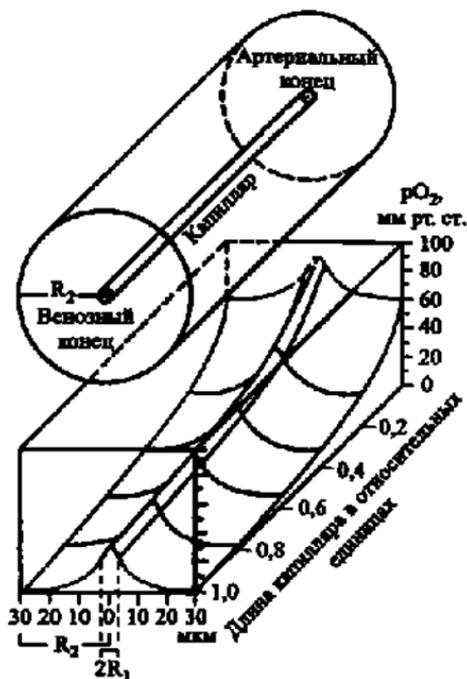
Насыщение крови кислородом по ходу легочного капилляра



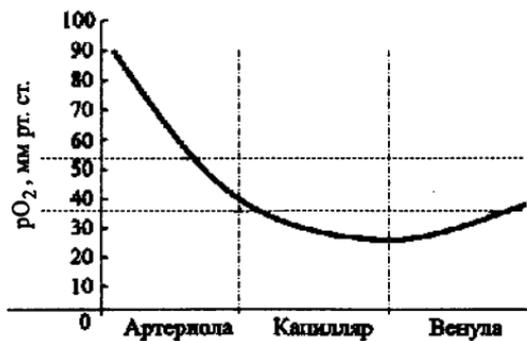
Отдача углекислого газа кровью по ходу легочного капилляра



Транспорт углекислого газа в крови



Модель тканевого цилиндра по А. Крогу (1927)



Изменения  $pO_2$  крови по сосудистому руслу

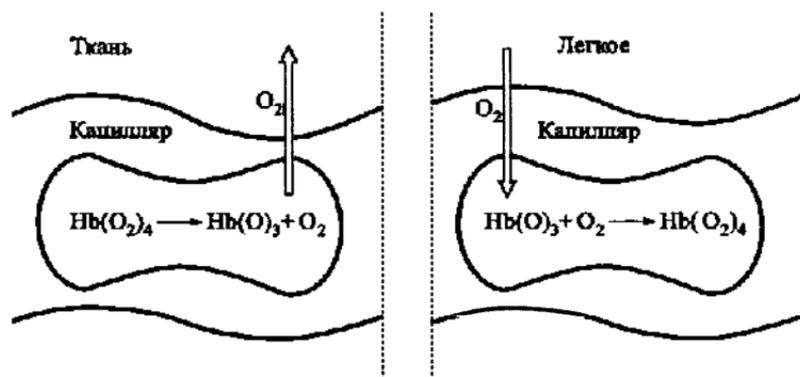
## ДИНАМИКА ДВИЖЕНИЯ КИСЛОРОДА В ЛЕГКИХ И ТКАНЯХ

*Движение кислорода в капиллярах малого круга  
кровообращения*

Атмосферный воздух $O_2 \rightarrow$	Альвеола $\rightarrow O_2 \rightarrow$	Капил- лярная стенка	Плазма $\rightarrow O_2 \rightarrow$ (растворенный)	Эритроцит $\rightarrow O_2$ (растворенный + $HbO_2$ )
--------------------------------------------	-------------------------------------------	----------------------------	-----------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------

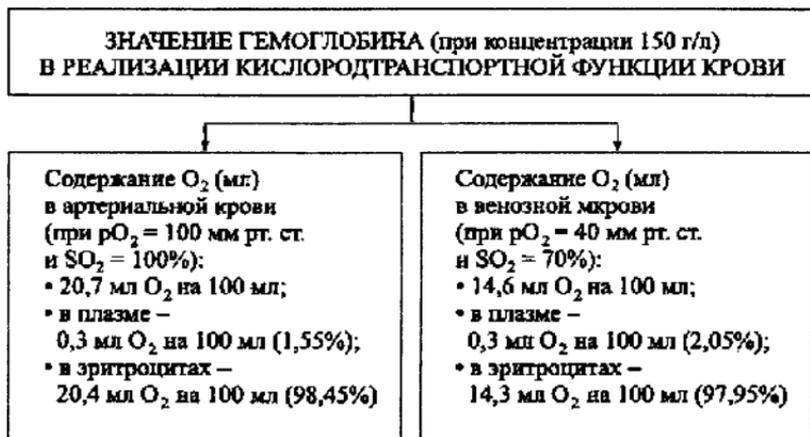
*Движение кислорода в капиллярах большого круга  
кровообращения*

Клетка тканевое дыхание	Тканевая жидкость $\leftarrow O_2 \leftarrow$ (растворенный)	Капил- лярная стенка	Плазма $\leftarrow O_2 \leftarrow$ (растворенный)	Эритроцит $\leftarrow O_2$ (растворенный + $HbO_2$ )
-------------------------------	-----------------------------------------------------------------------	----------------------------	---------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------

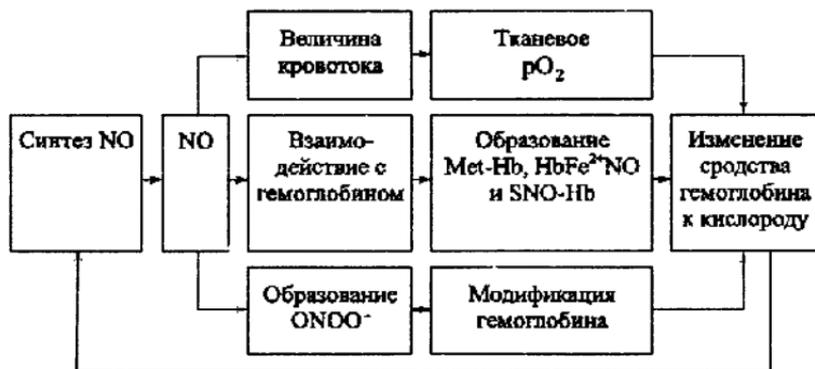


Газообмен в капиллярах большого и малого круга кровообращения

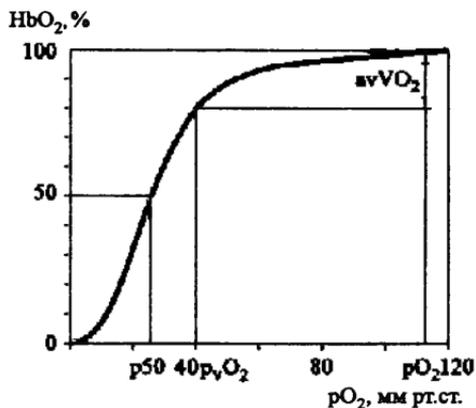
## 7.20. Значение гемоглобина в кислородтранспортной функции крови



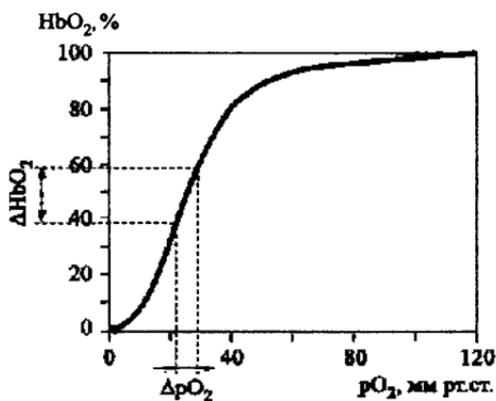
Значение гемоглобина для реализации кислородтранспортной функции при его концентрации 150 г/л



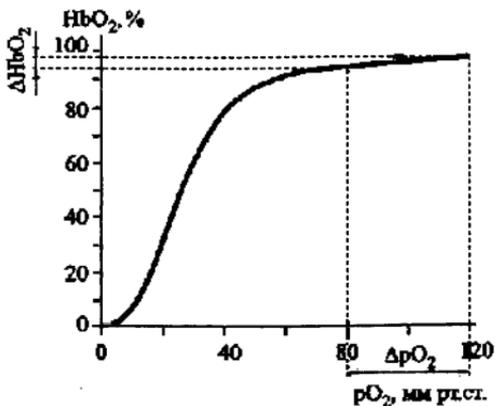
Основные механизмы реализации эффекта NO на средство гемоглобина к кислороду (В.В. Зинчук, 2003)



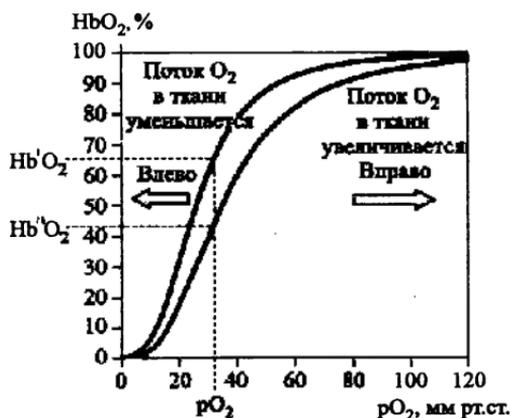
Кривая диссоциации оксигемоглобина (стрелками указано различие артерио-венозной разности в содержании кислорода avVO<sub>2</sub> при капиллярно-тканевом градиенте pO<sub>2</sub>)



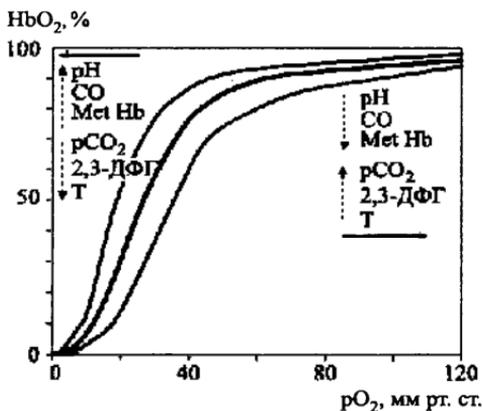
Физиологическое значение S-образной кривой диссоциации оксигемоглобина (вертикальная часть обеспечивает оксигенацию тканей даже при незначительном изменении pO<sub>2</sub>)



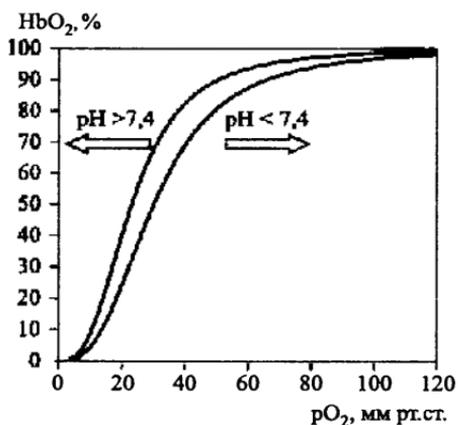
Физиологическое значение S-образной кривой диссоциации оксигемоглобина (горизонтальная часть обеспечивает оксигенацию крови даже при значительном изменении  $pO_2$ )



Значение сдвига кривой диссоциации оксигемоглобина для транспорта кислорода в ткани



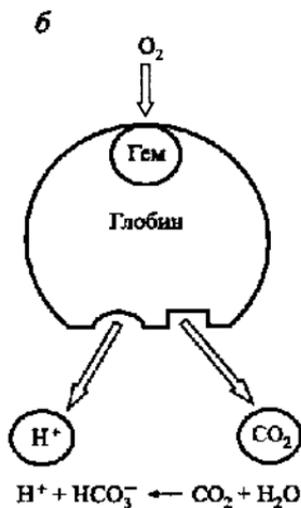
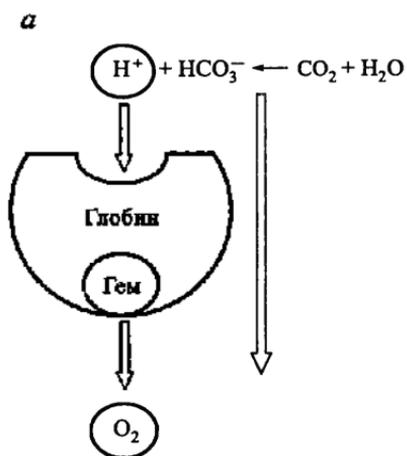
Смещение кривой диссоциации оксигемоглобина при действии основных модуляторов



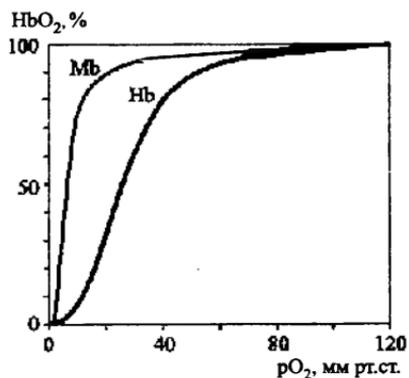
Эффект Вериго – Бора – влияние pH на кривую диссоциации оксигемоглобина

#### Влияние pH на кислородтранспортную функцию крови

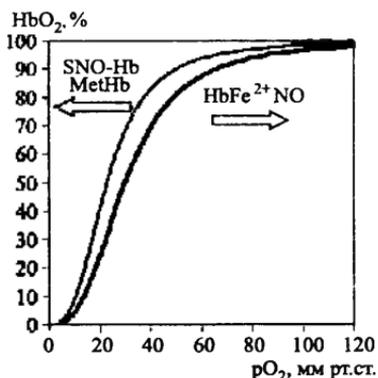
pH	Сродство гемоглобина к O <sub>2</sub>	Содержание O <sub>2</sub> в артериальной крови, мл/л	Содержание O <sub>2</sub> в венозной крови, мл/л	Поступление O <sub>2</sub> в кровь, мл/л
7,2	Уменьшенное	19,2	12,6	6,6
7,4	Нормальное	19,8	14,8	5,0
7,6	Увеличенное	20,0	17,0	3,0



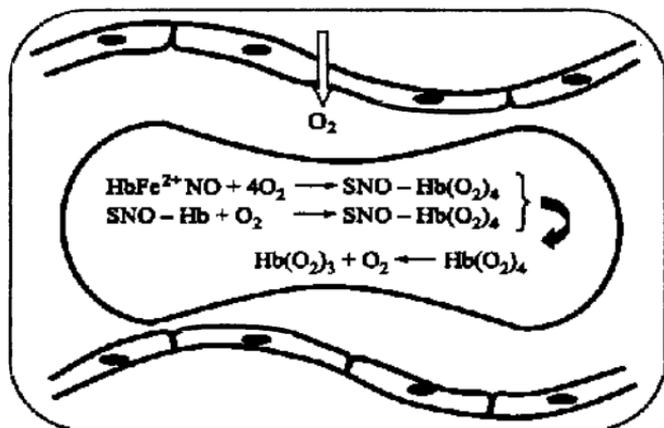
Механизм эффекта Вериго – Бора: связывание ионов  $\text{H}^+$  снижает сродство гемоглобина к кислороду (*а*) и эффекта Холдейна: связывание кислорода обуславливает отдачу ионов  $\text{H}^+$  и  $\text{CO}_2$  (*б*)



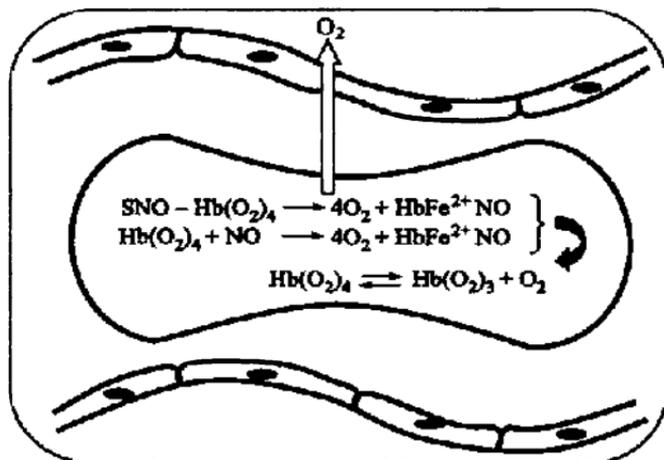
Кривые диссоциации оксигемоглобина (Нб) и оксимиоглобина (Мб)



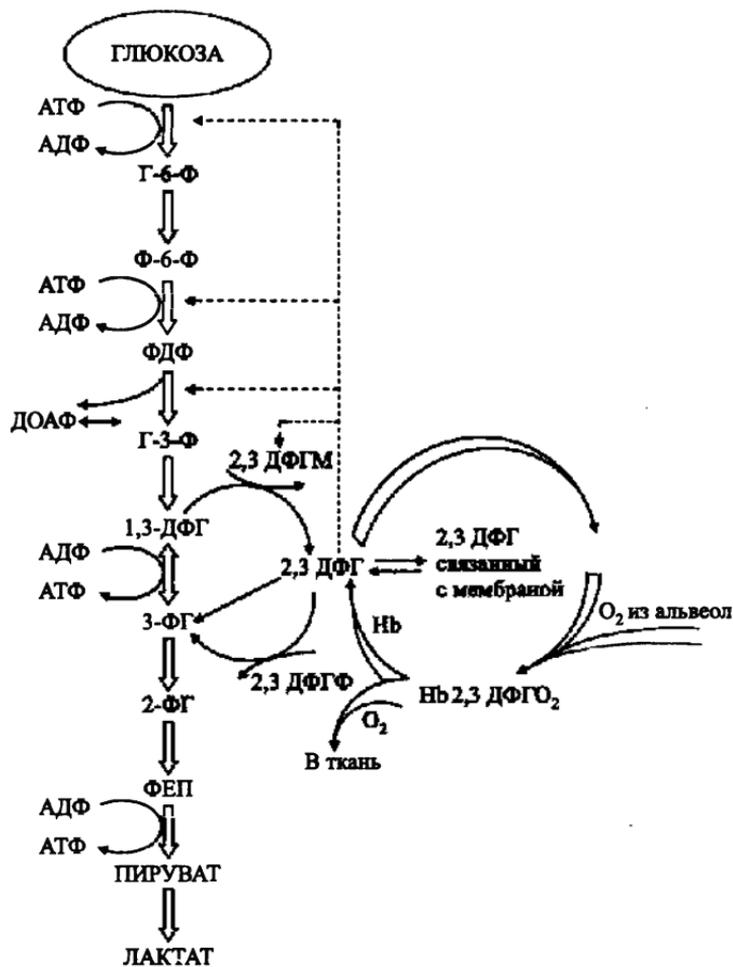
Эффект NO-производных соединений на положение кривой диссоциации оксигемоглобина (MetHb – метгемоглобин; SNO-Hb – нитрозогемоглобин;  $\text{HbFe}^{2+}\text{NO}$  – нитрозилгемоглобин)



Участие NO в оксигенации крови



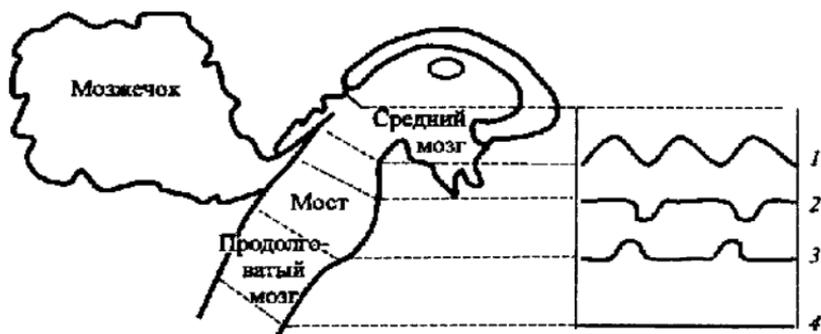
Участие NO в деоксигенации крови



Регуляция синтеза 2,3-дифосфоглицерата во взаимосвязи с процессами оксигенации и деоксигенации гемоглобина:

Г-6-Ф - глюкоза-6-фосфат; Ф-6-Ф - фруктозо-6-фосфат; ФДФ - фруктозо-1,6-дифосфат; Г-3-Ф - глицеральдегид-3-фосфат; 1,3-ДФГ - 1,3-дифосфоглицерат; 3-ФГ - 3-фосфоглицерат; 2-ФГ - 2-фосфоглицерат; ФЕП - фосфоенолпируват; 2,3-ДФГФ - 2,3-дифосфоглицерат-фосфатаза; 2,3-ДФГМ - 2,3-дифосфоглицерат-мутаза

## 7.21. Характер внешнего дыхания при пересечении на различных уровнях ствола мозга



Характер внешнего дыхания при пересечении на различных уровнях ствола мозга:

1 – нормальное; 2 – апнейзис; 3 – гаспинг; 4 – остановка дыхания

## 7.22. Основные механорецепторы легкого

- ♦ Рецепторы растяжения располагаются преимущественно в гладкомышечных элементах дыхательных путей, реагируют на растяжение легкого

- ♦ Ирритантные рецепторы располагаются между эпителиальными клетками в верхних дыхательных путях, реагируют на холодный воздух и едкие вещества (обладают свойствами механо- и хеморецепторов)

- ♦ J-рецепторы (юстакапиллярные) располагаются в альвеолярных стенках около капилляров, обеспечивают быструю реакцию на действие химических веществ, изменение давления интерстициальной жидкости в альвеолах

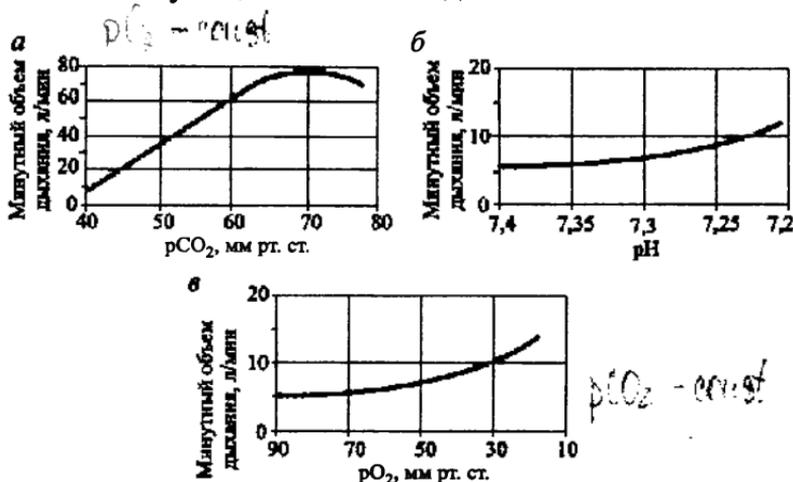
## 7.23. Основные хеморецепторы

Рецепторы	Локализация	Характеристика
Центральные	Вентральная поверхность продолговатого мозга	Реагируют на изменение pH, $pCO_2$
Периферические	Бифуркация сонных артерий, дуга аорты	Реагируют на снижение $pO_2$ и pH, рост $pCO_2$

## 7.24. Структурно-функциональная организация дыхательного центра

- ◆ Кортикальный отдел
- ◆ Лимбический отдел
- ◆ Гипоталамус
- ◆ Пневмотаксический и апнейстический отделы моста
- ◆ Респираторный центр продолговатого мозга: экс- и инспираторные отделы
- ◆ Спинальные мотонейроны дыхательной мускулатуры

## 7.25. Регуляция внешнего дыхания



Регуляция внешнего дыхания (на минутный объем дыхания):

а – эффект  $p\text{CO}_2$  – гиперкапнический стимул; б – показатель pH; в –  $p\text{O}_2$ -гипоксический стимул

## 7.26. Недыхательные функции легких

Функция	Характеристика
1	2
Защитная	Очищение воздуха (клетки мерцательного эпителия, реологические свойства), клеточный (альвеолярные макрофаги, нейтрофилы, лимфоциты), гуморальный (иммуноглобулины, комплемент, лактоферрин, антипротеазы, интерферон) иммунитет, лизозим (серозные клетки, альвеолярные макрофаги)

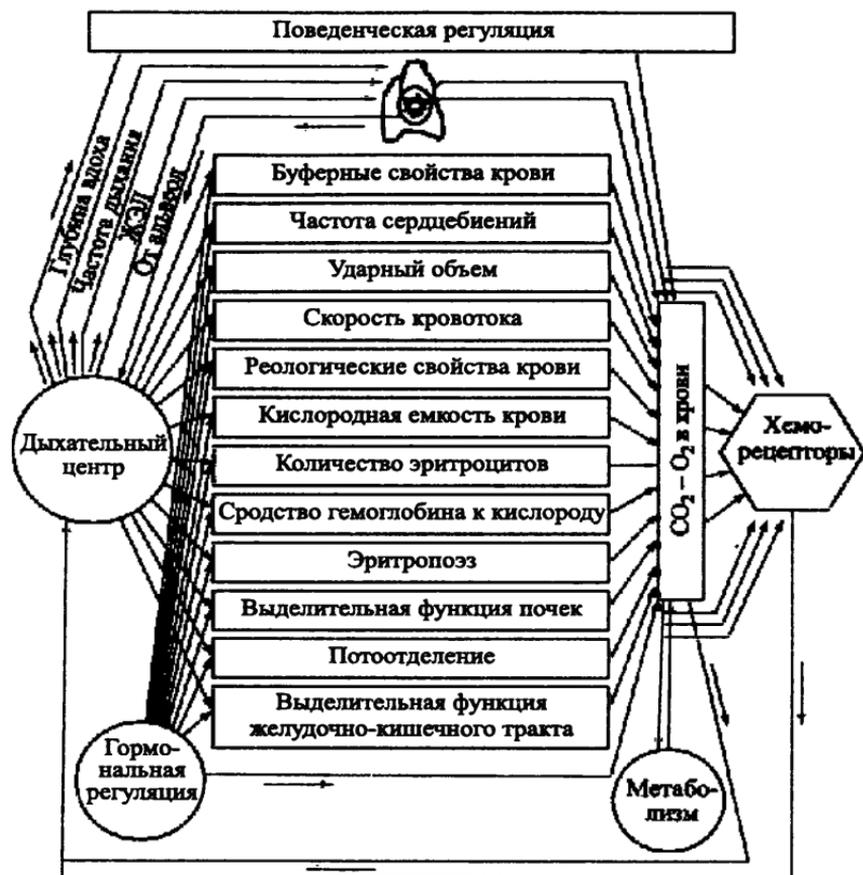
1	2
Детоксикационная	Оксидазная система
Синтез физиологически активных веществ	Брадикинин, серотонин, лейкотриены, тромбоксан $A_2$ , кинины, простагландины, NO
Метаболизм различных веществ	В малом круге инактивируется до 80 % брадикинина, до 98 % серотонина, до 60 % каликреина
Липидный обмен	Синтез поверхностно-активных веществ (сурфактант), синтез собственных клеточных структур
Белковый обмен	Синтез коллагена и эластина («каркас» легкого)
Углеводный обмен	При гипоксии до 1/3 потребляемого $O_2$ на окисление глюкозы
Гемостатическая	Синтез простаглицлина, NO, АДФ, фибринолиз
Кондиционирующая	Увлажнение воздуха
Выделительная	Удаление продуктов метаболизма
Водный баланс	Испарение воды с поверхности, трансапикалярный обмен (перспирация)
Терморегуляция	Теплообмен в верхних дыхательных путях
Депонирующая	До 500 мл крови
Гипоксическая вазоконстрикция	Сужение сосудов легкого при снижении $O_2$ в альвеолах

## 7.27. Нейроэндокринная система легких

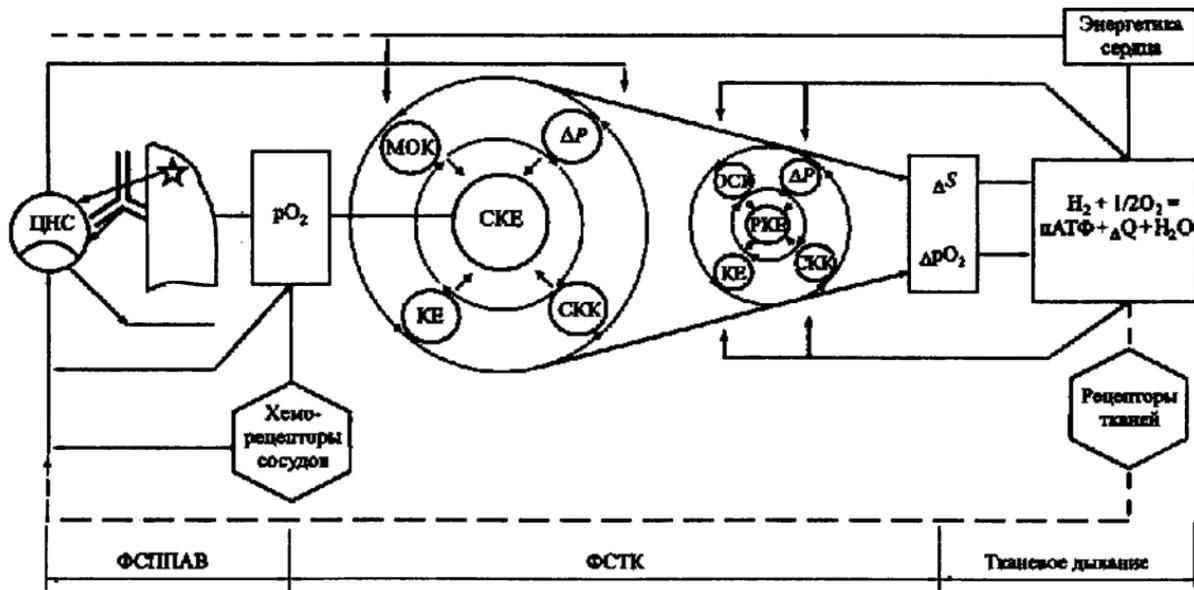
Физиологически активные вещества	Физиологическое действие
1	2
Субстанция P и тахикинины (нейрокинины A и B)	Бронхоконстрикция при малых дозах и бронходилатация при высоких дозах. Стимуляция секреции слизи в дыхательных путях. Усиление ответа нейтрофилов и эозинофилов на хемотаксические агенты. Двухфазное влияние на легочные сосуды: вазодилатация сопровождается вазоконстрикцией
Нейропептид Y	Вазоконстриктор (тонуса легочных и бронхиальных сосудов)
Пептид гистидин-метионин	Вазодилатация, бронходилатация, нейротрансмиттер неадренергических, нехолинергических ингибирующих нервов в бронхиальном дереве

1	2
Вазоактивный интерстициальный пептид	Бронходилатация (регуляция калибра крупных бронхов в большей степени, чем мелких). Вазодилатация (влияние на сосуды легких и большого круга кровообращения). Регуляция секреции жидкости в дыхательных путях. Ингибирование секреции гликопротеина в трахее. Нейромодулирующее действие на холинергическую нейротрансмиссию. Нейротрансмиттер неадренергических холинергических ингибирующих нервов в дыхательных путях
Бомбезин	Системное влияние на метаболизм и рост клеток. Вазоконстриктор (влияние на гладкую мускулатуру легочной артерии)
Пептид, связанный с геном кальцитонина	Вазодилатация, бронхоконстрикция (кокальцигенин)
Кальцитонин	Регуляция обмена кальция в организме. Регулирующее влияние на секреторный процесс других нейроэндокринных клеток
Галанин	Нейромодулирующее действие (уменьшение влияния парасимпатической нервной системы). Ингибирует секрецию слизи, стимулированную субстанцией P
Холецистокинин	Влияние на бронхиальный и сосудистый тонус
Соматостатин	Универсальный ингибитор синтеза белка в клетках. Ингибирует секрецию слизи, стимулированную субстанцией P
Эндотелин	Вазоконстриктор, бронхоконстриктор
Хореонический гонадотропин	Иммуномодулирующее действие, стимуляция выработки половых стероидных гормонов
Дофамин	Уменьшение повышенной проницаемости легочных сосудов
Серотонин	Нейромодулирующее действие на деятельность симпатического и парасимпатического отделов ВНС. Вазоконстриктор, бронхоконстрикторное влияние, усиление секреции бронхиальных желез. Влияние на трансдермальное движение воды и электролитов
Мелатонин	Антиоксидантное действие. Ингибирование экспрессии NO-синтазы в легких. Иммуномодулирующее действие. Синхронизация биологических ритмов. Регуляция тромбоцитарно-сосудистого звена гемостаза

## 7.28. Схема функциональной системы дыхания



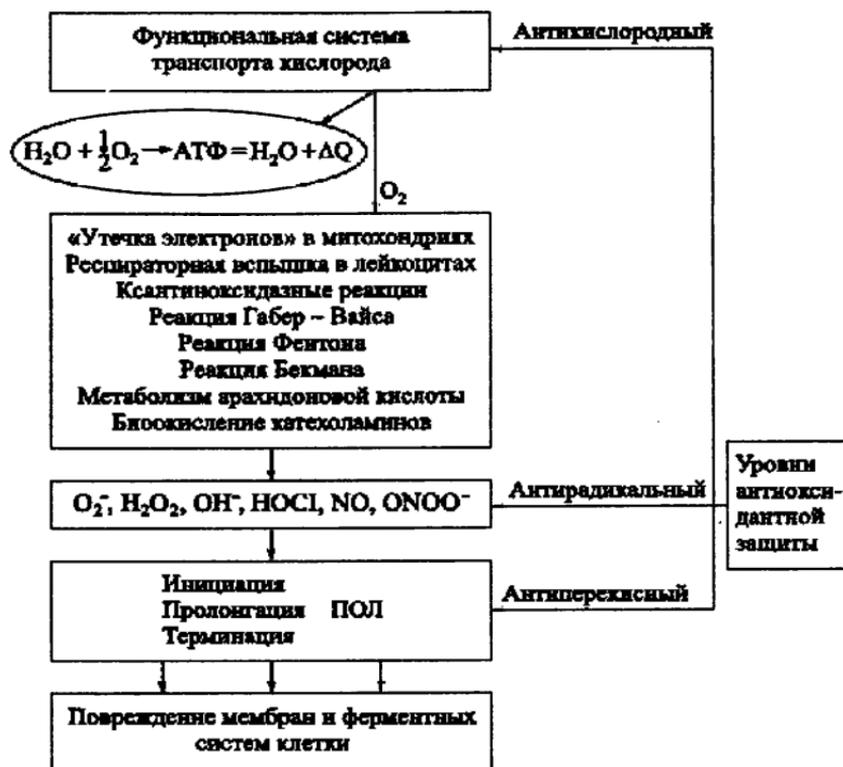
## 7.29. Функциональная система транспорта кислорода



Функциональная система транспорта кислорода:

МОК – минутный объем крови;  $pO_2$  – напряжение кислорода в артериальной крови; КЕ – кислородная емкость; СКЕ – системная кислородная емкость; СКК – средство крови к кислороду; ОСК – объемная скорость кровотока;  $\Delta P$  – градиент сосудистого давления; РКЕ – регионарная кислородная емкость;  $\Delta S$  – площадь диффузий газообмена в капиллярах большого круга;  $\Delta pO_2$  – капиллярно-тканевой градиент напряжения кислорода; ФСППВ – функциональная система поддержания постоянства альвеолярного воздуха; ФСТК – функциональная система транспорта кислорода

## 7.30. Основные уровни организации системы антиоксидантной защиты в организме



## ■ ГЛАВА 8

### ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

#### 8.1. Глоссарий

Физиология пищеварения – раздел физиологии, изучающий основные закономерности, по которым пища, поступившая в желудочно-кишечный тракт (ЖКТ), подвергается физическим и химическим изменениям и содержащиеся в ней питательные вещества всасываются.

**Пищеварение** – совокупность процессов, обеспечивающих гидролиз основных компонентов пищи в ЖКТ до мономеров, их последующее всасывание и перенос во внутреннюю среду организма.

**Гидролиз** – процесс последовательной деполимеризации белков, жиров, углеводов и других компонентов пищи под действием соответствующих ферментов, обеспечивающих расщепление их специфических внутримолекулярных связей.

**Секреторная функция** – совокупность процессов, обеспечивающих образование и выделение железистой клеткой специфического секрета. Общий объем секрета ЖКТ составляет 6–8 л/сут, большая часть его всасывается обратно.

**Протеазы** – группа ферментов (эндопептидазы: пепсин, трипсин, химотрипсин и др.; экзопептидазы: аминопептидаза, карбоксипептидаза, три- и дипептидаза и др.), расщепляющая белки до аминокислот.

**Липазы** – группа ферментов, расщепляющая липиды до моноглицеридов и жирных кислот (эстеразы гидролизуют различные эфиры, например, липаза расщепляет жиры с образованием глицерина и жирных кислот; щелочная фосфатаза гидролизует фосфорные эфиры).

**Карбоангидразы** – группа ферментов, расщепляющая углеводы до моносахаридов (амилазы расщепляют крахмал и гликоген,  $\alpha$ - и  $\beta$ -гликозидазы гидролизуют олиго- и дисахариды с образованием моносахаридов).

**Химус** – смесь компонентов пищи, продуктов гидролиза, пищеварительного секрета, слизи, отторгшихся энтероцитов и микроорганизмов.

**Моторная (двигательная) функция ЖКТ** – координированная сократительная активность поперечно-полосатых и гладких мышц пищеварительного тракта, обеспечивающая физическую трансформацию пищи, ее перемешивание с секретом и продвижение в дистальном направлении.

**Пропульсивно-перистальтические движения** – сокращение циркуляторных мышечных слоев, волнообразно распространяющееся по пищеварительной трубке, что обеспечивает перенос пищевого комка и химуса.

**Непропульсивная перистальтика** – мышечные сокращения, осуществляемые на коротких участках ЖКТ. **Сегментация** – периодическое одновременное сокращение циркуляторных мышечных слоев соседних участков. **Маятникообразное движение** – сокращение продольных мышц на небольших отрезках ЖКТ.

**Перистальтика** – волнообразное сокращение стенок ЖКТ, способствующее передвижению его содержимого к дистальному отделу в результате координированных сокращений продольных и поперечных мышц.

**Антиперистальтика** – волнообразное сокращение стенок пищеварительного тракта, при котором его содержимое передвигается в направлении, обратном обычному. При нормально протекающем процессе пищеварения она наблюдается в толстом кишечнике, что способствует задержке содержимого, его лучшему перемешиванию. В тонкой кишке и желудке данный тип моторики, как правило, не отмечается (исключение – рвота).

**Всасывательная функция** – транспорт продуктов гидролиза, воды, ионов и витаминов из полости пищеварительного тракта через слизистую оболочку во внутреннюю среду организма. Общая площадь всасывающей поверхности кишечника достигает 200 м<sup>2</sup>.

**Конвейерный принцип организации деятельности пищеварительного тракта** – определенная последовательность, этапность, преемственность процессов физической и химической обработки пищи в различных отделах ЖКТ.

**Нейроэндокринная энтеринговая система** – совокупность эндокринных клеток, диффузно расположенных в пищеварительном тракте и образующих несколько десятков физиологически активных веществ с широким спектром действия.

**«Гипофиз» пищеварительной системы** – двенадцатиперстная кишка, место образования наибольшего количества гормонов (А.М. Уголев).

**Типы пищеварения** выделяют в зависимости от источника пищеварительных ферментов: *собственное* (источник ферментов – сам организм, для человека этот тип является основным), *симбионтное* (источник ферментов – микрофлора ЖКТ, существует у человека, но наиболее выражена у жвачных животных), *аутолитическое* (внешний источник ферментов – сама пища).

**Адаптация деятельности пищеварительных желез к различным пищевым веществам** – соответствие объема и состава пищеварительного секрета по составу и количеству принятой пищи, что обеспечивает наиболее эффективный гидролиз пищевого субстрата.

**Изолированный желудочек** – экспериментальный метод исследования секреции желудочных желез, при котором хирургическим путем отделяется часть желудка путем полной перерезки стенок фундального отдела (изолированный желу-

дочек по Р. Гейденгайну) или с сохранением серозно-мышечного мостика между желудком и изолированным желудочком с сохранением иннервации (изолированный желудочек по И.П. Павлову).

**Жевание** – рефлекторная координированная деятельность жевательных мышц, зубов верхней и нижней челюсти и других мышц полости рта, в результате которой осуществляется физическая (измельчение) обработка пищи.

**Саливация (слюноотделение)** – выделение слюнными железами особого секрета (слюны).

**Минерализующая функция слюны** – способность данного секрета цементировать трещины и дефекты эмали зубов, способствуя их восстановлению. Осуществляется благодаря ионам кальция и фосфора в перенасыщенном растворе (их концентрация в 2 раза выше, чем в крови). Выдвинута гипотеза о *мицеллярной коллоидной структуре слюны* (В.К. Леонтьев и др.), согласно которой данный секрет представляет собой коллоидную систему, состоящую из мицелл, самопроизвольно образующихся на основе кальция и фосфата.

**Глотание** – последовательность координированных произвольных и непроизвольных (рефлекторных) движений, обеспечивающих продвижение содержимого из полости рта в глотку, пищевод и желудок.

**Гастроэзофагальный рефлюкс** – процесс попадания содержимого желудка в пищевод. Вследствие этого возникает чувство изжоги.

**Желудочно-пищеводный рефлюкс** – рефлекторный процесс передвижения пищи из желудка в пищевод в обратном (антифизиологическом) направлении.

**Ахалазия** – нарушение моторной функции пищевода, проявляющееся в его недостаточной перистальтике.

**Гастриксин (пепсин С)** – протеолитический фермент секрета желудка, проявляющий максимальную активность при рН, равном 3,0–3,2. Он активнее пепсина гидролизует гемоглобин и не уступает пепсину в скорости гидролиза яичного белка. Пепсин и гастриксин обеспечивают 95 % протеолитической активности желудочного сока. Его количество в желудочном секрете составляет 20–50 % от количества пепсина.

**Пепсин-В (парапепсин I, желатиназа)** – протеолитический фермент, активируется с участием катионов кальция, отличается от пепсина и гастриксина более выраженным желатиназным действием (расщепляет белок, содержащийся в сое-

динительной ткани, – желатину) и менее выраженным действием на гемоглобин. Выделяют также пепсин А – очищенный продукт, полученный из слизистой оболочки желудка свиньи.

**Химозин (реннин)** – фермент желудка, который в большей степени, чем пепсин, створаживает молоко.

**Желудочная слизь** – компонент содержимого желудка, состоящий из гликопротеидов и бикарбоната. Играет важную роль в защите слизистой оболочки от повреждающего действия соляной кислоты и ферментов желудочного секрета.

**Пейсмекерный центр желудка** – водитель ритма, определяющий частоту сокращений гладкомышечных элементов стенки желудка, расположен в большой кривизне.

**Мозговая (сложнорефлекторная) фаза секреции желудка** – усиление секреции, обусловленное приемом пищи, ее видом и запахом, воздействием на рецепторы рта и глотки, актами жевания и глотания (стимулируется условными рефлексами, сопровождающими прием пищи). Доказана в опытах с мнимым кормлением по И.П. Павлову (эзофаготомированная собака с изолированным желудком, сохранявшим иннервацию), пища в желудок не попадала, но наблюдалась обильная желудочная секреция.

**Желудочная (нейрогуморальная) фаза секреции желудка** – рост секреции, вызываемый непосредственным действием пищи (продуктов гидролиза белков, ряда экстрагирующих веществ) на слизистую желудка.

**Кишечная фаза секреции желудка** – стимуляции секреции, наступающая при поступлении в кишечник содержимого из желудка, определяется рефлекторными влияниями, возникающими при раздражении рецепторов двенадцатиперстной кишки, и гуморальными влияниями, вызываемыми всасавшимися продуктами расщепления пищи. Ее усиливает гастрин, а поступление кислой пищи ( $\text{pH} < 4$ ), жира – тормозит.

**Холецистокинин** – гормон, который стимулирует выделение богатого ферментами секрета, а также усиливает кровоток и метаболизм поджелудочной железы. Его высвобождение из слизистой двенадцатиперстной кишки стимулируют прохождение пищи (особенно продуктов гидролиза белков и жиров) по двенадцатиперстной и тощей кишкам, соляная кислота и углеводы.

**Энтерокиназа** – фермент, который вырабатывается энтероцитами двенадцатиперстной кишки и инициирует переход трипсиногена и химотрипсиногена в активное состояние.

**Гепатобилиарная система** – структуры, в которых происходит процесс желчеобразования и желчевыделения. Желчь постоянно выделяется гепатоцитами в просвет желчных капилляров, желчных протоков, объединяемых в единый печеночный проток, а далее накапливается в желчном пузыре, где осуществляются процессы реабсорбции и секреции.

**Желчь** – жидкий секрет, продуцируемый клетками гепатобилиарной системы. В ее состав входят вода, желчные кислоты, желчные пигменты, холестерол, неорганические соли, а также ферменты (фосфатазы), гормоны (тироксин). Желчь также содержит некоторые продукты обмена веществ, яды, лекарственные вещества, поступившие в организм, и др. Объем ее суточной секреции составляет 0,5–1 л.

**Секретин** – гормон, вызывающий выделение большого количества секрета поджелудочной железы, богатого  $\text{HCO}_3^-$ , но бедного ферментами. Совместно холецистокинин и секретин (при приеме пищи) действуют сильнее, чем по отдельности.

**Пристеночное (мембранное) пищеварение** – процесс ферментативного расщепления питательных веществ ферментами, расположенными в гликокаликсе и на апикальных мембранах энтероцитов. При этом ферменты фиксированы и их активные центры ориентированы определенным образом, происходит создание пространственной организации ферментативного ансамбля. Особенности пристеночного пищеварения: ферменты фиксируются на клеточных мембранах ворсинок; энтеропептидаза вырабатывается клетками слизистой и активирует трипсиноген непосредственно у стенки кишечника.

**Системообразующий фактор функциональной системы питания** – полезный приспособительный результат, определяющий оптимальный уровень питательных веществ для метаболизма организма, под которым понимают определенное содержание белков, аминокислот, глюкозы, липидов, нейтрального жира, жирных кислот и других веществ в крови человека. Данная функциональная система включает следующие подсистемы: 1) функциональную систему физической и химической обработки пищи, конечный результат деятельности которой заключается в превращении пищи в простейшие компоненты (аминокислоты, жирные кислоты, моносахара и др.); 2) функциональную систему всасывания, определяющую процессы транспорта в кровеносное русло различных простейших компонентов питательных веществ; 3) функциональную систему выведения продуктов экскреции и неусвоенных элементов пищи, завершающуюся актом дефекации.

**Бисфинктерный рефлекс** – рефлекторный процесс, обеспечивающий согласованность работы илеоцекального и пилорического сфинктеров, а именно одновременное их расслабление.

**Стеаторея** – повышенное содержание в каловых массах жира, жирных кислот.

**Дефекация** – процесс удаления каловых масс из толстой и прямой кишки, реализуемый за счет перистальтических движений гладкой мускулатуры их стенок и расслабления внутреннего и наружного сфинктера.

**Пищевой центр** – функциональное объединение нейронов, расположенных на различных уровнях ЦНС и формирующих оптимальный уровень питательных веществ. Основной его структурой является гипоталамус, который, взаимодействуя с другими элементами ЦНС (ретикулярной формацией, лимбическими структурами, корой полушарий), формирует соответствующее пищевое поведение.

**Пищевая мотивация** – совокупность поведенческих действий организма, связанных с поиском и потреблением пищи.

**Аппетит** – субъективное ощущение, связанное с потребностью в пище, регулирующее ее поступление в организм. При длительном лишении пищи аппетит переходит в ощущение *голода* (субъективно и объективно ощущаемая усиленная потребность в пище).

**Насыщение** – субъективно и объективно ощущаемое чувство полного удовлетворения потребности в пище.

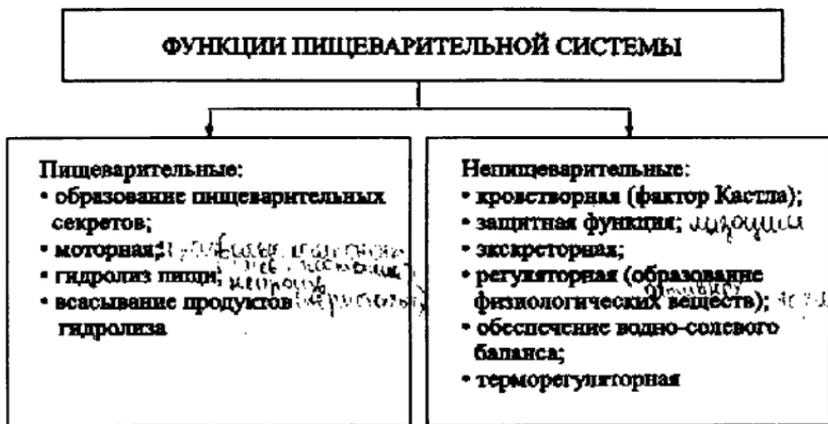
**Лептин** – протеид (молекулярная масса 16 кДа), секретруемый жировыми клетками, циркулирующий в крови в свободной и связанной формах. Повышает расход энергии, активирует метаболизм жиров и глюкозы, снижает аппетит, а также угнетает пищедобывательное поведение путем либо прямого влияния, либо активации специфических структур в ЦНС (нейроны, содержащие проопиомеланокортин).

**Грелин** – гормон, образуемый в желудке и действующий на нейроны гипоталамуса, содержащие нейропептид-У, который усиливает аппетит. Он является пептидом, состоящим из 28 аминокислот, стимулирующим секрецию соматотропного гормона в гипофизе. Это фактор регуляции потребления пищи, который необходим для обеспечения достаточного поступления питательных веществ в процессе роста, сигнализирует о голодании, тем самым способствуя увеличению приема пищи и, соответственно, массы тела, т.е. является орексигенным гормоном.

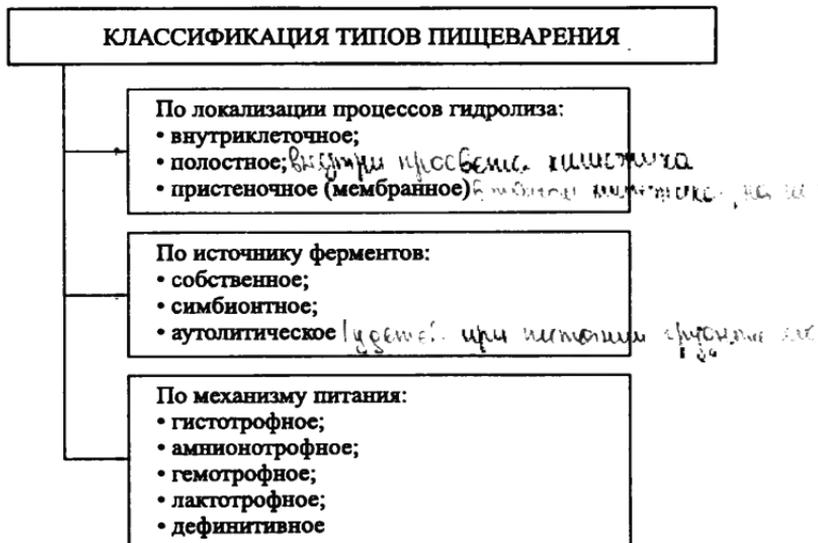
**Анорекия** – снижение или полное отсутствие аппетита при наличии физиологической потребности в пище.

**Булимия** – значительное повышение аппетита, выражающееся в неудержимом влечении к приему пищи.

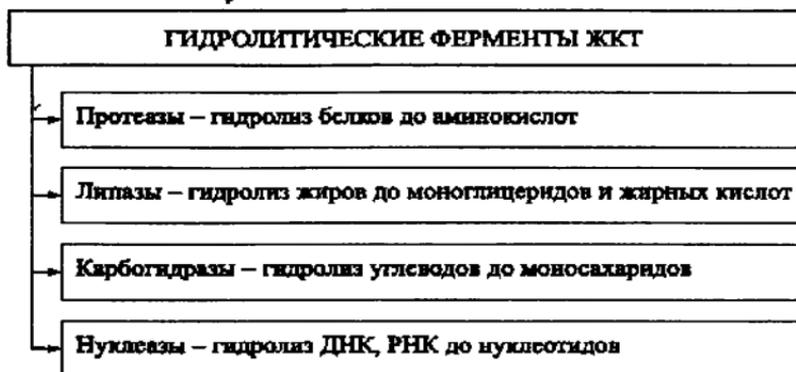
## 8.2. Функции пищеварительной системы



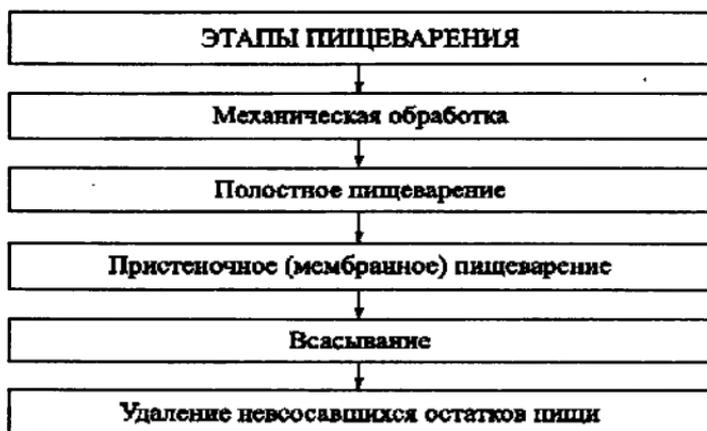
## 8.3. Классификация типов пищеварения



## 8.4. Гидролитические ферменты ЖКТ



## 8.5. Этапы пищеварения



## 8.6. Нейроэндокринная энтеринавая система

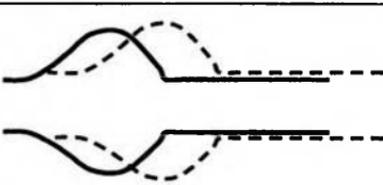
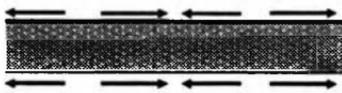
желудочно-кишечного тракта — это часть нервной системы, которая регулирует пищеварение и выделение ферментов.

Вещество	Главное место выработки	Основные физиологические эффекты
1	2	3
Гастрин I и II (полипептид из 17 и 34 аминокислот)	G-клетки привратника и двенадцатиперстной кишки	Увеличивает желудочную секрецию (главным образом соляной кислоты), усиливает моторику привратника, замедляет эвакуацию химуса из желудка

1	2	3
Секретин (полипептид из 12 аминокислот)	S-клетки двенадцатиперстной и тощей кишки	Усиливает секрецию панкреатического секрета и желчи, содержание бикарбоната (антагонист гастрина)
*Холецистокинин (панкреозимин)	Двенадцатиперстная кишка	Стимулирует опорожнение желчного пузыря и секрецию панкреатического секрета, богатого ферментами
*Мотилин	Двенадцатиперстная кишка	Усиливает моторику различных отделов ЖКТ
Желудочно-ингибирующий пептид	Двенадцатиперстная кишка	Тормозит секреторную активность и моторику желудка, стимулирует секрецию кишечника
*Вазоинтестинальный пептид	Двенадцатиперстная кишка	Повышает кровоток в пищеварительном тракте
Бульбогастрон	Луковица двенадцатиперстной кишки	Гипотетический антагонист гастрина
Энтерогастрон	Двенадцатиперстная кишка	Тормозит секреторную активность и моторику желудка
*Вилликинин	Двенадцатиперстная и подвздошная кишки	Стимулирует ритмические сокращения ворсинок
*Соматостатин	Желудок, проксимальный отдел тонкой кишки, поджелудочная железа	Подавляет секрецию гастрина, инсулина, глюкагона
Панкреатический полипептид	Поджелудочная железа	Ингибирует выделение поджелудочного секрета
Гастрон	Антральный отдел желудка	Снижает кровоток в желудке
Дуокринин	Антральный отдел желудка	Стимулирует активность бруннеровых желез
Бомбезин	Желудок и проксимальный отдел тонкой кишки	Стимулирует секрецию поджелудочной железы, сокращение желчного пузыря, усиливает высвобождение гастрина

1	2	3
Энкефалины (эндорфины)	Проксимальный отдел тонкого кишечника и поджелудочная железа	Широкий спектр действия через аденилатциклазный и кальцевый механизмы
Субстанция Р	Тонкий кишечник	Активирует моторику ЖКТ
Глюкагон	Поджелудочная железа	Ингибирует секреторную функцию поджелудочной железы, тормозит моторику желудка и тонкой кишки, стимулирует выход желчи

## 8.7. Моторная функция ЖКТ

Тип двигательной активности	Отдел	Функция
 <p>Перистальтика</p>	Пищевод Желудок Тонкий кишечник	Пропульсивная – передвижение пищевых масс; непропульсивная – перемешивание пищевых масс
 <p>Ритмическая сегментация</p>	Тонкий и толстый кишечник	Перемешивание
 <p>Маятниковобразные движения</p>	Тонкий и толстый кишечник	Продольное смещение стенки кишечника относительно химуса
 <p>Тоническое сокращение</p>	Сфинктеры пищеварительного тракта	Препятствие передвижению химуса, функциональное разделение отделов

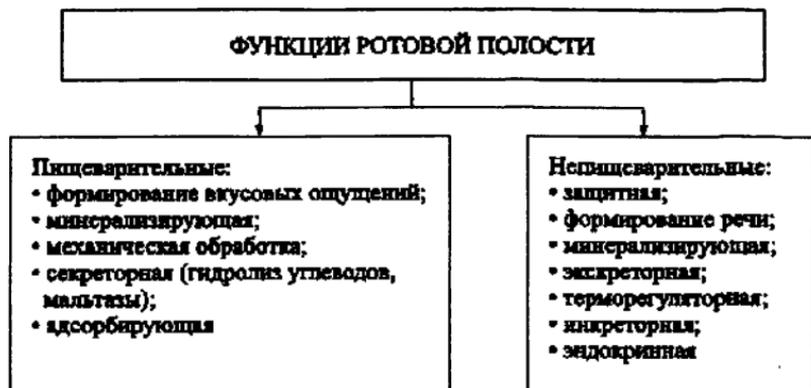
## 8.8. Механизмы регуляции пищеварительной системы

Отдел ЖКТ	Нервный компонент	Гуморальный компонент	Местный компонент
Ротовая полость	+++	-	+
Глотка	++	-	+
Пищевод	+	-	++
Желудок	+++	+++	++
Двенадцатиперстная кишка	+++	+++	++
Тонкий кишечник	++	++	+++
Толстая кишка	+	-	+++

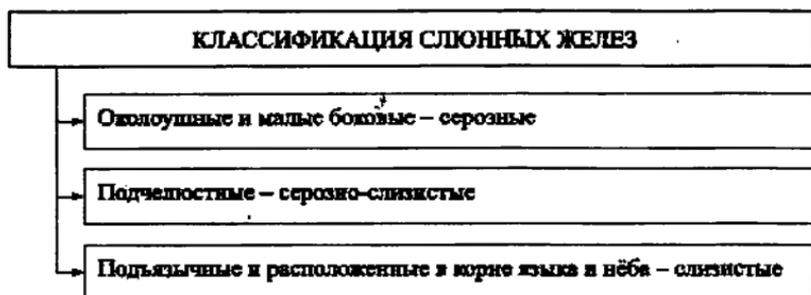
## 8.9. Методы исследования ЖКТ

Функции ЖКТ	Методы
Оценка функции ротовой полости	Мастикациография (движения нижней челюсти) Гнатодинамометрия (давление на ткани зуба) Рентгенокинематография Электромастикациография Катетеризация слюнных желез (капсула Лешли – Красногорского)
Оценка акта глотания	Манометрия рН-метрия Рентгенокинематография
Оценка секреции желудка	Хронический эксперимент (опыт «мнимого кормления», методика изолированного желудочка, эзофаготомия, наложение фистулы) Зондовые методы рН-метрия
Оценка моторной функции желудка	Баллонотензогастрография Манометрия, тонометрия Электрогастромиография Радиотелеметрия Рентгенокинематография, эндоскопия
Оценка функции тонкого и толстого кишечника	Рентгенокинематография, эндоскопия Зондовые методы Электрогастромиография Радиотелеметрия

## 8.10. Функции ротовой полости

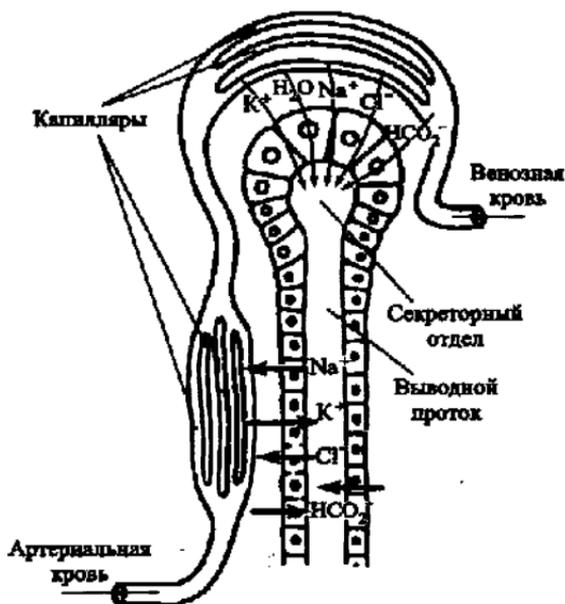


## 8.11. Слюнные железы



### Основные компоненты слюны

Показатели	Характеристика
Количество, мл/сут	500–1000
Скорость секреции, мл/мин	0,1–2,0 (в покое) 0,5–6,0 (при стимулировании)
Удельный вес, г/мл	1,002–1,020
pH, ед.	6,2–7,4
Белок общий, г/л	3,86 (1,56–6,30)
Амилаза	10 % кристаллической амилазы
Лизоцим, мг/сут	1,7 ± 0,2



Транспорт ионов и глюкозы в околоушной слюнной железе

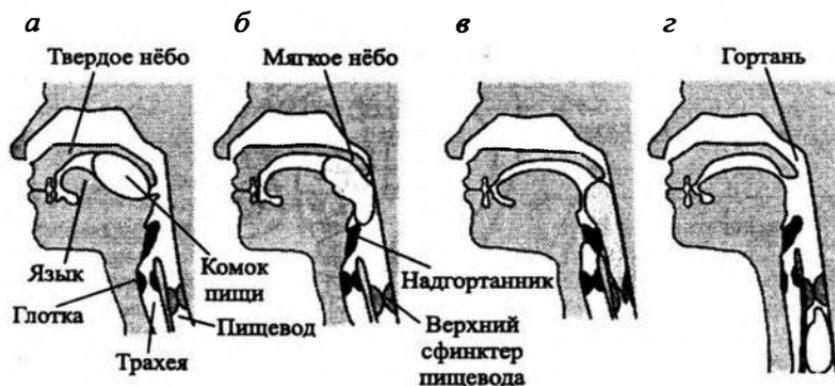
### Образование слюны

Компонент	Первичный секрет (фильтрация, секреция)	Вторичный секрет (реабсорбция, секреция)
Na <sup>+</sup> , ммоль/л	140	10–130
K <sup>+</sup> , ммоль/л	10	20–130
Cl <sup>-</sup> , ммоль/л	110	20–80
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , ммоль/л	40	30–50

## 8.12. Глотание

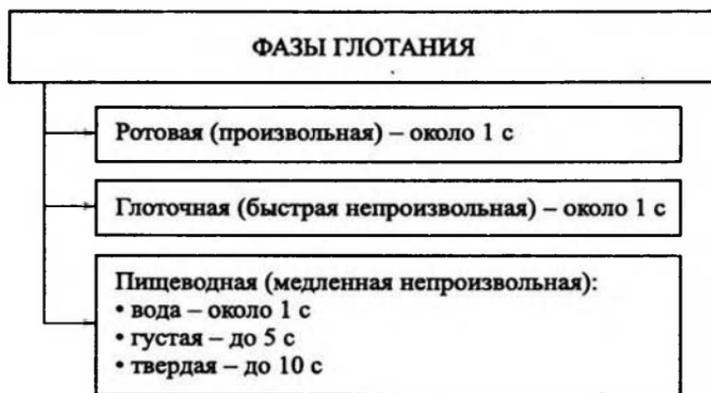
### ЭНДОКРИННАЯ ФУНКЦИЯ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ

- ◆ Паротин (регуляция ионов Ca<sup>2+</sup> в организме)
- ◆ Фактор роста нервов
- ◆ Эпидермальный фактор роста
- ◆ Содержится в высокой концентрации фактор свертывающего и антисвертывающего механизмов крови, ряд факторов, влияющих на процессы регенерации, обменные процессы печени, функцию желудка и др.

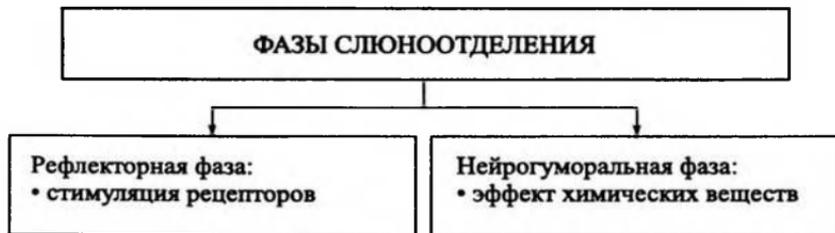


Движение пищи в процессе глотания:

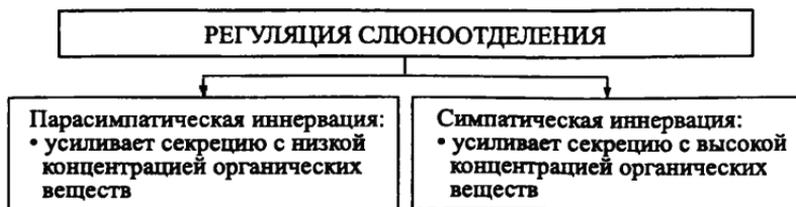
*a* – исходное состояние; *б* – ротовая фаза; *в* – глоточная фаза; *г* – пищеводная фаза



Фазы глотания

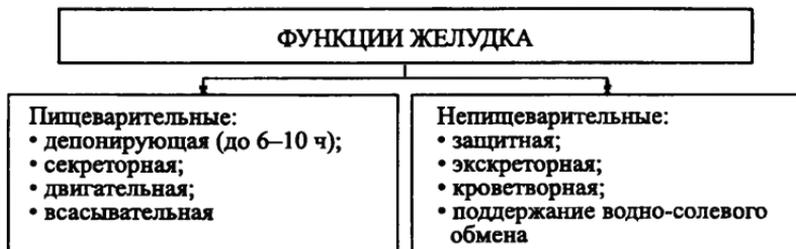


Фазы слюноотделения

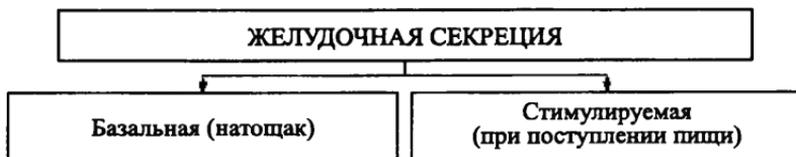


Регуляция слюноотделения

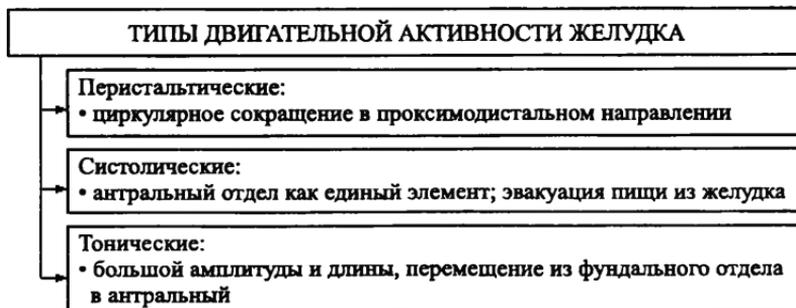
### 8.13. Участие желудка в пищеварении



Функции желудка



Желудочная секреция



Типы двигательной активности желудка



- 1 ♦ Создание оптимума рН для проявления ферментативных свойств пепсинов *пероцирование → активация*
- 2) ♦ Защитная функция *(вакцинопротекторная функция)*
- ♦ Регуляция моторики желудка и двенадцатиперстной кишки
- ♦ Стимуляция секреции энтерокиназы *(осуществляется в слизистой желудка и кишечника)*

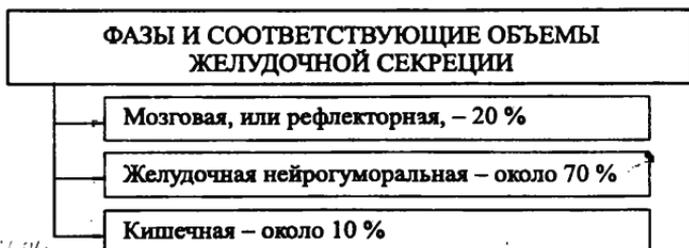


Активация пепсина в желудке

## ФУНКЦИЯ ЖЕЛУДОЧНОЙ СЛИЗИ

(коллоидный раствор гликопротеинов и протеогликанов)

- ♦ Защищает слизистую желудка от действия секрета желудка
- ♦ Адсорбирует и ингибирует ферменты
- ♦ Нейтрализует соляную кислоту
- ♦ Усиливает эффективность протеолиза
- ♦ Кроветворная функция (фактор Кастла/гастромукопротенд)



Фазы и соответствующие объемы желудочной секреции

## Регуляция желудочной секреции

Активаторы	Ингибиторы
Блуждающий нерв	Симпатический нерв
Ацетилхолин <sup>HCl/E</sup>	Адреналин <sup>HCl</sup>
Гастрин <sup>HCl/E</sup>	Секретин <sup>HCl</sup>
Гистамин <sup>HCl/E</sup>	Простагландины (ПГЕ <sub>2</sub> ) <sup>HCl</sup>
Продукты гидролиза белков	Глюкагон <sup>HCl</sup>
Холецистокинин <sup>E</sup>	Холецистокинин <sup>HCl</sup>
Секретин <sup>E</sup>	ЖИП, ВИП <sup>HCl</sup>
$\beta$ -адреномиметики <sup>E</sup>	Серотонин <sup>HCl</sup>
Глюкокортикоиды	Энтерогастрон <sup>HCl/E</sup>
Кинины	Бульбагастрон <sup>HCl/E</sup>
Ярость, злость	pH в антруме ниже 2,5 <sup>HCl</sup>
	Страх, тоска

Примечание: E – эффект по отношению к ферменту; HCl – эффект по отношению к соляной кислоте.

## 8.14. Участие поджелудочной железы в пищеварении

### Основные компоненты секрета поджелудочной железы

Показатели	Характеристика
Количество, мл/сут	1500–2000
Удельный вес, г/мл	1,005–1,014
pH, ед.	8,6–9,0
Вода, %	98,7
Электролиты	$\text{HCO}_3^-$ – до 150 ммоль/л, а также $\text{Ca}^{2+}$ , $\text{Mg}^{2+}$ , $\text{Zn}^{2+}$ , $\text{HPO}_4^{2-}$ , $\text{SO}_4^{2-}$
Протеазы	Трипсин, химотрипсин, карбоксипептидаза А и В, эластаза
Липазы	Липаза, фосфолипаза, холестеролипаза, лецитиназа
Амилазы	$\alpha$ -амилаза
Эндонуклеазы	Рибонуклеаза, дезоксирибонуклеаза

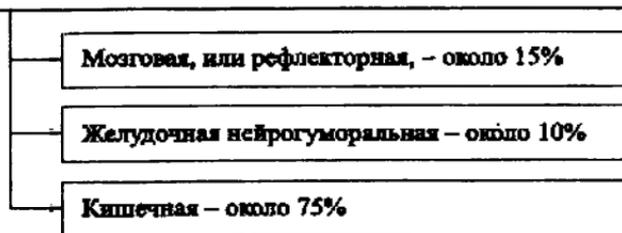
## Гидролитическое действие ферментов поджелудочной железы

Фермент	Участок гидролиза
<b><i>Протеолитические</i></b>	
Эндопептидазы	Внутренние пептидные связи между соседними аминокислотными остатками
Трипсин	Пептидные связи между остатками основных аминокислот
Химотрипсин, эластаза	Пептидные связи между остатками ароматических аминокислот, остатками гидрофобных аминокислот в эластине, концевые пептидные связи
Экзопептидазы	Катализируют отщепление аминокислотных остатков с аминного или карбоксильного конца молекулы белка или пептида
Карбоксипептидазы А и В	COOH-конец (А/В – неосновные/основные аминокислоты)
Аминопептидазы	N-конец
<b><i>Амилитические</i></b>	
$\alpha$ -Амилаза	$\alpha$ -1,4-гликозидные связи в полимерах глюкозы
<b><i>Липолитические</i></b>	
Липаза	Эфирные связи в положениях 1 и 3 триглицеридов
Фосфолипаза А <sub>2</sub>	Эфирные связи в положении 2 фосфоглицеридов
Холестеролаза	Эфирные связи в эфирах холестерина
<b><i>Нуклеотические</i></b>	
Рибонуклеаза	Фосфодиэфирные связи между нуклеотидами в рибонуклеиновых кислотах



Активация протеолитических ферментов поджелудочной железы

### ФАЗЫ И СООТВЕТСТВУЮЩИЕ ОБЪЕМЫ СЕКРЕЦИИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ СЕКРЕЦИИ



Фазы и соответствующие объемы секреции поджелудочной железы

#### Регуляция секреции поджелудочной железы

Активаторы	Ингибиторы
Блуждающий нерв	Симпатический нерв
Секретин	Соматостатин
Холецистокинин	Кальцитонин
Гастрин	Глюкагон
Ацетилхолин	Норадреналин
Серотонин	Желудочноингибирующий пептид
Соляная кислота	Вазопрессин
Бомбезин	АКТГ
Инсулин	Панкреатический полипептид
Вазоинтестинальный пептид	Энкефалины
Соли желчных кислот	Вазоинтестинальный пептид
Продукты гидролиза	Субстанция Р

## 8.15. Участие печени и желчного пузыря в пищеварении

#### Основные компоненты желчи

Показатели	Характеристика
1	2
Количество, мл/сут	1000–1800
Удельный вес, г/мл	1,026–1,048 (1,008–1,015 печеночная)
pH, ед.	6,0–7,0 (7,3–8,0 печеночная)

Окончание табл.

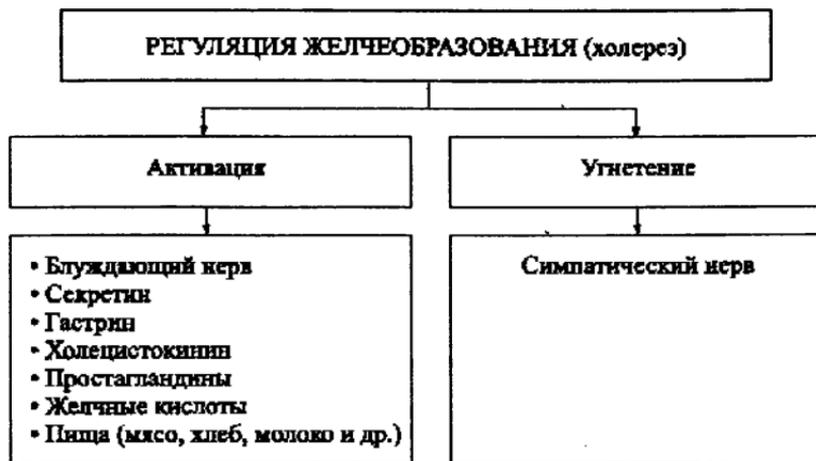
1	2
Вода, %	92,0 (97,5 печеночная)
Электролиты	$\text{HCO}_3^-$ , $\text{Ca}^{2+}$ , $\text{Mg}^{2+}$ , $\text{Zn}^{2+}$ , $\text{Cl}^-$
Желчные кислоты	3–45 ммоль/л
Холестерол	1,6–8,3 ммоль/л
Фосфолипиды	0,3–11,0 ммоль/л
Желчные пигменты	0,8–3,2 ммоль/л

### Образование желчи

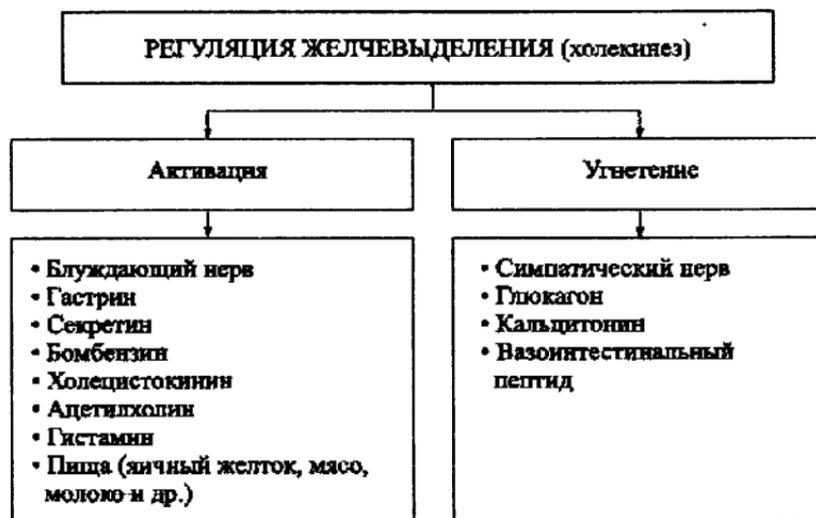
Клетки	Процент	Функции
Гепатоциты	66,6 %	Секреция желчи (транс- и интерцеллюлярная фильтрация)
Эпителиальные клетки желчных протоков	33,3 %	Реабсорбция электролитов, секреция $\text{HCO}_3^-$ , $\text{H}_2\text{O}$

### Сравнительная характеристика желчи в печени и желчном пузыре

Показатель	Печень	Желчный пузырь
Осмолярность, моль/кг $\text{H}_2\text{O}$	284,0	281,0
$\text{Na}^+$ , ммоль/л	146,0	209,0
$\text{K}^+$ , ммоль/л	4,8	12,8
$\text{Ca}^{2+}$ , ммоль/л	2,6	10,8
$\text{Cl}^-$ , ммоль/л	105,0	66,0
$\text{HCO}_3^-$ , ммоль/л	30,0	19,0
Желчные соли, ммоль/л	13,0	75,0
Фосфолипиды, ммоль/л	3,2	26,0
Билирубин, ммоль/л	1,1	5,0
Холестерин, ммоль/л	4,6	10,4
pH, ед	7,15	6,89



Регуляция желчеобразования



Регуляция желчевыделения

### ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ ЖЕЛЧИ

- ◆ Эмульгирование жиров
- ◆ Активация липолитических ферментов
- ◆ Растворение продуктов гидролиза жира

- ◆ Всасывание продуктов липолиза и жирорастворимых витаминов
- ◆ Стимуляция моторной и секреторной функции тонкого кишечника
  - ◆ Регуляция секреции поджелудочной железы
  - ◆ Нейтрализация кислого химуса, инактивация пепсина
  - ◆ Защитная функция
  - ◆ Создание оптимальных условий для фиксации ферментов на энтероцитах
    - ◆ Стимуляция пролиферации энтероцитов
    - ◆ Нормализация кишечной флоры (ингибирует гнилостные процессы)
      - ◆ Экскреция (билирубин, порфирин, холестерол, ксенобиотики)
      - ◆ Обеспечение иммунитета (секреция иммуноглобулина А)

## ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ ПЕЧЕНИ

- ◆ Детоксикационная (расщепление физиологически активных соединений, продукция мочевой кислоты, мочевины из более токсических соединений), фагоцитоз купферовскими клетками
  - ◆ Регуляция углеводного обмена (конверсия глюкозы в гликоген, гликогенолиз)
  - ◆ Регуляция липидного метаболизма (синтез триглицеридов и холестерина, экскреция холестерина в желчь, образование кетоновых тел из жирных кислот)
    - ◆ Синтез белков (альбумин, транспортные белки плазмы, фибриноген, протромбин и др.)
      - ◆ Образование желчи

### 8.16. Участие кишечника в пищеварении

#### Мембранное пищеварение:

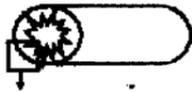
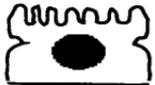
- 1) абсорбированные ферменты (гликокаликс); 2) собственно кишечные ферменты (мембрана энтероцитов):
  - оптимальная ориентация ферментов;
  - гидролиз олигомеров (около 90 %)

### Основные компоненты секрета тонкого кишечника

Показатель	Характеристика
Количество, мл/сут	Около 1000,0
Скорость секреции, мл/мин	0,43 (0,17–0,70)
Удельный вес, г/мл	1,007–1,010
pH, ед.	6,51 (5,07–7,07)
Вода, %	98,7

### Основные компоненты секрета толстого кишечника

Показатель	Характеристика
Количество, мл/сут: средний отдел нижний отдел	840,0 (270,0–1550,0) 555,0 (420,0–705,0)
Скорость секреции, мл/мин: средний отдел нижний отдел	0,56 (0,18–1,05) 0,37 (0,28–0,47)
pH, ед.: верхний отдел средний отдел нижний отдел	6,1 7,05 (6,77–7,21) 7,23 (7,16–7,31)
Вода, %	90,5 (86,4–93,9)

Фрагмент	Структура	Относительная площадь	Площадь, м <sup>2</sup>
	Цилиндрический отдел кишечника	1	0,33
	Круговые складки	3	1
	Ворсинки	30	10
	Микроворсинки	600	200

Характеристика поверхности слизистой тонкого кишечника

## НОРМАЛЬНАЯ МИКРОФЛОРА – ЭУБИОЗ

*Bifidum bacterium, Bacteroides* (90 %)

Молочно-кислые бактерии, кишечная палочка, стрептококки, спороносные анаэробы (10 %)

Нормальная микрофлора

### ФУНКЦИИ МИКРОФЛОРЫ ТОЛСТОГО КИШЕЧНИКА

◆ Механическая защита слизистой оболочки (за счет completeness гликолипидов стенки бактерий гликопротеинам мембран энтероцитов)

◆ Ингибирование патогенных и условно-патогенных микроорганизмов:

- конкуренция в борьбе за нутриенты;
- образование органических кислот и многоатомных спиртов;
- продукция бактериоцидов, водорода пероксида;
- снижение pH в просвете кишки

◆ Синтез ферментов:

- гликозидаз ( $\alpha$ - и  $\beta$ -гликозидазы,  $\alpha$ - и  $\beta$ -галактозидазы,  $\beta$ -глюкуронидазы, гемицеллюлазы), расщепляющих не-всасывающиеся углеводы;
- протеаз, разрушающих (инактивирующих) пищеварительные ферменты;
- липаз, завершающих гидролиз жиров

◆ Синтез витаминов К, В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>

◆ Детоксикация экзогенных субстратов за счет биотрансформации и абсорбции:

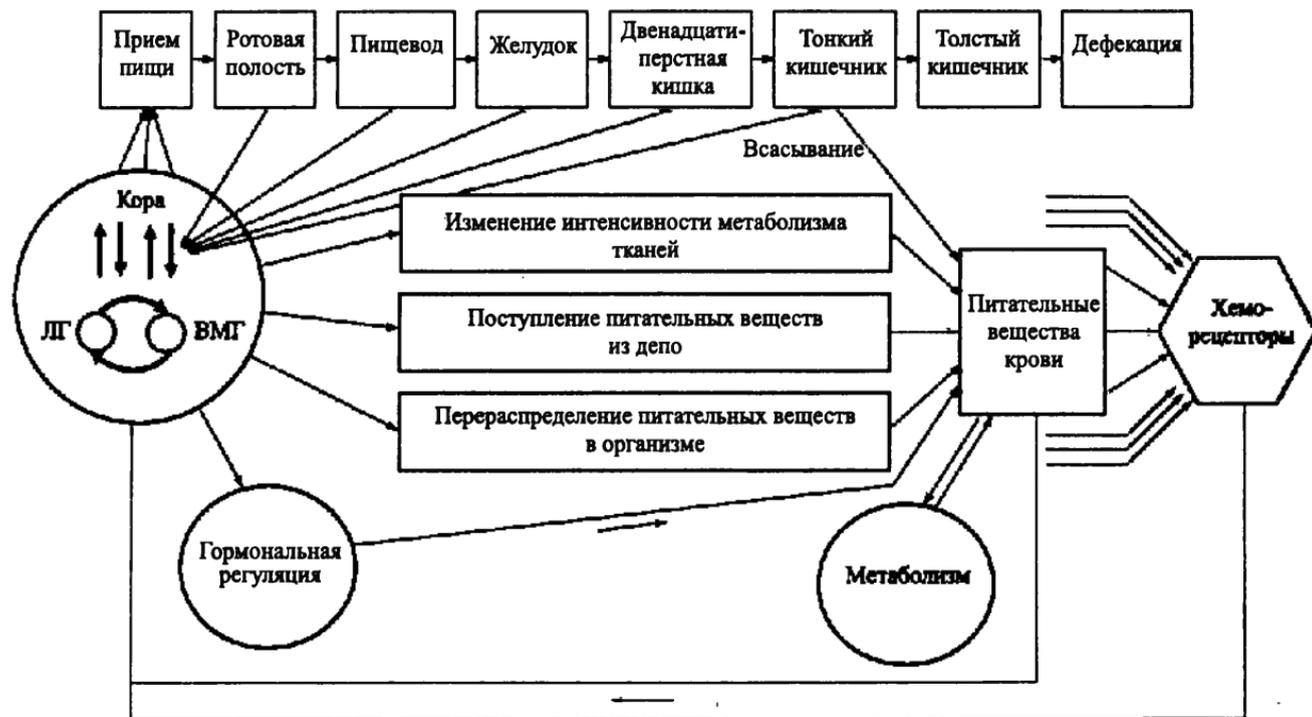
- образование биологически активных веществ;
- расщепление целлюлозы, пектинов, лигнинов;
- сбраживание углеводов до кислых продуктов

◆ Формирование иммунобиологической реактивности организма:

- увеличение фагоцитарной активности макрофагов и нейтрофилов;
- стимуляция образования секреторного IgA;
- увеличение содержания цитокинов;
- продукция  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -интерферонов

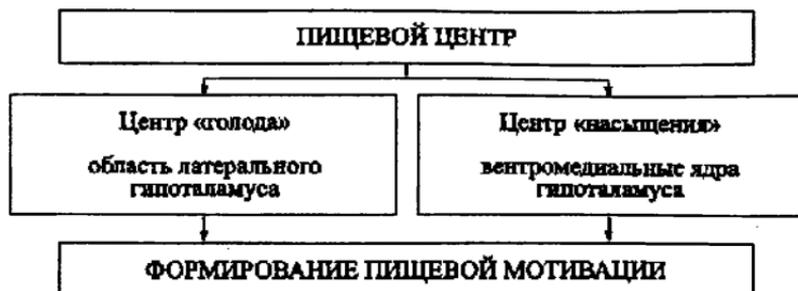
◆ Участие в обмене белков, фосфолипидов и желчных кислот

◆ Метаболизм эстрогенов (деконъюгирование эстрогенов), что обеспечивает их реабсорбцию

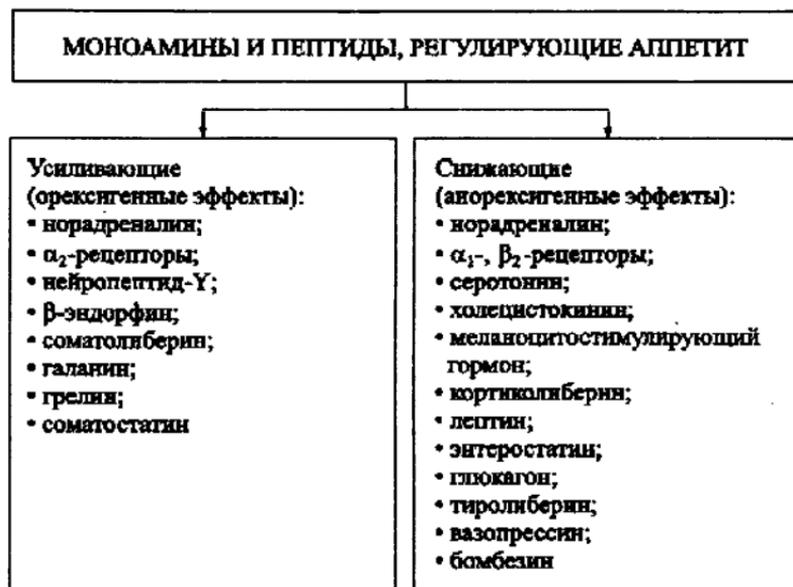


Общая схема функциональной системы питания с подчиненными подсистемами (ЛГ, ВМГ – латеральная и внутримедиальная области гипоталамуса соответственно)

## 8.17. Пищевой центр



## 8.18. Моноамины и пептиды, регулирующие аппетит



## 8.19. Основные эффекты лептина

- ◆ Повышение печеночного гликогенолиза и захвата глюкозы скелетными мышцами
- ◆ Повышение скорости липолиза и уменьшение содержания триглицеридов в жировой ткани

- ◆ Усиление термогенеза
- ◆ Снижение содержания триглицеридов в печени, скелетных мышцах и поджелудочной железе без повышения НЭЖК в плазме
- ◆ Повышение тонуса симпатической ВНС и расхода энергии, а также изменение обмена веществ в периферических органах и тканях
- ◆ Участие в развитии нейроэндокринной ответной реакции
- ◆ Воздействие на проопиомеланокортиновые нейроны в гипоталамусе
- ◆ Увеличение энергозатрат организма
- ◆ Снижение аппетита и, соответственно, потребления пищи

## 8.20. Основные эффекты грелина

- ◆ Повышение уровня глюкозы, инсулина, липидов и холестерина в крови
- ◆ Увеличение массы тела
- ◆ Стимулирование секреции гормона роста
- ◆ Воздействие на нейроны, содержащие нейропептид-Y
- ◆ Стимулирование аппетита, эвакуаторной функции желудка

## 8.21. Влияние грелина и лептина на пищевой центр



## ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ (ПИТАНИЕ, ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ)

### 9.1. Глоссарий

*Физиология обмена веществ и энергии* изучает основные пути превращения энергии и веществ в организме, обеспечивающие его жизнедеятельность во взаимосвязи с окружающей средой.

*Ассимиляция* – совокупность процессов, ведущих к образованию более сложных химических соединений.

*Диссимиляция* – совокупность процессов, обуславливающих распад различных веществ и высвобождение энергии, используемой для жизнедеятельности.

*Энергия* – количественная мера определенного вида движения материи при ее превращении из одного вида в другой.

*Работа* – мера превращения энергии из одной формы в другую.

*1-й закон термодинамики* – общая сумма энергии системы остается постоянной величиной независимо от изменений, происходящих в ней; изменение энергии системы возможно только в результате обмена энергии с окружающей средой:

$$\Delta U = \Delta Q + \Delta A.$$

*2-й закон термодинамики* – любой самопроизвольный процесс в изолированной системе приводит к уменьшению свободной энергии, если процесс необратим; если же процесс обратим, то ее свободная энергия не изменяется. Известны и его иные формулировки. Тепло от менее нагретого тела не может само по себе передаваться к более нагретому (Клаузиус). Невозможен вечный двигатель второго рода (Томпсон).

*Коэффициент полезного действия* – отношение произведенной работы ( $A$ ) к величине всей свободной энергии ( $Q_{\text{вн}}$ ), затраченной на совершение этой работы.

*Закон Гесса* – тепловой эффект химического процесса определяется начальным и конечным состоянием системы и не зависит от промежуточных стадий.

*Макроэргические соединения* – химические вещества, при окислении которых в организме выделяется большое количе-

ство энергии (к ним относят также нуклеозидтри-, дифосфорные кислоты, пирофосфорную и полифосфорную кислоты, креатинфосфорную, фосфопировиноградную, дифосфоглицериновую кислоты, ацетил- и сукцинилкоферменты А, аминокислотные производные адениловой и рибонуклеиновых кислот и др.).

**Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)** – вещество, состоящее из аденина, рибозы и трех остатков фосфорной кислоты, при расщеплении которого высвобождается большое количество энергии (является основным источником энергии во всех клетках, гидролиз 1 молекулы АТФ образует 7,3 кал).

**Первичная теплота** – тепло, образуемое в организме на этапе синтеза АТФ.

**Вторичная теплота** – тепло, образуемое в организме на этапе использования АТФ для совершения работы.

**Калориметр** – прибор для определения количества теплоты, выделяемой или поглощаемой каким-либо телом.

**Калория** – количество тепла, которое необходимо для нагревания 1 г воды на 1 °С (в диапазоне от 14,5 до 15,5 °С).

**Калориметрическая бомба Берто** – прибор для сжигания веществ с целью определения количества выделяемой при этом энергии.

**Открытый способ оценки потребления кислорода** – метод, основанный на вдыхании испытуемым газовой смеси в изолированном объеме и последующего измерения уменьшившегося количества кислорода.

**Закрытый способ оценки потребления кислорода** – метод, основанный на входе атмосферного воздуха и сборе выдыхаемого воздуха в мешок Дугласа для дальнейшего анализа его состава.

**Мешок Дугласа** – емкость для сбора выдыхаемого воздуха, используемая для оценки газообмена.

• **Калорический (тепловой) коэффициент** – количество тепловой энергии, которое образуется при сгорании 1 г вещества.

**Основной обмен** – минимальное количество энергии, необходимое для жизнедеятельности организма в стандартных условиях при полном покое.

**Дыхательный коэффициент (ДК)** – соотношение между количеством выделяемого из организма  $\text{CO}_2$  и потребляемого им  $\text{O}_2$ .

• **Калорический эквивалент кислорода** – количество энергии, которое высвобождается при потреблении организмом 1 л кислорода.

**Должный основной обмен** – нормальное значение величины основного обмена у здорового человека с учетом возраста, роста, веса, пола.

**Рабочий обмен** – величина всех энергозатрат организма в процессе жизнедеятельности.

**Рабочая прибавка** – дополнительный расход энергии, связанный с выполнением определенной работы (трудовой деятельности) в процессе жизни.

**Специфически-динамическое действие пищи** – увеличение энергообмена после приема пищи в сравнении с исходным (через 30 мин отмечается рост, максимум – через 3–6 ч).

**Правило Рубнера** – величина энергозатрат теплокровных организмов пропорциональна величине поверхности тела (носит ориентировочный характер).

**Физиология питания** изучает факторы, обеспечивающие оптимальное усвоение организмом химических веществ, в том числе в зависимости от возраста, пола, характера трудовой деятельности, режима питания, потребность организма в пищевых веществах, необходимых в качестве источников энергии для процессов жизнедеятельности, непрерывного обновления химических структур клеток и тканей и функционирования сложных физиологических систем.

**Рациональное питание** – сбалансированное, оптимальное соотношение различных компонентов пищи, обеспечивающее нормальный уровень жизнедеятельности при оптимальном поступлении в организм пластических, энергетических и регуляторных веществ.

**Правило изодинамии** – отдельные питательные вещества могут заменять друг друга в соответствии с их калорической ценностью. Правило учитывает только энергетические потребности организма и не учитывает пластические.

**Разнообразие суточного рациона питания** – использование в широком диапазоне различных по набору продуктов животного и растительного происхождения, обеспечивающих организм всеми необходимыми компонентами для его нормальной жизнедеятельности.

**Диетогенетическое тестирование** – подбор персонализированного питания и образа жизни с учетом индивидуальных генетических особенностей конкретного человека (секвенирования его генома), компенсирующий дефект или функциональную недостаточность гена, ответственного за определенный функциональный этап процесса пищеварения.

**Азотистый обмен** – совокупность всех превращений белков и других азотсодержащих веществ (пептиды, аминокислоты и др.) в организме.

**Ретенция азота** – состояние организма, при котором наблюдается задержка азота.

**Азотистый баланс** – соотношение между количеством вводимого и выводимого организмом азота.

**Отрицательный азотистый баланс** – состояние азотистого баланса, при котором количество азота, выводимого из организма, превышает вводимый.

**Положительный азотистый баланс** – состояние азотистого баланса, при котором количество азота, вводимого в организм, превышает выводимый.

**Белковый минимум** – минимальное количество протеинов, поступающее с пищей для обеспечения азотистого равновесия.

**Белковый оптимум** – определенное количество протеинов, которое должно поступать в организм для обеспечения его нормального функционирования (1 г/кг).

**Коэффициент изнашивания Рубнера** – показатель скорости распада и обновления белков в организме, о котором судят по количеству азота, выводимого из организма человека. В 100 г белка содержится 16 г азота, следовательно, выделение организмом 1 г азота соответствует распаду 6,25 г белка. В покое потеря азота равна 0,028–0,065 г/кг · сут, что при массе тела 70 кг составляет около 23 г/сут (за сутки из организма взрослого человека выделяется около 3,7 г азота, т.е. масса разрушившегося белка составляет  $3,7 \cdot 6,25 = 23$  г).

**Нутриенты** – компоненты пищи, используемые в организме для энергообмена и пластических процессов.

**Нутрицевтики** – эссенциальные нутриенты, которые избирательно обеспечивают энергией клетки и ткани, подтвержденные стрессовому воздействию, увеличивают сопротивляемость организма к агрессии.

**Защитные компоненты пищи** – совокупность всех веществ, которые улучшают функционирование механизмов формирования гомеостаза. Например, соединения, участвующие в барьерной функции тканей, в частности некоторые витамины; соединения, улучшающие обезвреживающую функцию печени (метионин, витамин U, холин, лецитин); антимикробные факторы (фитонциды, бактериостатические вещества, например, содержащиеся в соке антоновских яблок); вещества, обладающие антиканцерогенным эффектом (витамин К, токоферол и т.п.).

**Омега-3-жирные кислоты** – полиненасыщенные жирные кислоты рыбьего жира (эйкозапентаеновая и докозагексаеновая кислоты), обладающие гиполипидемическими, антиаритмическими, гипокоагуляционными, антиагрегантными, вазодилатирующими, иммуномодулирующими и противовоспалительными свойствами. Усиливают синтез простагландина E<sub>3</sub>, лейкотриена B<sub>5</sub> и тормозят синтез участвующих в воспалении простагландинов и лейкотриенов (простагландин E<sub>2</sub>, лейкотриен B<sub>4</sub> и др.).

**Биологически активные добавки к пище** – компоненты натуральных или идентичных натуральным физиологически активных веществ. Это вещества, необходимые для поддержания нормальной жизнедеятельности и повышения неспецифической резистентности организма, а также средства сопутствующей или вспомогательной терапии при различных заболеваниях. Предназначены для непосредственного приема или введения в состав пищевых продуктов с целью обогащения рациона питания человека биологически активными веществами.

**Антипищевые вещества** – химические вещества, непосредственно не обладающие токсичностью, но блокирующие усвоение других пищевых компонентов. К ним относятся антиферменты, антивитамины и деминерализующие вещества.

**Антиферменты** – специфические вещества, вырабатываемые организмом и ингибирующие действие ферментов в результате образования неактивных комплексов. Эти вещества могут иметь положительное значение, предохраняя ткани желудка и кишечника от разрушающего действия соответствующих пищеварительных ферментов. В то же время они могут содержаться в различных продуктах и тормозить активность гидролиза и, соответственно, процесса усвоения пищи.

**Антивитамины** – соединения, близкие к витаминам по химическому строению, но обладающие противоположным физиологическим действием. При попадании в организм антивитамины включаются вместо витаминов в реакции обмена веществ и тормозят или нарушают их нормальное течение.

**Деминерализующие факторы** – вещества, которые связывают микро- и макроэлементы с образованием неусвояемых организмом соединений (например, щавелевая кислота, фитин, танины).

**Токсические соединения** – вещества, имеющие негативный эффект. К ним относят лектины (гликопротеиды, обладающие

местным и общим токсическим действием, нарушающие процессы всасывания в тонком кишечнике, вызывающие агглютинацию эритроцитов), токсические аминокислоты (в частности, образующиеся у растений при избытке азотистых удобрений), цианогенные амины (содержащиеся в косточках миндаля, абрикоса, вишни; при расщеплении этих веществ образуется синильная кислота), соланин (содержится в позеленевших клубнях картофеля; уничтожается при тепловой обработке), оксиметилфурфурол (возникающий при карамелизации сахара), а также нитрозосоединения (возникающие из азотистых соединений при копчении).

**Балластные вещества** – это соединения (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин и др.), не усваиваемые организмом, но жизненно важные для деятельности кишечника и обмена веществ. (*Фитонутриенты - углеводы*)

**Клетчатка** – это главная составная часть клеточных стенок растений, по химической структуре полисахарид, образующий при полном гидролизе глюкозу. Ее доля в растениях составляет от 40 до 90 % и более. Она подразделяется на нерастворимую (целлюлоза), полурстворимую (лигнин) и растворимую (камедь, нектин и др.).

**Опыт «сахарного укола»** (К. Бернара, 1849 г.) – эксперимент, в котором введение иглы в продолговатый мозг животного повышает концентрацию глюкозы в крови.

**Жажда** – субъективное ощущение, возникающее в организме при недостатке воды.

**Диета** – это специально разработанный режим питания организма с учетом компонентов пищи, ее количества и химического состава, физических свойств, кулинарной обработки и интервалов в ее приеме.

**Вегетарианство** – использование для питания продуктов только растительного происхождения. Согласно этой диете продукты животного происхождения при расщеплении образуют токсические вещества, отравляющие организм; растительные же продукты (богаты витаминами, углеводами, минеральными веществами) обладают положительными качествами. Различают старо- и младовегетарианство. Первое предполагает строгий отказ от животной пищи, второе допускает употребление молока, яиц, сливочного масла.

**Раздельное питание** – диета, согласно которой несовместимыми являются белковая и углеводная пища, так как они требуют различных условий и ферментов для переваривания. Продук-

ты, содержащие легкоусвояемые сахара, следует употреблять отдельно от других продуктов в промежутках между едой. Разнородная белковая пища также несовместима, в один прием допустимо употребление только одного вида белкового продукта.

**Сыроедение** – отказ от кулинарной, прежде всего температурной, обработки пищи, так как она разрушает биологически активные вещества.

**Физиология терморегуляции** изучает основные закономерности функционирования механизмов, обеспечивающих поддержание постоянства температуры тела.

**Гомойотермия** – поддержание температуры тела на относительно постоянном уровне (колебания не более 2 °С) независимо от значений температуры окружающей среды.

**Пойкилотермия** – состояние температуры тела, определяемое температурой окружающей среды.

**Изотермия** – относительное постоянство температуры тела организма.

**Температурный градиент** – разница значений температуры различных участков тела (выделяют продольный и радиальный температурные градиенты).

**Термоиндифферентная зона** – температура окружающей среды, при которой теплопродукция организма минимальна (~28 °С – для обнаженного человека, ~18–20 °С – для легко одетого).

**Температурная компенсация** – совокупность различных функциональных изменений на макро- и микроуровне организма, направленных на поддержание гомеостаза, несмотря на действие выраженного температурного фактора (охлаждение, гипертермия). Она направлена против правила Вант – Гоффа – Аррениуса.

**Физическая терморегуляция** – совокупность различных механизмов, обеспечивающих теплообмен организма с окружающей средой.

**Теплопроводность** – способ теплообмена между организмом и внешней средой путем непосредственного контакта.

**Конвекция** – способ теплообмена между организмом и внешней средой путем циркуляции среды, обусловленное изменением ее плотности за счет изменения температуры.

**Излучение** – способ теплообмена между организмом и внешней средой путем испускания инфракрасных лучей.

**Испарение** – способ теплоотдачи за счет перехода вещества из жидкообразного агрегатного состояния в газообразное. При

испарении 1 л воды при температуре тела расходуется 580 ккал тепла, а при испарении этого количества воды организм человека может отдать треть тепла, вырабатываемого в условиях покоя в течение суток. Существенно, что испарение в отличие от трех остальных видов теплообмена осуществляется и при температуре окружающей среды выше ее значения для тела.

**Противоточная система сосудов** – особенность архитектоники поверхностных сосудов, заключающаяся в параллельном расположении крупных вен и артерий, что позволяет уменьшать потерю тепла в условиях действия холода.

**Гусиная кожа** – специфическая бугристая поверхность тела, обусловленная сокращением гладких мышц волосяной луковицы, возникающих при действии холода.

**Химическая терморегуляция** – совокупность различных механизмов, обеспечивающих образование тепла в организме. Изменение теплопродукции осуществляется через регуляцию сократительного (терморегуляционный мышечный тонус, холодовая дрожь, сознательная мышечная активность) и несократительного термогенеза.

**Бурый жир** – особая жировая ткань с большим содержанием митохондрий, у которых выражено разобщение окислительного фосфорилирования и тканевого дыхания (с низким значением коэффициента P/O).

**Поведенческая терморегуляция** – контролируемые сознанием действия, направленные на поддержание температурного гомеостаза.

**Термопреферendum** – поиск оптимальных условий среды для поддержания температуры тела.

**Тепловой баланс** – определенное соотношение между образованием тепла в организме и его выделением во внешнюю среду.

**Полезный приспособительный результат системы, поддерживающей оптимальную температуру тела** – температура тела, которая обеспечивает нормальное течение обменных процессов в организме и в то же время определяется интенсивностью процессов метаболизма.

**Терморекцепторы** – термочувствительные интерорецепторы, специфические термочувствительные нейроны и терморекцепторы кожи. Среди последних различают по диапазону воспринимаемых температур холодовые и тепловые рецепторы.

**Тепловой укол К. Бернара** – опыт введения иглы (электрода) в область промежуточного мозга, вызывавший повышение температуры тела животного.

**Установочная точка (set point)** – некая «эталонная» температура тела, на поддержание которой направлено функционирование всех механизмов системы терморегуляции.

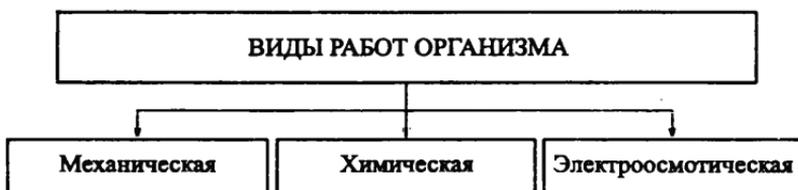
**Регуляция по отклонению** – принцип работы функциональной системы терморегуляции, основанный на выявлении различия реального значения параметра с заданным и его последующего устранения за счет активации различных исполнительных ее механизмов.

**Гипертермия** – состояние организма, характеризующееся повышением температуры тела и возникающее вследствие ухудшения условий теплообмена либо избыточной теплопродукции.

**Гипотермия** – состояние организма, характеризующееся понижением температуры тела, как правило, вызванное действием холода.

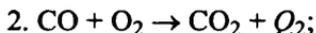
**Лихорадка** – защитно-приспособительная реакция организма на действие чужеродного агента, выработавшаяся в процессе эволюции и проявляющаяся в повышении температуры тела.

## 9.2. Виды работ организма



## 9.3. Расчет основных показателей

### ЗАКОН ГЕССА



$$Q = Q_1 + Q_2,$$

где  $Q$  – общее количество образуемого тепла, а  $Q_1$  и  $Q_2$  – на промежуточных стадиях соответственно.

## ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ ЭНЕРГИИ

- ◆ Калория (1 кал) = 4,2 Дж
- ◆ Джоуль (1 Дж) = 0,24 кал

## ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ОБМЕНА

- ◆ 1 Вт = 0,014 ккал/мин = 0,86 ккал/ч = 20,6 ккал/сут

## КОЭФФИЦИЕНТ ПОЛЕЗНОГО ДЕЙСТВИЯ

$$\text{КПД}(\eta) = \frac{A}{Q_{\text{вн}}} \text{ (всегда } < 1 \text{)}.$$

## 9.4. Образование энергии основными компонентами пищи (ккал/г)

Продукт	Калориметр (Бертелло бомба)	Организм
Белок	5,3	4,1
Углеводы (глюкоза)	4,3	4,1 (3,7)
Жиры	9,5	9,3
Этанол	7	7

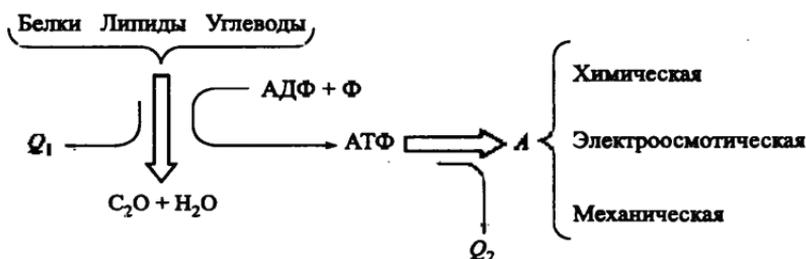


Схема обмена веществ и энергии в организме:  
 $A$  – работа;  $Q_1$  – первичная теплота;  $Q_2$  – вторичная теплота

## 9.5. Методы оценки энергообмена

### МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ЭНЕРГООБМЕНА

Метод:

- прямая калориметрия

Принцип:

- определение количества тепла, выделяемого организмом за единицу времени

Метод:

- непрямая калориметрия

Принцип:

- определение  $V_{O_2}$  ( $V_{CO_2}$ ) и последующий расчет

Метод:

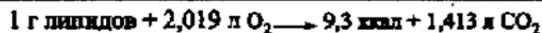
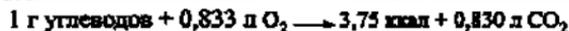
- косвенные методы

Принцип:

- расчетные по опосредованным параметрам

## 9.6. Уравнения окисления белков, углеводов и липидов

### УРАВНЕНИЯ ОКИСЛЕНИЯ БЕЛКОВ, УГЛЕВОДОВ И ЛИПИДОВ



## 9.7. Дыхательный коэффициент

Расчет дыхательного коэффициента

$$ДК = \frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}}$$

где  $V_{O_2}$  – объем потребленного  $O_2$ ;  $V_{CO_2}$  – объем выделяемого  $CO_2$ .

**Значения дыхательного коэффициента (ДК)  
и calorического эквивалента кислорода (КЭК)  
при окислении различных пищевых веществ**

Компонент	ДК	КЭК, кДж/л O <sub>2</sub>	КЭК, ккал/л O <sub>2</sub>
Углеводы	1,00	21,1	5,05
Белки	0,81	20,15	4,81
Жиры	0,70	19,6	4,69

Примечание. Для упрощенных расчетов применяют ДК = 0,85, которому соответствует calorический эквивалент кислорода 4,862 ккал/л.

**НЕПРЯМАЯ КАЛОРИМЕТРИЯ  
(ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАСЧЕТА)**

♦ Определение потребленного  $VO_2$  и выделяемого  $VCO_2$  за единицу времени ( $t$ )

♦ Вычисление дыхательного коэффициента (ДК)

$$ДК = VCO_2 / VO_2$$

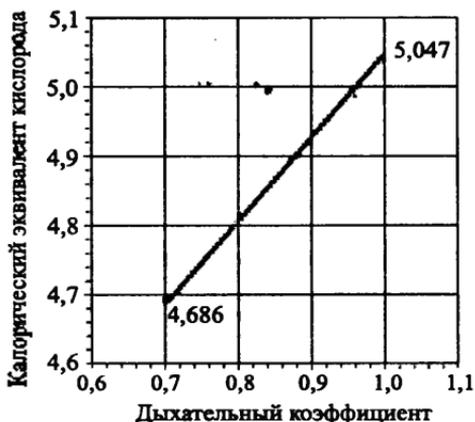
♦ Определение по таблице calorического эквивалента кислорода (КЭК)

♦ Расчет энергии, образуемой в организме за единицу времени ( $t$ ):

$$Q = КЭК \cdot VO_2$$

♦ Определение энергообмена за сутки:

$$Q_{сут} = Q \cdot t_{сут}$$



Зависимость между величиной calorического эквивалента кислорода и дыхательным коэффициентом

**Величина калорического эквивалента кислорода  
при различных значениях дыхательного коэффициента**

Дыхательный коэффициент	Калорический эквивалент кислорода	Дыхательный коэффициент	Калорический эквивалент кислорода
0,70	4,686	0,86	4,875
0,71	4,690	0,87	4,887
0,72	4,702	0,88	4,900
0,73	4,714	0,89	4,912
0,74	4,727	0,90	4,924
0,75	4,739	0,91	4,936
0,76	4,752	0,92	4,948
0,77	4,764	0,93	4,960
0,78	4,776	0,94	4,973
0,79	4,789	0,95	4,985
0,80	4,801	0,96	4,997
0,81	4,813	0,97	5,010
0,82	4,825	0,98	5,022
0,83	4,838	0,99	5,034
0,84	4,850	1	5,047
0,85	4,863		

### 9.8. Факторы, влияющие на основной обмен

- ◆ Возраст
- ◆ Пол
- ◆ Вес/поверхность тела
- ◆ Беременность, лактация, менструация
- ◆ Температура окружающей среды
- ◆ Исходная температура тела
- ◆ Недавний прием пищи
- ◆ Мышечная активность
- ◆ Эмоциональный статус
- ◆ Сон
- ◆ Уровень гормонов (щитовидной железы, катехоламинов и др.)
- ◆ Инфекция, различные стресс-факторы

### 9.9. Косвенные методы

Расчет по формуле Дрейера:

$$OO = \frac{\sqrt{W}}{K \cdot A^{0,1333}},$$

где OO – величина основного обмена, ккал/сут; W – масса, кг;  
A – возраст; K = 0,1015 (м), 0,1129 (ж).

### Формула Дюбуа:

$$S = W^{0,425} \cdot H^{0,725} \cdot 71,84,$$

где  $S$  – площадь,  $\text{м}^2$ ;  $W$  – масса тела, кг;  $H$  – длина тела, м.

**Формулы для расчета должной величины основного обмена:**

$$\text{ОО}_m = 71,2 \cdot m \cdot 0,75 \cdot [1 + 0,004 \cdot (30 - A) + 0,01 \cdot (S - 43,4)],$$

$$\text{ОО}_ж = 65,8 \cdot m \cdot 0,75 \cdot [1 + 0,004 \cdot (30 - A) + 0,018 \cdot (S - 42,1)],$$

где  $\text{ОО}_m$  – основной обмен у мужчин, ккал/сут;  $\text{ОО}_ж$  – основной обмен у женщин, ккал/сут;  $m$  – масса тела, кг;  $A$  – возраст;  $S$  – удельный рост, т.е.  $0,33$  (кг)/масса (см/кг).

**Формула Рида (для определения величины отклонения основного обмена от нормы по гемодинамическим показателям):**

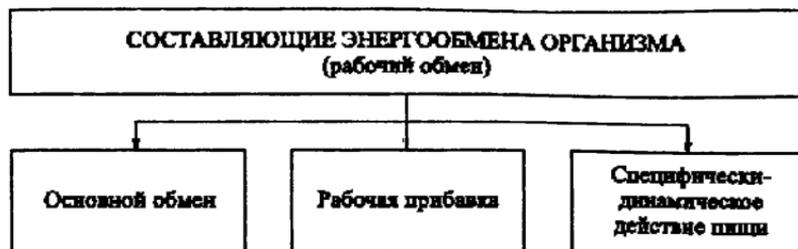
$$\text{ПО} = 0,75 \cdot (\text{ЧСС} + \text{ПД} \cdot 0,74) - 72,$$

где  $\text{ПО}$  – отклонение основного обмена от нормы, %;  $\text{ЧСС}$  – частота сердечных сокращений, уд/мин;  $\text{ПД}$  – пульсовое давление, мм рт. ст.

## 9.10. Должный основной обмен (В.А. Макаров, 2001)

Возраст, лет	Должный основной обмен, ккал · м <sup>2</sup> /ч	
	Мужчины	Женщины
5	53,0	51,6
10	49,5	45,8
14–16	46,0	43,0
16–18	43,0	40,0
18–20	41,0	38,0
20–30	39,0	37,0
30–40	39,0	36,5
40–50	38,5	36,0
50–60	37,5	35,0
60–70	36,5	34,0
70–80	35,5	33,0

## 9.11. Рабочий обмен



Составляющие энергообмена организма (рабочий обмен)

Формула определения рабочего обмена:

$$PO = 0,198 \cdot (ЧД - 3,06),$$

где PO – рабочий обмен, ккал/мин; ЧД – частота дыхания в 1 мин.

## 9.12. Энергозатраты

Величина энергозатрат в зависимости от особенностей профессии

Группа	Особенности профессии	Общий суточный расход энергии, ккал	Общий суточный расход энергии, кДж
I	Работники, занятые преимущественно умственным трудом	2100–2450	9799–10 265
II	Работники, занятые легким физическим трудом	2500–2800	10 475–11 732
III	Работники, занятые физическим трудом средней тяжести	2950–3300	12 360–13 827
IV	Работники, занятые тяжелым физическим трудом	3400–3850	14 246–16 131
V*	Работники, занятые особо тяжелым физическим трудом	3850–4200	16 131–17 598

Примечание. \* – только для мужчин

**Энергозатраты человека в различном состоянии  
и при различных видах труда (по И.С. Кандрору, 1984)**

Состояние человека	Ккал/ч	Вт
1	2	3
Сон и отдых лежа	65–75	75,6–87,2
Отдых сидя	85–106	98,9–123,3
Прием пищи сидя	99–112	115,1–130,3
Чтение, письмо и счет сидя	114–132	132,6–153,5
Утренняя физзарядка	180–220	209,3–255,9
Ходьба по ровной местности:		
3 км/ч;	150–170	174,5–197,7
5 км/ч	250–270	290,8–314,0
Ходьба по булыжной мостовой (5–6 км/ч)	450–525	523,4–610,6
Ходьба по песку (4–8 км/ч)	450	523,4
Формовщики, отрубщики	280–375	325,6–436,1
Литейщики	306–690	355,9–802,5
Кузнецы	250–420	290,8–488,5
Токари	180–222	209,3–258,2
Станочники, фрезеровщики, сверловщики, слесари	160–370	186,1–430,3
Трактористы	130–250	151,2–290,8
Комбайнеры	160–220	186,1–255,9
Ручная копка картофеля, свеклы	204–228	237,3–265,2
Ручная дойка коров	204–282	237,3–328,0
Ручная работа на огороде	300–360	348,9–418,7
Косьба ручная	408–498	474,5–579,2
Плотницкие работы	150–540	174,5–628,0
Кирпичная кладка	210–390	244,2–453,6
Маляры	250	290,8
Арматурщики	300–325	348,9–378,0
Машинисты железнодорожного транспорта	160–190	186,1–221,0
Смазчики	250–270	290,8–314,0
Слесари по ремонту вагонов	260–290	302,4–337,3
Сцепщики и составители вагонов	260–325	302,4–378,0

1	2	3
Монтеры пути	350–375	407,1–436,1
Водители легкового автомобиля	132–168	153,5–195,4
Водители грузовых машин	240–260	279,1–302,4
Валка деревьев при лесозаготовках	412	479,2
Обрубка сучьев	419	487,3
Рубка деревьев	492–642	572,2–746,7
Шахтеры, забойщики при работе с ручным инструментом	330–660	383,8–767,6
Толкание груженой вагонетки	438–612	509,4–711,8

### 9.13. Физиология питания

#### ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ РАЦИОНАЛЬНОГО СБАЛАНСИРОВАННОГО ПИТАНИЯ

- ◆ Соответствие энергетической ценности суточного рациона энергозатратам организма
- ◆ Оптимальное соотношение между белками, жирами и углеводами
- ◆ Наличие в пище витаминов, макро- и микроэлементов
- ◆ Наличие в пище незаменимых и защитных компонентов
- ◆ Соблюдение режима питания
- ◆ Разнообразие суточного рациона питания
- ◆ Диетогенетическое тестирование
- ◆ Хорошая усвояемость пищи, зависящая от ее состава и способа приготовления
- ◆ Высокие органолептические свойства пищи
- ◆ Санитарно-эпидимическая безвредность пищи

### 9.14. Формулы для определения оптимальной массы тела

Формула Хебса:

$$P = 55 + 4/5(H - 150),$$

где  $P$  – масса тела, кг;  $H$  – рост, см.

### Формула Отто:

$$P_{\text{м}} = A - 2/5(A - 52);$$

$$P_{\text{ж}} = A - 1/5(A - 52),$$

где  $P$  – масса тела, кг;  $A$  – масса, рассчитанная по индексу Брока.

### Индекс Брока:

$$P = H - 100,$$

где  $P$  – масса, кг;  $H$  – рост, см.

Эта формула пригодна только при росте 155–164 см; при росте 165–174 см следует вычесть 105, а при росте свыше 174 см – вычесть 110.

### Индекс Кетле:

$$BMI = \frac{P}{H^2}, \quad \frac{50}{2,8224} = 17,7$$

где  $BMI$  – индекс массы тела, усл. ед.;  $P$  – масса, кг;  $H$  – рост, м<sup>2</sup>.

## 9.15. Распределение энергетической ценности суточных рационов

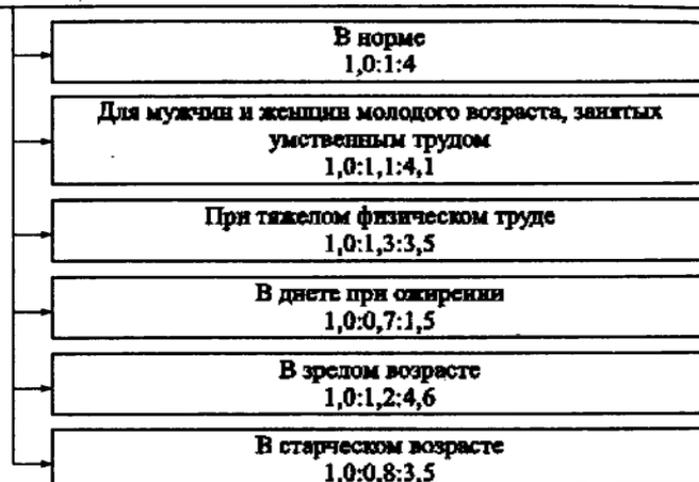
Прием пищи	4-разовое питание, %	5-разовое питание (варианты), %		6-разовое питание, %
Завтрак	25–30	20–25	25	20–25
2-й завтрак	–	10–15	–	10–15
Обед	35–40	30	35	25–30
Полдник	–	–	10	10–15
Ужин	20–25	20–25	20–25	20
2-й ужин	5–10	5–10	5–10	5–10

## 9.16. Состав пищи

### ПОНЯТИЕ «РЕЖИМ ПИТАНИЯ» ВКЛЮЧАЕТ

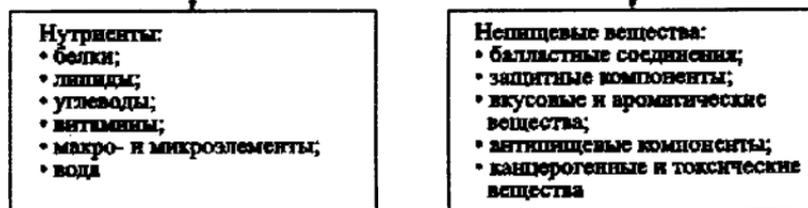
- ◆ Количество приемов пищи в течение суток
- ◆ Распределение суточного рациона по его энергетической ценности
- ◆ Время приемов пищи в течение суток
- ◆ Интервалы между приемами пищи
- ◆ Время, затрачиваемое на прием пищи

## СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ БЕЛКАМИ, ЖИРАМИ И УГЛЕВОДАМИ



Соотношение между белками, жирами и углеводами

## КЛАССИФИКАЦИЯ ПИЩИ ПО А.А. ПОКРОВСКОМУ



Классификация пищи по А.А. Покровскому

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ БЕЛКОВ

- ◆ Пластическая функция
- ◆ Ферментативная функция
- ◆ Рецепторная функция
- ◆ Регуляторная функция (гормоны)
- ◆ Транспортная функция (ионный канал, гемоглобин, альбумины и др.)
- ◆ Защитная функция (иммуноглобулины)
- ◆ Сократительная функция (актин, миозин)

- ◆ Буферная функция (поддержание кислотно-основного состояния)
- ◆ Реологическая функция (вязкость крови)
- ◆ Гемостатическая функция

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЛИПИДОВ

- ◆ Пластическая функция (основной компонент биомембран)
- ◆ Энергетическая функция (9,3 ккал/г, наиболее энергоемкий компонент пищи)
- ◆ Защитная функция (амортизационная, иммунитет)
- ◆ Регуляторная функция (стероидные гормоны)
- ◆ Терморегуляторная функция (теплоизоляция)

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ УГЛЕВОДОВ

- ◆ Пластическая функция (компонент биомембран, нуклеотидов, хрящевая, соединительная ткань)
- ◆ Энергетическая функция (4,1 ккал/г, до 70 % всей энергии организма)
- ◆ Защитная функция (факторы иммунитета, слизь бронхов, ЖКТ и др.)
- ◆ Регуляторная функция (клетчатка активирует перистальтику ЖКТ)
- ◆ Групповая специфичность крови



Распределение воды

### Энергетическая ценность различных продуктов

Энергоценность, мегаДж/100 г (ккал/100 г)	Пищевые продукты
1	2
Очень большая – 1,88–3,76 (450–900)	Масло (подсолнечное, сливочное), орехи, шоколад, халва, пирожные слоеные с кремом, свинина жирная, колбаса сырокопченая

1	2
Большая – 0,84–1,68 (200–400)	Сливки и сметана (20 % жирности и более), творог жирный, сыр, мороженое пломбир, свинина мясная, колбасы вареные, сосиски, гуси, утки, сельдь жирная, сайра, семга, икра, крупы, макароны, хлеб, сахар, мед, варенье, мармелад, конфеты помадные
Умеренная – 0,42–0,84 (100–199)	Творог полужирный, мороженое молочное, говядина, баранина, мясо кролика, куры, яйца, ставрида, скумбрия, сардины, сельдь нежирная, осетрина
Малая – 0,13–0,41 (30–99)	Молоко, кефир, творог нежирный, треска, хек, судак, карп, камбала, щука, паста «Океан», фрукты, ягоды, картофель, свекла, морковь, зеленый горошек
Очень малая – менее 0,13 (менее 30)	Кабачки, капуста, огурцы, редис, репа, салат, томаты, перец сладкий, тыква, клюква, грибы свежие

## НЕЗАМЕНИМЫЕ КОМПОНЕНТЫ ПИЩИ

- ◆ Вода
- ◆ Минеральные элементы:
  - железо;
  - цинк;
  - хром;
  - йод;
  - кобальт;
  - фтор
  - медь;
  - молибден;
  - марганец;
  - селен;
- ◆ Незаменимые аминокислоты:
  - изолейцин;
  - метионин;
  - триптофан;
  - лейцин;
  - фенилаланин;
  - тирозин;
  - лизин;
  - треонин;
  - валин
- ◆ Витамины:
  - жирорастворимые:
    - витамин А;
    - витамин D;
    - витамин E;
    - витамин К
  - водорастворимые:
    - В<sub>1</sub> (тиамин);
    - В<sub>2</sub> (рибофлавин);
    - В<sub>12</sub> (цианкобаламин);
    - ниацин (никотиновая кислота);
    - пантотеновая кислота;
    - фолиевая кислота;
    - биотин;
    - липоевая кислота
- ◆ Незаменимые жирные кислоты:
  - линолевая кислота;
  - линоленовая кислота
- ◆ Другие незаменимые компоненты:
  - инозит;
  - холин;
  - карнитин

**Рекомендуемое потребление белков, жиров и углеводов для взрослого трудоспособного населения различных групп интенсивности труда, ккал/сут**

Группы интенсивности труда	Возрастные группы	Мужчины						Женщины					
		Энергия		Белки, г		Жиры, г	Углеводы, г	Энергия		Белки, г		Жиры, г	Углеводы, г
		мДж	ккал	всего	животного происхождения		мДж	ккал	всего	животного происхождения			
1-я	18-29	11,72	2800	91	50	103	378	10,04	2400	78	43	88	324
	30-39	11,30	2700	88	48	99	365	9,62	2300	75	41	84	310
	40-59	10,67	2550	83	46	93	344	9,20	2200	72	40	81	297
2-я	18-29	12,55	3000	90	49	110	412	10,67	2550	77	42	93	351
	30-39	12,13	2900	87	48	106	399	10,25	2450	74	41	90	337
	40-59	11,51	2750	82	45	101	378	9,83	2350	70	39	86	323
3-я	18-29	13,39	3200	96	53	117	440	11,30	2700	81	45	99	371
	30-39	12,97	3100	93	51	114	426	10,88	2600	78	43	95	358
	40-59	12,34	2950	88	43	108	406	10,46	2500	75	41	92	344
4-я	18-29	15,48	3700	102	56	136	518	13,18	3150	87	48	116	441
	30-39	15,06	3600	99	54	132	504	12,76	3050	84	46	112	427
	40-59	14,43	3450	95	52	126	483	12,13	2900	80	44	103	406
5-я	18-29	17,99	4300	118	65	158	602	-	-	-	-	-	-
	30-39	17,15	4100	113	62	150	574	-	-	-	-	-	-
	40-59	16,32	3900	107	59	143	546	-	-	-	-	-	-

### Суточные нормы потребления витаминов и минералов

Наименование	Рекомендуемая норма	Потребность
1	2	3
<i>Водорастворимые витамины</i>		
Аскорбиновая кислота (С)	60–80 мг	1000 мг
Тиамин (В <sub>1</sub> )	2 мг	50 мг
Рибофлавин (В <sub>2</sub> )	3 мг	50 мг
Ниацин (В <sub>3</sub> )	20 мг	150 мг
Пантотеновая кислота (В <sub>5</sub> )	10 мг	100 мг
Пиридоксин (В <sub>6</sub> )	2 мг	50 мг
Кобаламин (В <sub>12</sub> )	2 мкг	100 мкг
Никотиновая кислота (РР)	10 мг	250 мг
<i>Жирорастворимые витамины</i>		
Ретинол (А)	5000 МЕ	10000 МЕ
β-каротин	10 000 МЕ	15 000 МЕ
Каротиноиды	–	–
Кальциферол (D)	100 МЕ	500 МЕ
α-токоферол (Е)	30 МЕ	400 МЕ
Токотриенолы	–	100 мг
Филлохиноны (К)	100 мкг	300 мкг
<i>Витаминоподобные вещества</i>		
Биотин (Н)	200 мкг	300 мкг
Фолиевая кислота (В <sub>9</sub> )	200 мкг	1000 мкг
Липоевая кислота	–	–
Коэнзим (Q10)	–	–
Биофлавоноиды	20–50 мг	500 мг
Пара-аминобензойная кислота	50 мг	200 мг
Инозит	500 мг	1000 мг
<i>Минералы</i>		
Бор (В)	2–5 мг	2–5 мг
Бром (Вг)	0,8 мг	–
Ванадий (Vп)	20–30 мкг	20–30 мкг

1	2	3
Германий (Ge)	—	—
Железо (Fe)	10–20 мг	10–20 мг
Йод (I)	150–200 мкг	150–200 мкг
Калий (K)	1–2 г	1–2 г
Кальций (Ca)	800–1200 мг	800–1200 мг
Кремний (Si)	20–30 мг	20–30 мг
Магний (Mg)	300–400 мг	300–400 мг
Марганец (Mn)	2–5 мг	5–10 мг
Медь (Cu)	1–2 мг	1–2 мг
Молибден (Mo)	50–100 мкг	200 мкг
Натрий (Na)	4–5 г	4–5 г
Селен (Se)	50–70 мкг	100 мкг
Сера (S)	500–1000 мг	500–1000 мг
Фосфор (P)	400–1200 мг	2000 мг
Фтор (F)	2–4 мг	2–4 мг
Хлор (Cl)	4–5 г	4–5 г
Хром (Cr)	50 мкг	200 мкг
Цинк (Zn)	10–20 мг	10–20 мг
<i>Жиры</i>		
Лецитин (L)	3 г	3 г
Омега-3-эйкозапентаеновая и до-козагексаеновая кислоты (Q3)	1 г	1 г
γ-линоленовая кислота (Q6)	1 г	1 г

### ЭФФЕКТЫ КЛЕТЧАТКИ

- ◆ Способствует процессу жевания
- ◆ Адсорбирует воду, токсины, радионуклиды
- ◆ Препятствует быстрому всасыванию углеводов, нормализуя тем самым их уровень в крови
- ◆ Снижает уровень холестерина в крови
- ◆ Нормализует процессы желчеотделения
- ◆ Стимулирует перистальтику
- ◆ Предотвращает процессы гниения в ЖКТ

### Сочетаемость различных продуктов

Продукты	Белки		Мо- локо, сыр	Оре- хи	Жиры		Са- ха- ра	Крах- малы	Фрукты		Ово- щи
	раст.	жив.			раст.	жив.			кисл.	слад.	
Белки:											
раст.	–	2	2	2	2	4	1	1	2	1	4
жив.	2	–	1	4	3	1	1	1	3	1	4
Молоко, сыр	2	1	–	1	1	1	3	1	1	1	1
Орехи	2	4	1	–	4	2	2	1	5	2	4
Жиры											
раст.	2	3	1	4	–	2	2	4	4	4	4
жив.	4	1	1	2	2	–	2	4	2	2	4
Сахара	1	1	3	2	2	2	–	1	3	4	3
Крахмалы	1	1	1	1	4	4	1	–	2	2	3
Фрукты											
кислые	2	3	1	5	4	2	3	2	–	4	4
сладкие	1	2	1	2	4	2	4	2	4	–	3
Овощи	4	4	1	4	4	4	3	3	4	3	–

Примечание. Оценка сочетаемости по 5-балльной системе

### Защитные компоненты пищи

Группы защитных компонентов	Наименование компонентов	Характер действия
1	2	3
Вещества, участвующие в обеспечении функции барьерных тканей организма	Ретинол, витамины группы В, U	Влияние на структурные компоненты слизистых оболочек, кожи
	α-токоферол, ретинол, аскорбиновая кислота, биофлавоноиды, лецитин, кефалин, серосодержащие аминокислоты, лимонная кислота, некоторые природные фенольные соединения	Поддержание целостности клеточных мембран (защита от свободных окислительных радикалов)
	Аскорбиновая кислота, биофлавоноиды	Понижение проницаемости стенок сосудов

1	2	3
Соединения, улучшающие детоксикационную функцию печени	Метионин, витамины U, B <sub>12</sub> , фолацин, лецитин, бетаин  Пантотеновая кислота  Глутаминовая кислота	Обеспечение процессов метилирования  Обеспечение процессов ацетилирования  Обеспечение процессов эстерификации
Компоненты, предупреждающие развитие атеросклероза	Ниацин, рибофлавин, витамины С, Р, линолевая кислота, ПНЖК морских продуктов, лецитин, холин  Витамины группы В (тиамин), инозит, магний, балластные вещества, ксилит, сорбит, β-ситостерол	Липотропный эффект, стимуляция окисления липидов, в том числе холестерина  Стимуляция выведения из организма холестерина
Факторы защиты против чужеродных агентов	Фитонциды, хлорофилл	Бактерицидное и бактериостатическое влияние
Антиканцерогенные вещества	Витамины С, А, Е, К, цистеин, компоненты некоторых пищевых продуктов  Балластные вещества β-ситостерол	Защита от действия канцерогенов  Защита от действия канцерогенов. Поглощение токсических веществ; стимуляция выделения через толстый кишечник

#### Характеристика антипищевых веществ

Ингибируемый компонент пищи	Природный антипищевой фактор	Источники	Пути устранения
1	2	3	4
Ферменты: трипсин, химо-трипсин, α-амилаза	Соответствующие антиферменты	Бобовые, белок куриного яйца, пшеница и другие злаки – при потреблении в сыром виде	Тепловая обработка

1	2	3	4
Аминокислоты: лизин, триптофан и др.	Редуцирующие углеводы	Продукты, содержащие оба вида нутриентов, подвергшиеся совместной тепловой обработке	Рациональное сочетание продуктов; щадящая тепловая обработка
Триптофан	Лейцин	Пшено при его избыточном потреблении	Умеренное потребление пшена
Аскорбиновая кислота	Аскорбатоксидаза, полифенолоксидазы, пероксидаза	Огурцы, капуста, тыква, кабачки, петрушка (листья и корень), картофель, лук зеленый, хрен, морковь, яблоки и некоторые другие овощи и фрукты – при их нарезании	Использование в целом виде, бланширование до нарезания
	Хлорофилл	Зеленые части растений – при их нарезании в слабокислой среде (зеленый лук и др.)	Использование в целом виде
Тиамин	Тиаминаза	Карповые и другие виды рыбы – при недостаточной тепловой обработке	Тепловая обработка
	Биофлавоноиды, ортодифенолы	Источники веществ с Р-витаминным действием: кофе, чай – при избыточном потреблении	Ограничение потребления
	Окситиамин	Кислые ягоды, фрукты – при длительном нагревании	Щадящая тепловая обработка
Ниацин	Индолилуксусная кислота, ацетилпиридин	Кукуруза – при одностороннем питании	Смешанное питание
Биотин	Авидин	Яичный белок – при потреблении в сыром виде	Тепловая обработка
Ретинол	Длительно нагревавшиеся жиры, гидрогенизированные жиры	Пищевые жиры	Щадящая тепловая обработка жиров; дозированное потребление маргарина

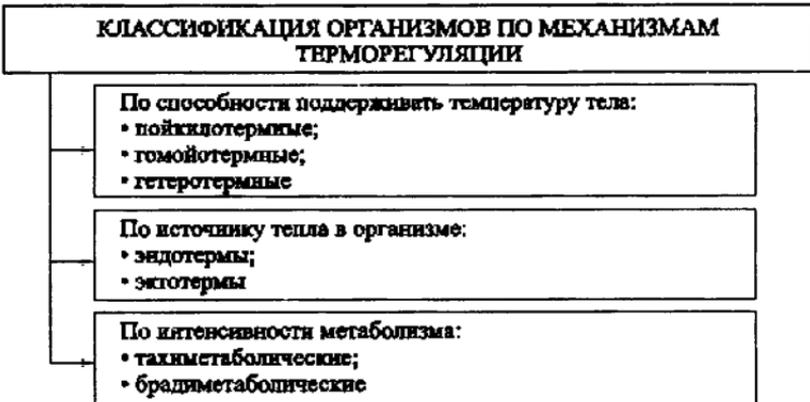
1	2	3	4
Кальциферол	Недостаточно индентифицированные вещества	Соя – при недостаточной тепловой обработке	Тепловая обработка
Токоферол	Полиненасыщенные жирные кислоты	Растительные масла при избыточном потреблении	Потребление в пределах рекомендованной нормы
Минеральные вещества: Са, Mg, Mn, некоторые другие катионы	Неидентифицированные вещества	Фасоль, соя – при недостаточной тепловой обработке	Тепловая обработка
	Щавелевая кислота Фитин	Щавель, шпинат, ревень, инжир, черника, картофель – при избыточном потреблении	Увеличение потребления источников усвояемого Са и других катионов
		Бобовые, некоторые крупы, отруби – при недостаточной тепловой обработке	Тепловая обработка
		Черный хлеб – при избыточном потреблении	Потребление в пределах рекомендованной нормы
Са, Mg, Na	Кофеин	Кофе – при избыточном потреблении	Умеренное потребление
Са	Избыток фосфата	Большинство продуктов массового потребления	Ежедневное потребление молока или молочных продуктов, творога, сыров
Fe	Балластные вещества	Отруби, черный хлеб, многие крупы, овощи, плоды – при избыточном потреблении	Увеличение потребления источников усвояемого Fe, а также аскорбиновой кислоты, Са, P
Fe	Дубильные вещества	Чай – при избыточном потреблении	Умеренное потребление

1	2	3	4
1	Серосодержащие соединения (зобогены, или струмогены)	Капуста белокочанная, цветная кольраби, турнепс, редис, некоторые бобовые, арахис – при избыточном потреблении	Ограниченное потребление в условиях недостатка йода в пище

## 9.17. Физиология терморегуляции

### ЗНАЧЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ДЛЯ ОРГАНИЗМА

- ◆ Эффект на скорость биохимических реакций
- ◆ Эффект на конформацию белков и других макромолекул
- ◆ Эффект на вязкость, поверхностное натяжение физиологических жидкостей
  - ◆ Эффект на величину мембранного потенциала (процессы возбуждения)
  - ◆ Эффект на частоту сердечных сокращений
  - ◆ Эффект на потребление кислорода

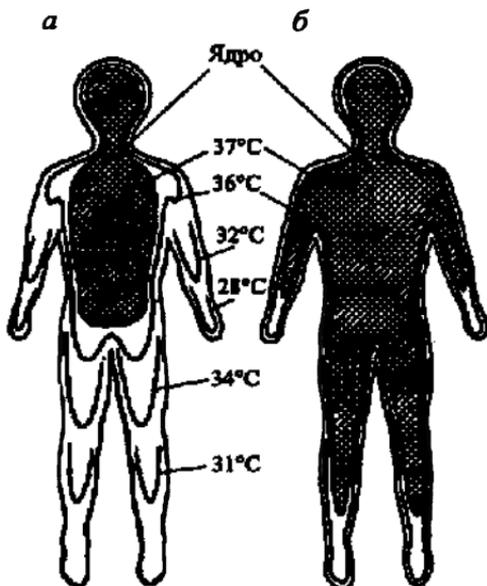


Классификация организмов по механизмам терморегуляции

Правило Вант – Гоффа – Аррениуса:

$$Q_{10} = V_{t+10} / V_t \geq 2,$$

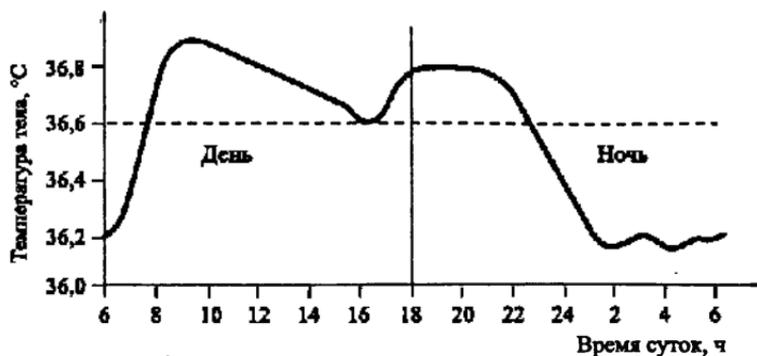
где  $Q_{10}$  – температурный коэффициент;  $V_t$  – скорость процесса при температуре  $t$ ;  $V_{t+10}$  – скорость процесса при температуре  $t + 10$ .



Соотношение температуры различных участков (поверхностной оболочки и ядра) тела человека при температуре воздуха 20 °С (а) и 35 °С (б)



Соотношение между температурой тела и температурой окружающей среды у пойкилотермных и гомойотермных животных



Периодический характер изменения температуры тела в течение суток

#### Вклад различных органов в общую теплопродукцию

Орган	Масса органа		Продукция тепла	
	кг	% от массы тела	ккал/ч	% от общей теплопродукции
Почки	0,29	0,45	6,0	7,7
Сердце	0,29	0,45	8,4	10,7
Легкие	0,60	0,90	3,4	4,4
Мозг	1,35	2,10	12,5	16,0
Органы брюшной полости (кроме почек)	2,50	3,80	26,2	33,6
Кожа	5,00	7,80	1,5	1,9
Мышцы	27,00	41,50	12,2	15,7
Другие органы	27,97	43,00	7,8	10,0
<b>ВСЕГО</b>	<b>65,00</b>	<b>100,00</b>	<b>78,0</b>	<b>100,0</b>

#### СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ РАЗЛИЧНЫМИ МЕХАНИЗМАМИ ТЕПЛОТДАЧИ ОРГАНИЗМА В ОБЫЧНЫХ УСЛОВИЯХ

- ◆ Теплопроводность – 3 %
- ◆ Конвекция – 15 %
- ◆ Излучение – 60 %
- ◆ Испарение – 22 %

#### УРОВНИ РЕГУЛЯЦИИ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

- ◆ Физическая терморегуляция:
  - теплопроводность:  $Q_t = Kt \cdot (T_i - T_e)$ ;
  - конвекция:  $Q_c = hc \cdot (T_i - T_e)$ ;

- излучение (описывается уравнением Стефана – Больцмана:  $Q_r = Kr \cdot (T_i - T_e)$ );
- испарение: испарение 1 л воды требует 580 ккал энергии. Неощущаемая и ощущаемая перспирация  $Q_e = \lambda \cdot m$
- ◆ Химическая терморегуляция:
  - сократительный термогенез: терморегуляционный мышечный тонус; холодовая мышечная дрожь; произвольная мышечная активность;
  - несократительный термогенез
- ◆ Поведенческая терморегуляция:
  - термопреферендум

### ТЕПЛОПРОДУКЦИЯ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ при различной эффективности синтеза АТФ

- ◆ P/O → 3 →  $3 \cdot 10^{-3}$  ккал/г
- ◆ P/O → 2 → рост на 50 %
- ◆ P/O → 1 → рост на 200 %

### ТЕПЛОТА ИСПАРЕНИЯ ( $Q_{\text{исп}}$ )

$$Q_{\text{исп}} = \lambda \cdot m,$$

где  $\lambda$  – удельная теплота испарения;  $m$  – масса испарившегося вещества.

### ОЦЕНКА ТЕПЛОСОДЕРЖАНИЯ ( $Q$ )

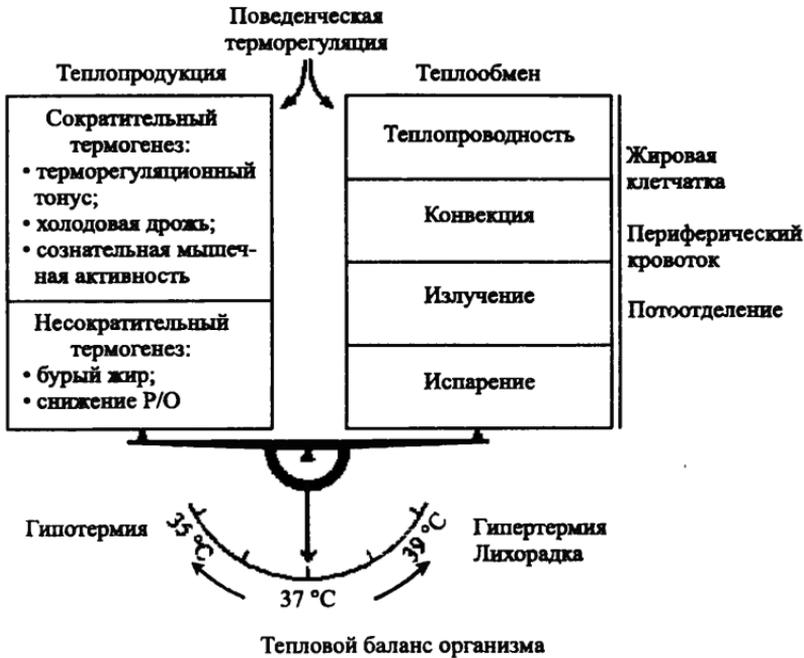
$$\Delta Q = m \cdot c \Delta t,$$

где  $c$  – удельная теплоемкость, 0,83 ккал/кг · °С;  $m$  – масса, кг;  $\Delta t$  – изменение температуры тела, °С.

#### Механизмы терморегуляции

Теплопродукция	Теплообмен
1	2
<i>В условиях холода</i>	
Увеличение рост мышечного тонуса; рост двигательной активности; увеличение синтеза гормонов щитовидной железы и катехоламинов; увеличение потребления пищи	Уменьшение вазоконстрикция кожных сосудов; уменьшение поверхности тела; поведенческая реакция

1	2
<b>В условиях жары</b>	
<p><b>Уменьшение</b></p> <p>снижение мышечного тонуса; снижение двигательной активности; уменьшение синтеза гормонов щитовидной железы и катехоламинов; снижение потребления пищи</p>	<p><b>Увеличение</b></p> <p>вазодилатация кожных сосудов; увеличение поверхности тела; увеличение потоотделения; поведенческая реакция</p>



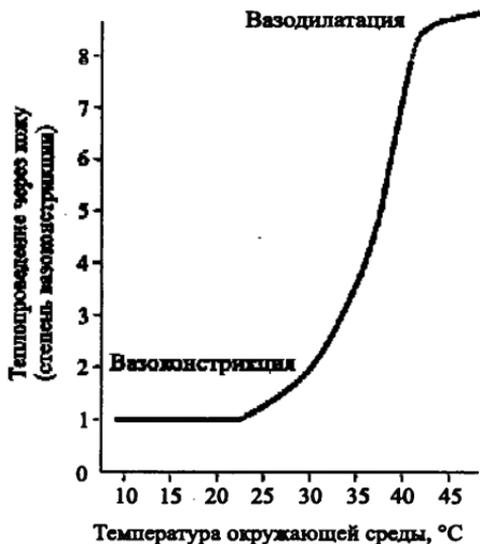
### УРАВНЕНИЕ ТЕПЛООВОГО БАЛАНСА

$M \pm Qt \pm Qc \pm Qr - Qe = 0$  – нормотермия;

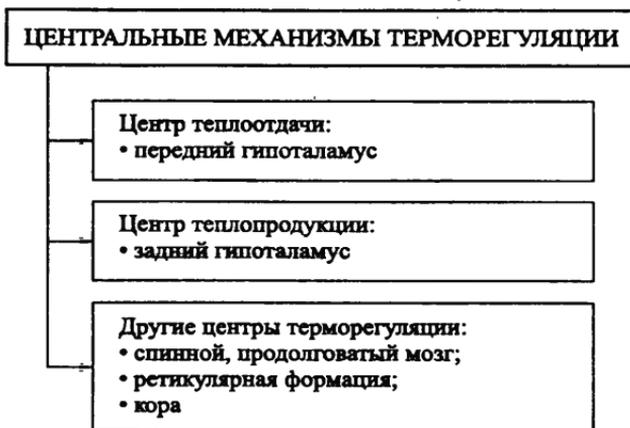
$M \pm Qt \pm Qc \pm Qr - Qe > 0$  – гипертермия;

$M \pm Qt \pm Qc \pm Qr - Qe < 0$  – гипотермия,

где  $M$  – теплопродукция;  $Qt$  – теплообмен путем теплопроводности;  $Qc$  – теплообмен путем конвекции;  $Qr$  – теплообмен путем теплоизлучения;  $Qe$  – теплоотдача путем испарения.



Участие периферических сосудов в процессах теплообмена



Центральные механизмы терморегуляции

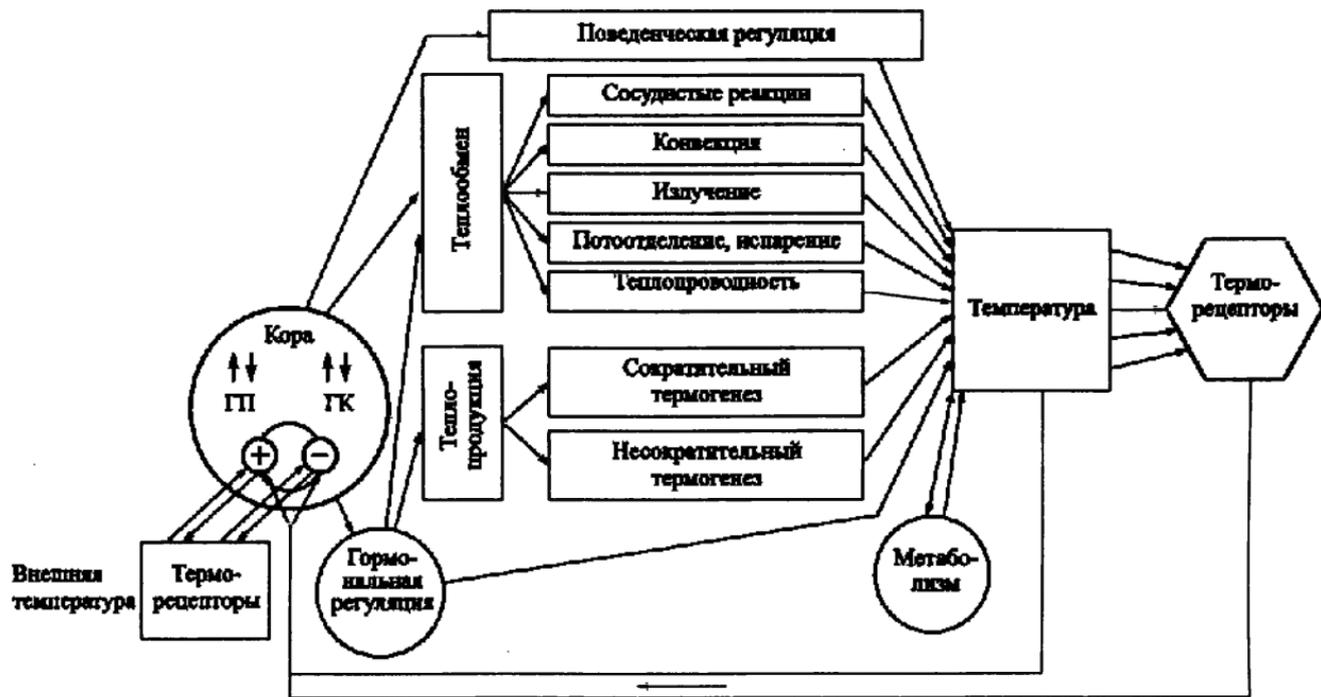


Схема функциональной системы, поддерживающей оптимальную температуру тела организма (ГП и ЗГ – передние и задние ядра гипоталамуса)

## ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ ТЕРМОРЕЦЕПТОРОВ

### Холодовые:

- реагируют на температуру 20–33 °С;
- 250 тыс.;
- располагаются на поверхности

### Тепловые:

- реагируют на температуру 40–46 °С;
- около 30 тыс.;
- располагаются более глубоко

Характеристика периферических терморецепторов



Участие L-аргинин-NO-системы, мелатонина и эритропоэтина в адапционных механизмах при холодовом воздействии и последующем отогревании

## ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ

### 10.1. Глоссарий

Физиология выделения изучает механизмы удаления из организма конечных продуктов метаболизма веществ, которые не используются для жизнедеятельности.

**Выделение** – совокупность физиологических процессов, направленных на удаление из организма конечных продуктов обмена веществ (осуществляют почки, потовые железы, легкие, желудочно-кишечный тракт и др.).

**Инкреторная функция почек** – образование различных физиологически активных веществ, участвующих в формировании гомеостаза.

**Ренин** – фермент, образуемый в юкстагломерулярном аппарате почек, действующий на ангиотензиноген и превращающий его в активное сосудосуживающее вещество – ангиотензин I, участвующей в регуляции АД (его увеличении).

**Феномен Остроумова – Бейлиса** – механизм миогенной ауторегуляции, обеспечивающий постоянство почечного кровотока независимо от изменения системного артериального давления, благодаря которому величина почечного кровотока поддерживается на постоянном уровне.

**Нефрон** – функционально-структурная единица почки, осуществляющая образование мочи, состоящая из мальпигиевого тельца, почечного канальца и собирательной трубочки.

**Мальпигиев клубочек** – совокупность капилляров в виде клубочков, заключенных в капсулу Боумена – Шумлянского.

**Юкстагломерулярный аппарат** – совокупность структур, включающих приносящую и выносящую артериолы и миоэпителиальные клетки, продуцирующие ренин и ряд других физиологически активных веществ.

**Фильтрация** – пассивный транспорт веществ крови из клубочковых капилляров в капсулу Боумена – Шумлянского благодаря градиенту давлений (механизм образования первичной мочи).

**Первичная моча** – фильтрат плазмы крови, образующийся в капсуле Боумена – Шумлянского, по составу близкий к плазме, кроме содержания белков (у человека за сутки образуется около 150–180 л клубочкового фильтрата).

**Опыт Ричардса** – эксперимент по введению микропипетки в капсулу Боумена – Шумлянского, демонстрирующий, что содержание низкомолекулярных веществ в плазме и первичной моче практически одинаково.

**Инулин** – полисахарид фруктозы, свободно фильтрующийся и не подвергающийся реабсорбции и секреции.

**Вторичная моча** – жидкость, образуемая в результате реабсорбции и секреции в канальцах воды и ряда веществ, содержащихся в клубочковом фильтрате.

**Реабсорбция** – транспорт веществ эпителиальными клетками канальцев из просвета канальцев нефрона в интерстиций.

**Факультативная реабсорбция** – регулируемое всасывание натрия, воды в дистальном отделе нефрона и собирательной трубочке.

**Облигантная реабсорбция** – нерегулируемое всасывание ионов натрия, калия, воды в проксимальном отделе нефрона и в петле Генле (механизм поддержания постоянства концентрации этих ионов в организме).

**Сопряженный (вторичный активный) транспорт** – процесс переноса, например, глюкозы, осуществляемый с помощью специального  $\text{Na}^+$ -зависимого переносчика при участии механизма активного транспорта ( $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -насос).

**Порог реабсорбции** – величина концентрации вещества в крови, при которой оно не может полностью реабсорбироваться и появляется в моче (для глюкозы – 10 ммоль/л).

**Глюкозурия** – появление глюкозы в моче.

**Клиренс** – показатель скорости очищения плазмы по определенному веществу при прохождении его через почки за 1 мин.

**Гиалуронидаза** – фермент, деполимеризующий гиалуроновую кислоту, входящую в состав межклеточного вещества стенок собирательных канальцев, что способствует увеличению их пористости; образуется эпителием собирательных трубок (активируется под влиянием АДГ, что приводит к усилению реабсорбции воды и уменьшению диуреза).

**Секреция** – транспорт веществ эпителиальными клетками канальцев в просвет канальцев нефрона. Секреторная функция оценивается по таким веществам, как диодраст, парааминогиппуровая кислота и др.

**Парааминогиппуровая кислота** – вещество, используемое для оценки процессов секреции. Оно только секретруется, не фильтруется и не реабсорбируется.

**Аквапорины** – специальные белки клеточной мембраны, обеспечивающие перенос воды. Основными свойствами, ха-

рактизирующими эти мембранные каналы, являются *селективность, скорость пропускания и механизм работы*. В настоящее время идентифицировано 10 разновидностей аквапоринов у человека. В почке находится восемь изоформ (AQP1–AQP8 и AQP11), большинство из которых экспрессируются в клетках проксимальных канальцев, нисходящем сегменте петли Генле, собирательных трубках, кровеносных сосудах и почечной лоханке. За открытие данных структур Peter Agre (США) в 2003 г. получил Нобелевскую премию.

**Поворотно-противоточная множительная система** – структурно-функциональная организация нефрона, обеспечивающая осмотическое концентрирование/разведение вторичной мочи.

**Форникальный аппарат почки** – особое образование в области свода гладкомышечных клеток, образующее кольцеобразный слой-сжиматель вместе с нервными волокнами, кровеносными и лимфатическими сосудами, роль которого заключается в регулировании количества мочи, выводимой из почечных канальцев в малые почечные чашки, создании препятствия обратному току мочи и поддержании внутрилоханочного давления.

**Рефлюкс форникальный** – попадание содержимого почечной лоханки в паренхиму почки через разрывы стенок малых почечных чашечек в их проксимальной части (форниксе), обусловленное повышением гидростатического давления в почечной лоханке при обструкции мочеточника.

**Диурез** – процесс образования мочи (как правило, в ночное время диурез меньше, чем днем).

**Никтурия** – преобладание ночного диуреза над дневным (в норме дневной диурез должен составлять 2/3 суточного).

**Водный диурез** – образование больших объемов гипотонической мочи вследствие уменьшения проницаемости для воды стенки канальцев.

**Осмотический диурез** – образование больших объемов мочи вследствие уменьшения реабсорбции осмотически активных веществ.

**Рефлекс Гауэра – Генри** – увеличение водного диуреза при снижении образования АДГ в результате роста объема циркулирующей крови (например, при длительном горизонтальном положении).

**Антидиурез** – явление снижения выделения мочи (при обезвоживании, избытке вазопрессина).

**Олигурия** – уменьшение суточного количества мочи.

**Анурия** – суточный диурез (менее 7 % от нормы).

**Аминоацидоурия** – наличие аминокислот в моче.

**Полиурия** – увеличение суточного диуреза в 2 раза и более.

**Изостенурия** – выделение мочи с ограничением колебания удельного веса мочи в течение суток в пределах 1,012–1,014 кг/л.

**Гиперстенурия** – увеличение удельного веса мочи до 1,030 кг/л и более.

**Гипостенурия** – снижение удельного веса мочи до 1,010 кг/л и ниже.

**Мочеиспускание** – сложный рефлекторный акт выведения образовавшейся мочи из организма, осуществляемый одновременным сокращением гладкой мускулатуры стенок мочевого пузыря и расслаблением сфинктеров мочевого пузыря и мочеиспускательного канала (центр мочеиспускания расположен во 2–4-м сакральных сегментах спинного мозга).

**Физиологическая емкость мочевого пузыря** – объем жидкости в мочевом пузыре, при котором возникает позыв к мочеиспусканию. Его величина, как правило, 150–250 мл.

## 10.2. Органы выделения

- ◆ Почка – основной орган
- ◆ Сальные железы – около 20 мл секрета/сут
- ◆ Потовые железы – объем секрета – до 700–1300 мл/сут
- ◆ Легкие – удаление летучих метаболитов (CO<sub>2</sub>, ацетон, этанол и др.)
- ◆ Пищеварительная система – печень, кишечник, слюнные железы и др.

## 10.3. Функции почек

- ◆ Выделение (образование мочи):
  - регуляция водного баланса;
  - регуляция объема крови, вне- и внутриклеточной жидкости;
  - поддержание осмотического давления внутренней среды;
  - поддержание ионного состава внутренней среды;
  - поддержание кислотно-основного состояния;
  - метаболическая (регуляция метаболизма белков, углеводов и липидов)
- ◆ Инкреторная

## ИНКРЕТОРНАЯ ФУНКЦИЯ ПОЧЕК

- ◆ Ренин (ренин-ангиотензиновый механизм)
  - ◆ Эритропоэтин – гликопротеид (165 аминокислот и 4 углеводородные цепи)
  - ◆ Урокиназа (гемостаз, активатор пламиногена)
  - ◆ Кальцитриол (метаболит витамина D<sub>3</sub>)
  - ◆ Брадикинин (вазодилататор)
  - ◆ Простагландины
- 10.4. Общие свойства мочи**

Суточное количество	500–2000 мл
pH	5,0–8,0
Удельный вес	1,010–1,025 кг/л
Криоскопические границы	от –0,075 до –3,5
Осмолярность мочи	400–1400 мосм/л

## 10.5. Содержание неорганических и органических веществ в моче (в расчете на суточное количество мочи)

Компонент	Содержание (в расчете на суточное количество мочи)		Молярное отношение к содержанию в плазме
	г/сут	ммоль/сут	
Na <sup>+</sup>	3–6	130–260	0,8–1,10
K <sup>+</sup>	1,5–3,2	38–82	7–12
Mg <sup>2+</sup>	0,1–0,2	4,2–8,4	4–5
Ca <sup>2+</sup> (общий)	0,1–0,25	2,5–6,2	0,8–1,5
Азот аммиака	0,5–1,0	36–71	2000–3500
Хлорид (Cl <sup>-</sup> )	3,6–9,0	100–250	0,8–2,0
Фосфор неорганический	0,9–1,3	29–45	22–29
Мочевая кислота	0,2–1,2	1,2–7,1	4–16
Мочевина	20–35	333–583	50–80
Креатинин:			
у мужчин	1,0–2,0	8,8–17,7	70–98
у женщин	0,8–1,8	7,1–15,9	66–80
Индикан	0,01–0,012	0,047–0,056	10–30

## 10.6. Особенности кровоснабжения почек

- ♦ Большая удельная величина кровотока (на 0,4 % от массы тела, 25 % – от МОК)
- ♦ Высокая величина давления в клубочковых капиллярах (50–70 мм рт. ст.)
- ♦ Постоянство давления независимо от колебаний системного АД (феномен Остроумова – Бейлиса)
- ♦ Принцип двойной капиллярной сети (2 системы капилляров – клубочковая и околоканальцевая)
- ♦ Регионарные особенности в органе: соотношение корковое вещество : наружный слой мозгового вещества : внутренний слой → 1 : 0,25 : 0,06
- ♦ Артериовенозная разница по  $O_2$  невелика, но его потребление достаточно большое (55  $\mu\text{моль}/\text{мин} \cdot \text{г}$ )

• *увеличение во вторичной вессе 11-12 мм рт.ст*



Феномен Остроумова – Бейлиса

## 10.7. Нефрон

### СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕФРОНА

#### Мальпигиевое тельце:

- сосудистый клубочек и капсула Боумена – Шумлянского

#### Почечный каналец:

- проксимальный отдел (извитая и прямая части);
- петли Генле (прямая часть проксимального отдела, тонкий сегмент, прямая часть дистального отдела);
- дистальный отдел (прямая и извитая части)

#### Собирательная трубка:

- формируются канальцами нескольких нефронов

Структурно-функциональная организация нефрона

### Типы нефронов

Тип	Количество	Характеристика
Суперфициальные	20–30 %	Располагаются поверхностно в коре, петля Генле короткая, объем фильтрации малый
Интракорткальные	60–70 %	Располагаются в середине коры, основная роль в фильтрации
Юкстамедуллярные	10–15 %	Располагаются на границе коры и мозгового вещества, основная роль в концентрировании мочи

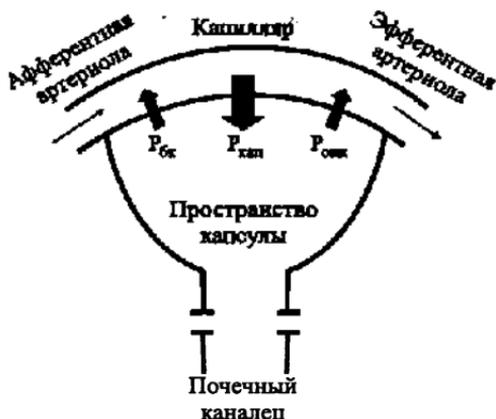
Фильтрация (инулин)	
Реабсорбция	
Секреция (парааминогиппуровая кислота)	

↓ Основные механизмы формирования мочи

## 10.8. Процесс фильтрации

### ФИЛЬТРУЮЩАЯ МЕМБРАНА

- ◆ Эндотелия капилляров (фенестрированный тип)
- ◆ Базилярной мембраны
- ◆ Подоцитов



Механизм фильтрации в мальпигиевом тельце:

$P_{бк}$  – гидростатическое давление в просвете капсулы Боумена – Шумлянского;  $P_{кап}$  – гидростатическое давление в капилляре;  $P_{онк}$  – онкотическое давление в капилляре

### ЭФФЕКТИВНОЕ ФИЛЬТРАЦИОННОЕ ДАВЛЕНИЕ (ЭФД)

$$\text{ЭФД} = P_{кап} - P_{бк} - P_{онк}$$

где  $P_{кап}$  – гидростатическое давление в капилляре (50–70 мм рт. ст.);  $P_{бк}$  – гидростатическое давление в просвете капсулы Боумена – Шумлянского (15–20 мм рт. ст.);  $P_{онк}$  – онкотическое давление в капилляре (25–30 мм рт. ст.).

$$\text{ЭФД} = 70 - 30 - 20 = 20 \text{ мм рт. ст.}$$

#### Фильтруемость веществ через мембрану почечных канальцев

Вещество	Молекулярная масса	Фильтруемость
H <sub>2</sub> O	18	1,0
Na <sup>+</sup>	23	1,0
Глюкоза	180	1,0
Инулин	5,5	1,0
Миоглобин	17	0,75
Альбумин	69	0,005

## 10.9. Фильтрация и реабсорбция веществ в почках

Вещество	Концентрация, ммоль/л			Фильтрация, ммоль/л	Реабсорбция, %
	плазма	первичная моча	конечная моча		
Натрий	150	143	140	17,87	99,2
Калий	5,3	5	60	0,625	90,4
Хлориды	109	115	150	14,37	98,9
Бикарбонаты	26,5	28	1,4	3,5	99,96
Мочевина	4,2	4,4	283	0,55	48,7
Глюкоза	5,3	5,3	Следы	0,66	99,8
Белки	70 г/л	0,07 г/л	Следы	0,008 г/л	100

## 10.10. Основные характеристики мочеобразования

Характеристика	Скорость
Почечный кровоток	1000–1800 мл/мин
Эффективный почечный плазматок	600–650 мл/мин
Клиренс инулина	102–120 мл/мин
Клиренс креатинина	90–132 мл/мин
Клиренс парааминогиппуровой кислоты	601–720 мл/мин
Фильтрационная фракция	16–28 %
Скорость клубочковой фильтрации	125 мл/мин (муж.) 110 мл/мин (жен.)

## 10.11. Реабсорбция воды

Реабсорбция	Доля	Влияние АДГ
Облигантная (в проксимальном отделе и петле Генле)	85 %	Не зависит от АДГ
Факультативная (в дистальном отделе и собирательной трубке)	15 %	Регулируется АДГ

## 10.12. Расчет основных показателей

### РАСЧЕТ КЛИРЕНСА

$$V_{\text{пл}} = \frac{C_{\text{м}} \cdot V_{\text{м}}}{C_{\text{пл}}},$$

где  $V_{\text{пл}}$  – скорость очищения плазмы;  $C_{\text{м}}$  – концентрация вещества в конечной моче;  $C_{\text{пл}}$  – концентрация вещества в плазме;  $V_{\text{м}}$  – минутный диурез.

### РАСЧЕТ ВЕЛИЧИНЫ ПОЧЕЧНОГО КРОВОТОКА

$$\text{ПКТ} = \frac{\text{ППТ}}{1 - \text{Hct}},$$

где ПКТ – почечный кровоток, мл/мин; ППТ – почечный плазматок, мл/мин; Hct – гематокрит.

### РЕАБСОРБЦИЯ $\text{Na}^+$

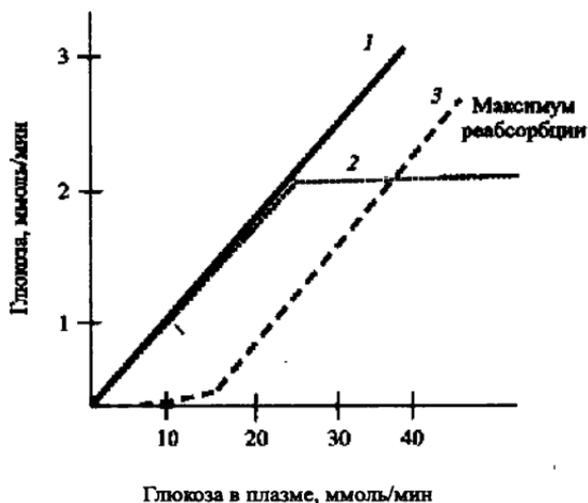
- ◆ Проксимальный извитой каналец – 65–70 %
- ◆ Петля Генле – 20–25 %
- ◆ Дистальный извитой каналец – 9 %
- ◆ Собирательная трубочка – 1 %

## 10.13. Механизм канальцевой реабсорбции натрия



Механизм канальцевой реабсорбции натрия

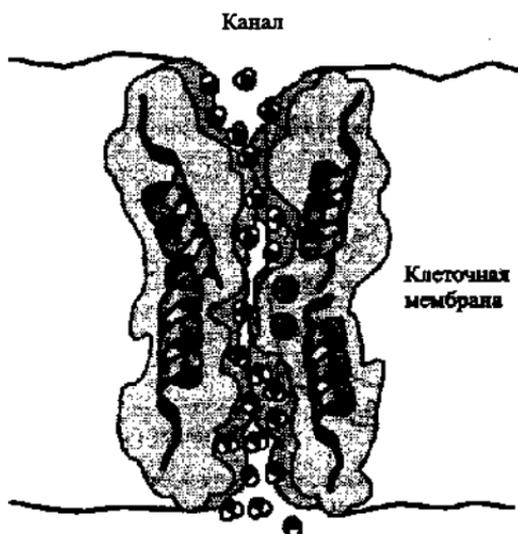
## 10.14. Транспорт глюкозы



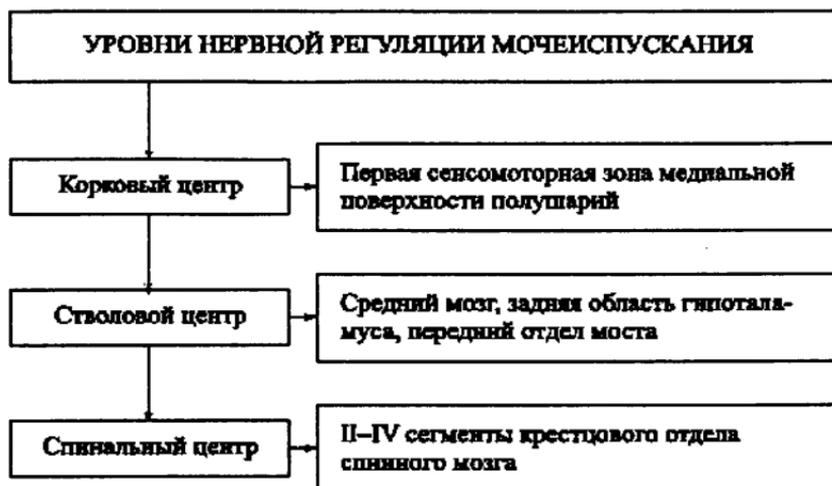
Характеристика транспорта глюкозы белком-переносчиком (сопряженный транспорт):

1 — фильтруемое количество глюкозы; 2 — реабсорбируемое количество глюкозы; 3 — выводимое количество глюкозы

## 10.15. Аквапорин



## 10.19. Нервная регуляция мочеиспускания



Эффект активации симпатической вегетативной нервной системы на выделительную функцию почек

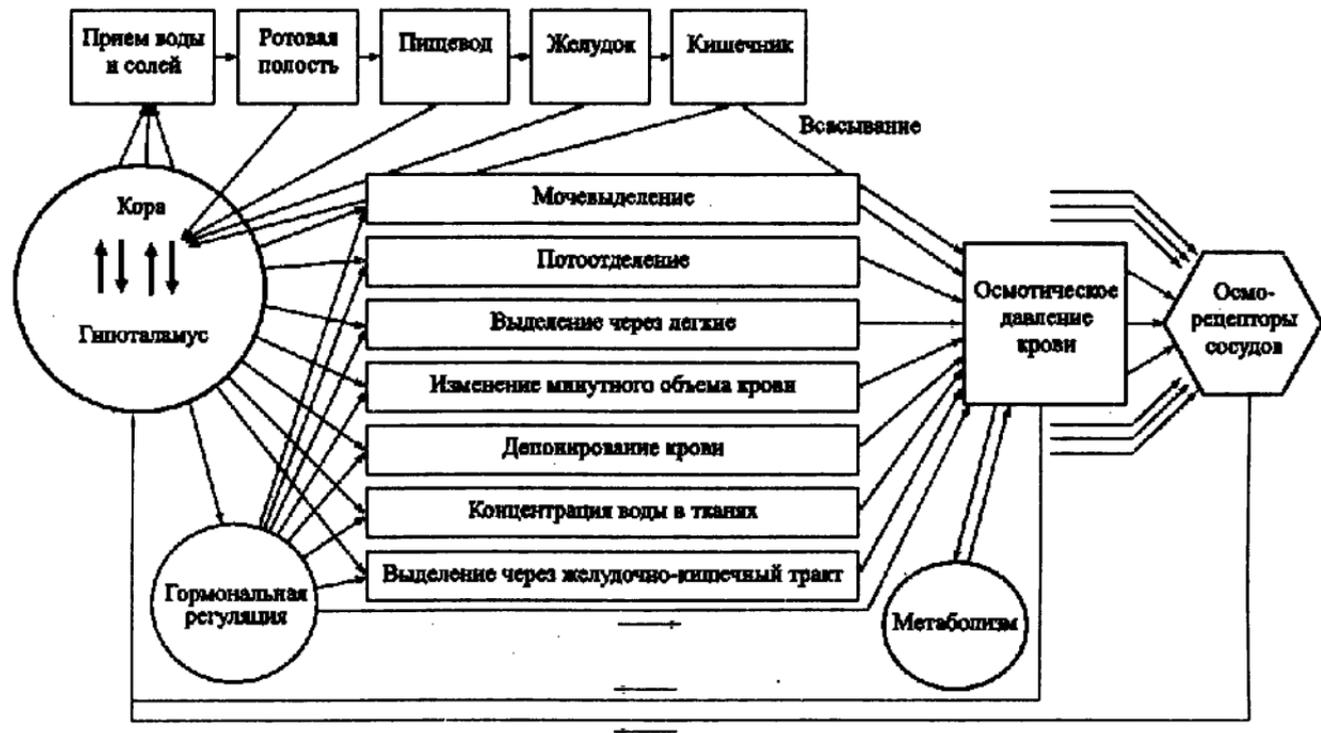


Схема функциональной системы, обеспечивающей оптимальный уровень осмотического давления

## ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

### 11.1. Глоссарий

**Физиология внутренней секреции** – раздел физиологии, который изучает закономерности синтеза, секреции, транспорта физиологически активных веществ и механизмы их действия на организм.

**Эндокринная система** – совокупность эндокринных желез, различных органов и тканей, которые в тесном взаимодействии с нервной и иммунной системами осуществляют регуляцию и координацию функций организма посредством секреции физиологически активных веществ, переносимых кровью.

**Эндокринные железы (железы внутренней секреции)** – железы, не имеющие выводных протоков и выделяющие секрет за счет диффузии и экзоцитоза во внутреннюю среду организма (кровь, лимфа).

**Биологически активное вещество (БАВ), физиологически активное вещество (ФАВ)** – вещество, которое в малых количествах (мкг, нг) оказывает выраженный физиологический эффект на различные функции организма.

**Гормон** – физиологически активное вещество, вырабатываемое эндокринными железами или специализированными эндокринными клетками, выделяемое во внутреннюю среду организма (кровь, лимфа) и оказывающее дистантное действие на клетки-мишени.

**Антигормон** – защитное вещество, вырабатываемое организмом при длительном введении белковых гормональных препаратов. Образование антигормона является иммунологической реакцией на введение извне чужеродного белка. По отношению к собственным гормонам организм не образует антигормоны. Однако могут быть синтезированы вещества, близкие по строению к гормонам, которые при введении в организм действуют как антиметаболиты гормонов.

**Антиметаболиты гормонов** – физиологически активные соединения, близкие по строению к гормонам и вступающие с ними в конкурентные, антагонистические отношения. Антиметаболиты гормонов способны занимать их место в физио-

логических процессах, совершающихся в организме, или блокировать гормональные рецепторы.

**Клетки-мишени (ткани-мишени, органы-мишени)** – клетки, ткани или органы, в которых имеются специфичные для данного гормона рецепторы. Некоторые гормоны имеют единственную ткань-мишень, тогда как другие оказывают влияние повсеместно в организме.

**Тканевой гормон (аутокоид, гормон местного действия)** – физиологически активное вещество, вырабатываемое неспециализированными клетками и оказывающее преимущественно местный эффект.

**Нейрогормон** – физиологически активное вещество, вырабатываемое нервными клетками.

**Эффекторный гормон** – физиологически активное вещество, оказывающее непосредственный эффект на клетки и органы-мишени.

**Тропный гормон** – физиологически активное вещество, действующее на другие эндокринные железы и регулирующее их функции.

**Гуморальная регуляция** – регуляция при помощи различных классов физиологически активных веществ.

**Гормональная регуляция** – часть гуморальной регуляции, включающая регуляторные эффекты классических гормонов.

**Секреция гормонов** – поступление гормонов во внутреннюю среду организма. Полипептидные гормоны накапливаются в гранулах и секретируются путем экзоцитоза. Стероидные гормоны не накапливаются в клетке и секретируются сразу после синтеза путем диффузии через клеточную мембрану. Секреция гормонов в большинстве случаев имеет циклический, пульсирующий характер. Периодичность секреции – от 5–10 мин до 24 ч и более (распространенный ритм – около 1 ч).

**Связанная форма гормона** – образование обратимых, соединений нековалентными связями комплексов гормонов с белками плазмы и форменными элементами. Степень связывания различных гормонов сильно варьирует и определяется их растворимостью в плазме крови и наличием транспортного белка. Например, 90 % кортизола, 98 % тестостерона и эстрадиола, 96 % трийодтиронина и 99 % тироксина связываются с транспортными белками. Связанная форма гормона не может взаимодействовать с рецепторами и формирует резерв, который может быть быстро мобилизован для пополнения пула свободного гормона.

**Свободная форма гормона** – физиологически активное вещество в плазме крови в несвязанном с белком состоянии, способное взаимодействовать с рецепторами. Связанная форма гормона находится в динамическом равновесии с пулом свободного гормона, который в свою очередь находится в равновесии с гормоном, связанным с рецепторами в клетках-мишенях. Большинство полипептидных гормонов, за исключением соматотропина и окситоцина, циркулирует в низких концентрациях в крови в свободном состоянии, не связываясь с белками.

**Метаболические превращения гормона** – его химическая модификация в тканях-мишенях или других образованиях, обуславливающая снижение/повышение гормональной активности. Важнейшим местом обмена гормонов (их активации или инактивации) является печень.

**Скорость метаболизма гормона** – интенсивность его химического превращения, которая определяет длительность циркуляции в крови. Период полураспада катехоламинов и полипептидных гормонов составляет несколько минут, а тиреоидных и стероидных гормонов – от 30 мин до нескольких суток.

**Гормональный рецептор** – высокоспециализированная клеточная структура, входящая в состав плазматических мембран, цитоплазмы или ядерного аппарата клетки и образующая специфичное комплексное соединение с гормоном.

**G-белки и G-белок-сопряженные рецепторы (рецепторы, сопряженные с G-белком)** – семейство, образованное семью трансмембранными сегментами рецепторов, воздействующих на внутриклеточный метаболизм посредством сопряжения с G-белками. G-белки имеют ГТФазную активность и содержат  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -субъединицы. G-белки могут оказывать стимулирующей (Gs-белок) или ингибирующей (Gi-белок) эффекты.

**Органоспецифичность действия гормона** – ответные реакции органов и тканей на физиологически активные вещества; они строго специфичны и не могут быть вызваны другими соединениями.

**Обратная связь** – влияние уровня циркулирующего гормона на его синтез в эндокринных клетках. **Длинная цепь обратной связи** – взаимодействие периферической эндокринной железы с гипофизарными, гипоталамическими центрами и с супрагипоталамическими областями ЦНС. **Короткая цепь обратной связи** – изменение секреции гипофизарного тропного гормона, модифицирует секрецию и высвобождение статинов и либеринов гипоталамуса. **Ультракороткая цепь обратной связи**

зи – взаимодействие в пределах эндокринной железы, при котором выделение гормона влияет на процессы секреции и высвобождения его самого и других гормонов из данной железы.

**Отрицательная обратная связь** – повышение уровня гормона, приводящее к торможению его секреции.

**Положительная обратная связь** – повышение уровня гормона, обуславливающее стимуляцию и возникновение пика его секреции.

**Анаболические гормоны** – физиологически активные вещества, способствующие образованию и обновлению структурных частей организма и накоплению в нем энергии. К таким веществам относятся гонадотропные гормоны гипофиза (фоллитропин, лютропин), половые стероидные гормоны (андрогены и эстрогены), гормон роста (соматотропин), хорионический гонадотропин плаценты, инсулин.

**Соматотропин (гормон роста)** – белковое вещество, вырабатываемое в гипофизе, состоящее из 191 аминокислотного остатка, стимулирующее рост организма, активно участвующее в регуляции обмена белков, жиров, углеводов. Строение гормона роста имеет видовую специфичность.

**Инсулин** – белковое вещество, вырабатываемое в  $\beta$ -клетках островков Лангерганса, состоящее из двух полипептидных цепей (А-цепь – 21 аминокислота, В-цепь – 30), снижающее уровень глюкозы крови. Первый белок, у которого была полностью определена первичная структура Ф. Сенгером в 1945–1954 гг.

**Катаболические гормоны** – физиологически активные вещества, способствующие распаду различных веществ и структур организма и высвобождению из него энергии. К таким веществам относятся кортикотропин, глюкокортикоиды (кортизол), глюкагон, высокие концентрации тироксина и адреналина.

**Тироксин (тетрайодтиронин)** – йодсодержащее производное аминокислоты тирозина, вырабатываемое в фолликулах щитовидной железы, повышающее интенсивность основного обмена, теплопродукцию, оказывающее влияние на рост и дифференцировку тканей.

**Глюкагон** – полипептид, вырабатываемый в  $\alpha$ -клетках островков Лангерганса, состоящий из 29 аминокислотных остатков, стимулирующий распад гликогена и повышающий уровень глюкозы крови.

**Кортикостероидные гормоны** – соединения, образующиеся в корковом веществе надпочечников. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле делят на  $C_{18}$ -стероиды – жен-

ские половые гормоны – эстрогены, С<sub>19</sub>-стероиды – мужские половые гормоны – андрогены, С<sub>21</sub>-стероиды – собственно кортикостероидные гормоны, обладающие специфическим физиологическим действием.

**Кортизол (гидрокортизон, 17-гидрокортикостерон)** – С<sub>21</sub>-стероид, вырабатываемый в пучковой зоне коры надпочечников, участвующий в реакции стресса и регуляции обмена углеводов, белков и жиров. Стимулирует катаболизм белка, синтез жиров и углеводов.

**Биогенные амины** – группа азотсодержащих органических соединений, образующихся в организме путем декарбоксилирования аминокислот, т.е. отщепления от них карбоксильной группы – СООН. Многие из биогенных аминов (гистамин, серотонин, норадреналин, адреналин, дофамин, тирамин и др.) оказывают выраженный физиологический эффект.

**Катехоламины** – производные пирокатехина, активно участвующие в физиологических процессах в организме животных и человека. К катехоламинам относятся *адреналин, норадреналин и дофамин*.

**Симптоадrenalовая система** – хромоаффинные клетки мозгового вещества надпочечников и иннервирующие их преганглионарные волокна симпатической нервной системы, в которых синтезируются катехоламины. Хромоаффинные клетки также обнаружены в аорте, каротидном синусе, внутри и около симпатических ганглиев.

**Эйкозаноиды** – физиологически активные вещества, производные преимущественно арахидоновой кислоты, оказывающие разнообразные физиологические эффекты и подразделяющиеся на группы: простагландины, простациклины, тромбоксаны, левуگلандины, лейкотриены и др.

**Простагландины** – группа физиологически активных веществ, производных циклических ненасыщенных жирных кислот, вырабатываемых в большинстве тканей организма и оказывающих разнообразное действие.

**Регуляторные пептиды** – высокомолекулярные соединения, представляющие собой цепочку аминокислотных остатков, соединенных пептидной связью. Регуляторные пептиды, насчитывающие до 10 аминокислотных остатков, называют олигопептидами, от 10 до 50 – полипептидами, свыше 50 – белками.

**Репродуктивная функция** – совокупность различных механизмов, обеспечивающих воспроизведение здорового потомства, непрерывность и преемственность жизни.

**Первичные половые признаки** – совокупность особенностей (строение половых органов и половых желез), определяющих основные различия между самцом и самкой у животных, а также между мужчиной и женщиной.

**Вторичные половые признаки** – свойства, зависящие от первичных половых признаков, развивающиеся под воздействием половых гормонов и включающие особенности развития костно-мышечной системы, пропорции тела, строение подкожно-жировой клетчатки, характер волосяного покрова, степень развития молочных желез, тембр голоса, особенности поведения и др.

**Половой цикл женского организма (менструальный цикл)** – сложный физиологический процесс, характеризующийся циклическими изменениями во всем организме женщины, повторяющиеся каждые 21–30 (и более) суток и включающий изменения гормонального фона, половых органов, интенсивности работы внутренних органов и др. Различают четыре фазы женского полового цикла: менструация, фолликулярная фаза, овуляция и лютеиновая фаза.

**Менструация** – фаза полового цикла женского организма, заключающаяся в отторжении функционального слоя эндометрия, сопровождающемся кровотечением.

**Фолликулярная фаза** – фаза полового цикла женского организма, характеризующаяся пролиферативными изменениями эндометрия, ростом и созреванием фолликула.

**Овуляция** – фаза полового цикла женского организма, заключающаяся в выходе зрелой яйцеклетки из яичника в полость тела.

**Лютеиновая фаза** – фаза полового цикла женского организма, характеризующаяся секреторными изменениями эндометрия, образованием и секреторной активностью желтого тела.

**Стресс** – совокупность неспецифических стереотипных системных реакций организма, возникающих при действии любого нового раздражителя или значительном увеличении силы/времени действия раздражителя внешней или внутренней среды и обеспечивающих защиту и приспособление организма. Термин «стресс» предложил в 1936 г. канадский физиолог Г. Селье, родившийся в Австро-Венгрии.

**Стрессор** – раздражитель внешней или внутренней среды, вызывающий развитие стресса.

**Стресс-реализующая система** – совокупность факторов, обеспечивающих формирование стресса.

**Стресс-лимитирующая система** – совокупность факторов, ограничивающих формирование стресса.

**Шок** – чрезвычайная по интенсивности неспецифическая реакция организма на потенциально угрожающее жизни воздействие, характеризующаяся крайней степенью напряжения висцеральных и психических функций и высокими энергозатратами.

**Противошок** – комплекс реакций, направленных на сопротивление повреждающему действию стрессора и реализующихся путем активации стресс-реализующих систем, мобилизации энергетических ресурсов и усиления катаболических процессов.

**Реакция тревоги** – начальная, кратковременная стадия стресса, характеризующаяся экстренной мобилизацией ресурсов организма и неэкономным расходом энергии. Основные гормоны, обеспечивающие реакцию тревоги, – катехоламины.

**Стадия повышенной резистентности** – длительная стадия стресса, характеризующаяся приспособлением организма к условиям стресса и экономным расходом энергетических и пластических ресурсов. Основные гормоны, обеспечивающие стадию повышенной резистентности, – глюкокортикоиды.

**Стадия истощения** – необязательная стадия стресса, возникающая в условиях действия стрессоров, превышающих защитные силы организма. При благоприятных условиях стресс заканчивается на стадии повышенной резистентности и защитные силы организма увеличиваются.

**Дистресс** – отрицательная разновидность стресса, при которой стрессор вызывает истощение защитно-приспособительных сил организма и развитие патологии. Наиболее тяжелой формой дистресса является шок.

**Эустресс** – положительная разновидность стресса, при которой увеличиваются защитно-приспособительные ресурсы и способность организма к адаптации.

**Радиоиммунный анализ (РИА, радиоиммунологический анализ, изотопный иммунологический анализ)** – метод количественного определения физиологически активных веществ в различных средах, основанный на конкурентном связывании искомого соединения и аналогичных им меченных радионуклидом веществ со специфическими связывающими системами, с последующей детекцией на специальных счетчиках-радиоспектрометрах.

**Иммунорадиометрический анализ (ИРМА)** – особая разновидность РИА, в котором используются меченные радионуклидом антитела, а не меченый антиген.

**Радиорецепторный анализ (РРА)** – метод количественного определения физиологически активных веществ в различных средах, в котором в качестве связывающей системы используются гормональные рецепторы.

**Компьютерная томография (КТ)** – метод рентгеновского исследования, основанный на неодинаковой поглощаемости рентгенологического излучения различными тканями организма, который дифференцирует по плотности твердые и мягкие ткани и используется в диагностике патологии щитовидной железы, поджелудочной железы, надпочечников и др.

**Магнитно-резонансная томография (МРТ)** – инструментальный метод диагностики, с помощью которого в эндокринологии проводится оценка состояния гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, скелета, органов брюшной полости и малого таза.

**Денситометрия** – рентгенологический метод, применяемый для определения плотности костной ткани и диагностики остеопороза, позволяющий выявлять уже 2–5 % потери массы кости. Применяются однофотонная и двухфотонная денситометрия.

**Радиоизотопное сканирование (скенирование)** – способ получения двумерного изображения, отражающего распределение радиофармпрепарата в различных органах при помощи сканера. В эндокринологии используется для диагностики патологии щитовидной железы.

**Ультразвуковое исследование (УЗИ)** – метод, основанный на регистрации отраженных сигналов импульсного ультразвука, который применяется в диагностике заболеваний щитовидной железы, яичников, предстательной железы.

**Глюкозотолерантный тест** – нагрузочный метод исследования метаболизма глюкозы в организме, применяемый в эндокринологии для диагностики нарушения толерантности к глюкозе (преддиабет) и сахарного диабета. Измеряется уровень глюкозы натощак, затем в течение 5 мин предлагается выпить стакан теплой воды, в котором растворена глюкоза (75 г), в последующем через 1 и 2 ч вновь измеряется уровень глюкозы в крови. Уровень менее 7,8 ммоль/л (через 2 ч после нагрузки глюкозой) считается нормой. Уровень более 7,8, но менее 11,0 ммоль/л – нарушение толерантности к глюкозе. Уровень более 11,0 ммоль/л – «сахарный диабет».

**Орхиометрия** – измерение объема яичек при помощи прибора орхиометра (тестикулометр).

**Генная инженерия** – совокупность приемов, методов и технологий получения рекомбинантных РНК и ДНК, выделения генов из организма (клеток), осуществления манипуляций с генами и введения их в другие организмы. В эндокринологии используется для синтеза гормонов. Изучается возможность генной терапии эндокринологических заболеваний.

**Генная терапия** – лечение наследственных, мультифакториальных и ненаследственных (инфекционных) заболеваний путем введения генов в клетки пациентов с целью направленного изменения генных дефектов или придания клеткам новых функций. В зависимости от способа введения экзогенной ДНК в геном пациента генная терапия может проводиться либо в культуре клеток (*in vitro* или *ex vivo*), либо непосредственно в организме (*in vivo*).

## 11.2. Физиологически активные вещества

### Классификация физиологически активных веществ

Тип	Характеристика
Гормоны (классические гормоны)	Вырабатываются специализированными эндокринными клетками, выделяются во внутреннюю среду организма и оказывают дистантное действие на клетки-мишени
Парагормоны (метаболиты)	Синтезируются не для регуляции, но оказывают выраженный физиологический эффект
Гормоноиды (тканевые гормоны)	Оказывают преимущественно местный, локальный эффект
Медиаторы (нейромедиаторы)	Выделяются нервным окончанием и являются посредниками в синаптической передаче

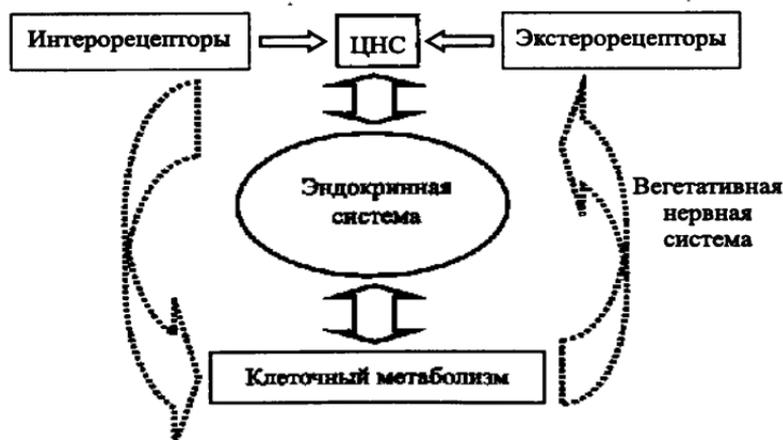
### Время действия физиологически активных веществ

Тип	Время действия
Нейромедиаторы	Миллисекунды
Пептиды	Секунды – минуты
Простые белки и гликопротеиды	Минуты – часы
Стероидные гормоны	Часы
Тиреоидные гормоны	Сутки

## Физиологически активные вещества, открытые в последнее время

Название вещества	Место синтеза
Эпидермальный фактор роста, инсулиноподобный фактор роста	Печень и клетки, диффузно расположенные в организме
Урокортин	ЦНС
Грелин	ЖКТ, гипоталамус
Монооксид азота, эндотелины, адриномедуллин, ангиогенины (факторы роста сосудов)	Эндотелий
Фактор, подобный паратормону	Кожа и молочные железы
Лептин, резистин, адипонектин	Жировые клетки
Орексины А и В (гипокретины 1 и 2)	Гипоталамус
Агутиродственный протеин	Гипоталамус
Обестатин	Желудок
Галанин	Кишечник, поджелудочная железа
Фосфатонин	Кости

## 11.3. Нервная и гормональная регуляция

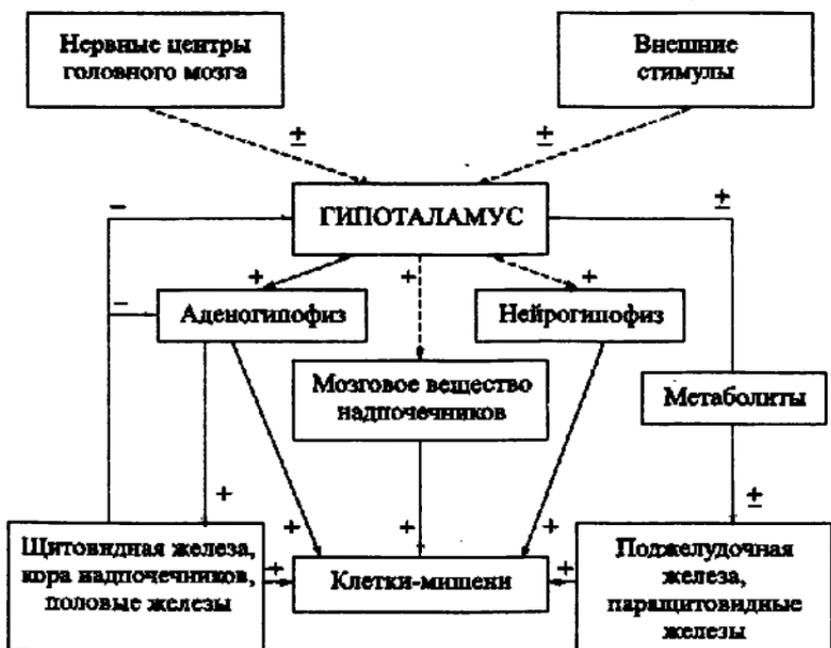


Единство нервной и гормональной регуляции

### Сравнительная характеристика нервной и гормональной регуляции

Нервная регуляция	Гормональная регуляция
Филогенетически более молодая Точное, локальное действие Быстрое развитие эффекта Контактное действие Контролирует преимущественно «быстрые» рефлекторные ответные реакции всего организма или отдельных структур на действие различных раздражителей	Филогенетически более древняя Диффузное, системное действие Медленное развитие эффекта Дистантное действие Контролирует преимущественно «медленные» процессы: деление и дифференцировку клеток, обмен веществ, рост, половое созревание и т.д.

Примечание. Оба вида регуляции взаимосвязаны и влияют друг на друга, образуя единый скоординированный механизм нервно-гуморальной регуляции при ведущей роли нервной системы



Взаимодействие желез внутренней секреции и нервной системы

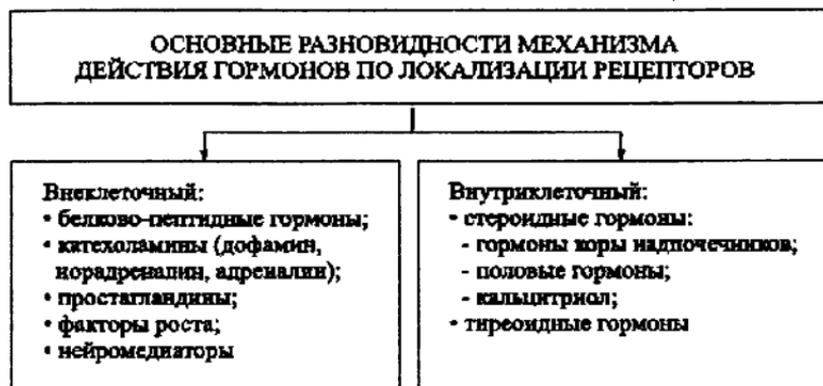
## 11.4. Эндокринные железы, ткани и клетки

- ◆ Эндокринные железы:
  - гипофиз;
  - щитовидная железа;
  - околощитовидные (паращитовидные) железы;
  - надпочечники;
  - эпифиз
- ◆ Органы с эндокринной тканью:
  - поджелудочная железа (островки Лангерганса);
  - половые железы (семенники и яичники)
- ◆ Органы с эндокринными клетками:
  - ЦНС (в особенности – гипоталамус);
  - сердце;
  - легкие;
  - желудочно-кишечный тракт (APUD-система);
  - почка;
  - плацента;
  - тимус
  - предстательная железа

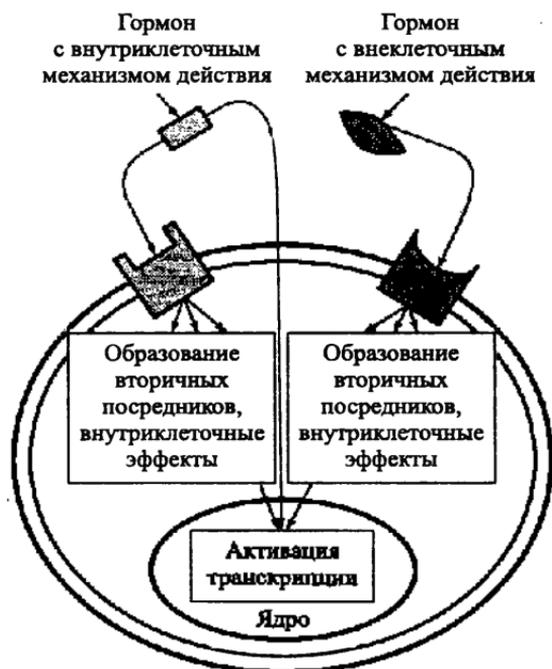
## 11.5. Классификация гормонов по химическому строению

Химическое строение	Представители
Производные аминокислот	Тирозин → тироксин, адреналин Триптофан → мелатонин
Белково-пептидные: полипептидные простые белки сложные белки (гликопротеиды)	Глюкагон, вазопрессин Инсулин, соматотропин Тиреотропин, фоллитропин
Стероидные	Кортикостероиды Половые гормоны Стеролы витамина D

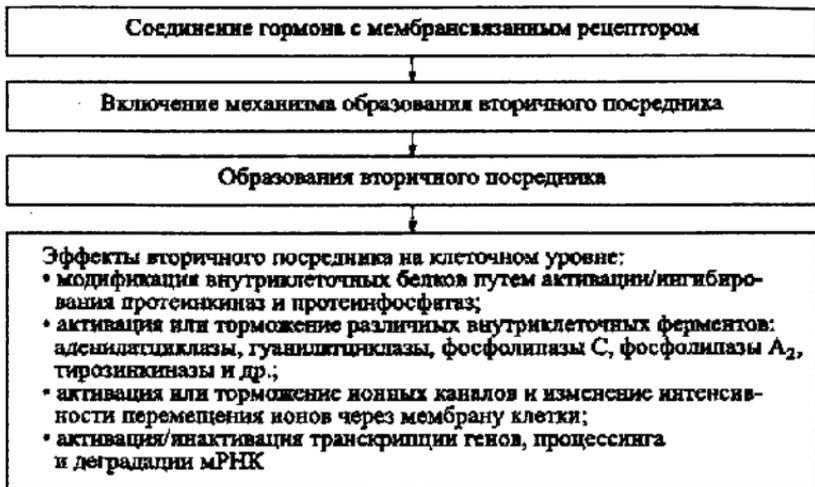
## 11.6. Механизмы действия гормонов



Основные разновидности механизма действия гормонов по локализации рецепторов



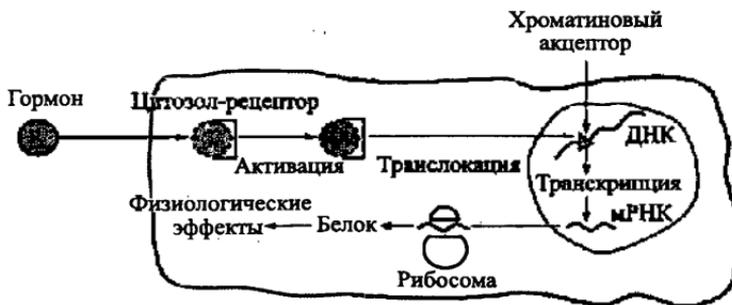
Основные разновидности механизма действия гормонов



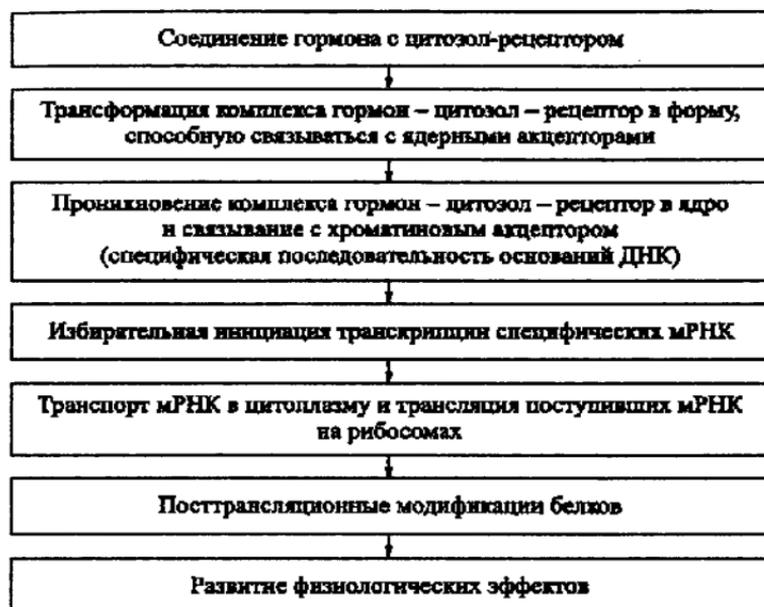
Этапы внеклеточного механизма действия



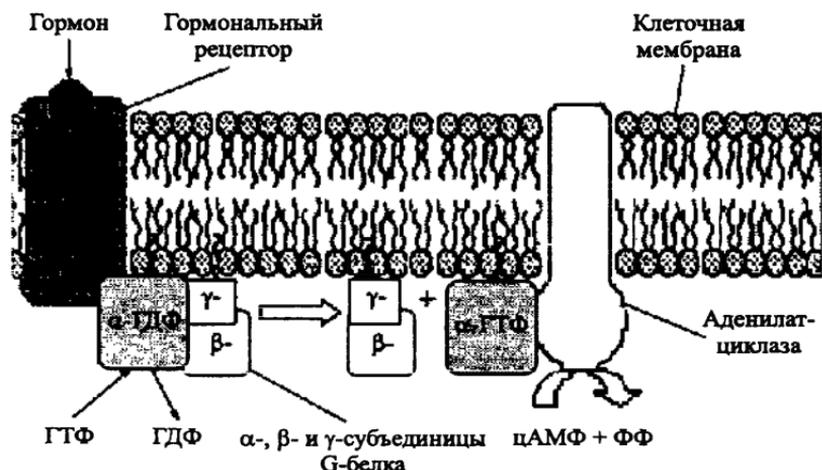
Внеклеточный механизм действия



Внутриклеточный механизм действия



Этапы внутриклеточного механизма действия гормона

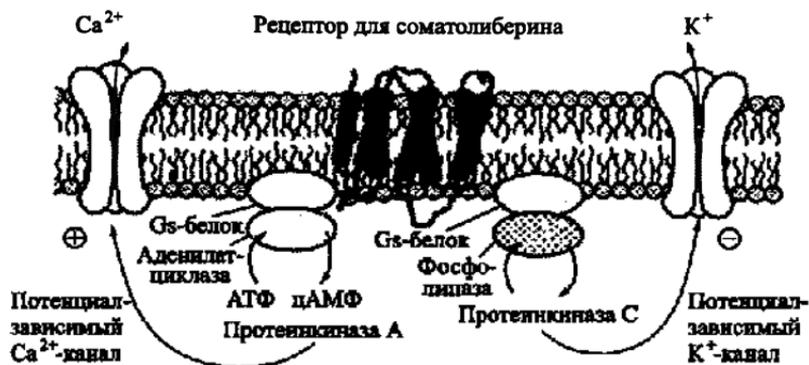


Механизм передачи сигнала в гормональных рецепторах, сопряженных с G-белками

## 11.7. Вторичные посредники

### ОСНОВНЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ВТОРИЧНЫХ ПОСРЕДНИКОВ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

- ◆ Циклический аденозинмонофосфат (цАМФ)
- ◆ Циклический гуанидинмонофосфат (цГМФ)
- ◆ Фосфатидилинозитиды (инозитолтрифосфат и диацил-глицерин)
  - ◆  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Ca}^{2+}$ -связывающие белки (например, кальмодулин)
  - ◆ Метаболиты ретиноевой и арахидоновой кислот
  - ◆ Метаболиты сфинголипидов (церамид, сфингозин и др.)
  - ◆ Монооксид азота (NO) и монооксид углерода (CO)
  - ◆ Каскады киназ и фосфатаз



Взаимодействие вторичных посредников с ионными каналами (на примере соматолиберина)

## 11.8. Типы действия гормонов *спрам*

Тип действия	Характеристика
1	2
Гормональное (гемокринное)	Действие гормона на значительном удалении от места образования
Изокринное (местное)	Гормон, синтезируемый в одной клетке, оказывает действие на клетку, расположенную в тесном контакте с первой. Его высвобождение осуществляется в межклеточную жидкость и кровь
Нейрокринное (нейроэндокринное)	Действие, когда гормон, высвобождаясь из нервных окончаний, выполняет функцию нейромедиатора или нейромодулятора

1	2
Паракринное	Разновидность изокринного действия, но при этом гормон, образующийся в одной клетке, поступает в межклеточную жидкость и влияет на ряд клеток, расположенных в непосредственной близости
Юкстакринное	Разновидность паракринного действия, когда гормон не попадает в межклеточную жидкость, а сигнал передается через плазматическую мембрану рядом расположенной клетки
Аутокринное	Высвобождающийся из клетки гормон оказывает влияние на ту же клетку, изменяя ее функциональную активность
Соликринное	Высвобождающийся из клетки гормон поступает в просвет протока и достигает, таким образом, другой клетки, оказывая на нее специфическое воздействие (характерно для желудочно-кишечных гормонов)

## 11.9. Характеристика гормональных эффектов

Эффект	Характеристика
Метаболический	Влияние на обмен веществ
Морфогенетический	Влияние на формирование, дифференцировку и рост тканей
Кинетический	Запускает какой-либо вид деятельности или процесс
Корректирующий	Изменяет деятельность или процесс, уже происходившие до появления гормона
Пермиссивный: взаимодействие между гормонами; взаимодействие между гормональной и нервной системами	Действие одного гормона видоизменяет или опосредует эффект другого гормона Действие одного гормона видоизменяет или опосредует эффект нервной системы

## 11.10. Методы исследования гормональной системы

- ◆ Удаление (экстирпация) железы и описание эффектов операции
- ◆ Введение экстрактов желез

- ◆ Выделение, очистка и идентификация активного начала железы
- ◆ Избирательное подавление секреции гормонов
- ◆ Пересадка эндокринных желез
- ◆ Сравнение состава крови, притекающей и оттекающей от железы
- ◆ Количественное определение гормонов в биологических жидкостях (~~кровь~~; моча, спинно-мозговая жидкость и др.):
  - биохимические (хроматография и др.);
  - биологическое тестирование;
  - радиоиммунный анализ (РИА);
  - иммунорадиометрический анализ (ИРМА);
  - радиорецепторный анализ (РРА);
  - иммунохроматографический анализ (тест-полоски экспресс-диагностики)
- ◆ Введение радиоактивных изотопов и радиоизотопное сканирование
- ◆ Клиническое наблюдение за больными с эндокринной патологией
- ◆ Ультразвуковое исследование эндокринных желез
- ◆ Компьютерная томография (КТ) и магнитно-резонансная томография (МРТ)
- ◆ Генная инженерия

### 11.11. Распределение гормона в крови

Плазма			Форменные элементы	
Свободный гормон	Гормон + специфический белок-переносчик	Гормон + неспецифический белок-переносчик	Гормон + эритроцит	Гормон + лейкоцит
5–10 %	70 %	10 %	5–10 %	3–5 %

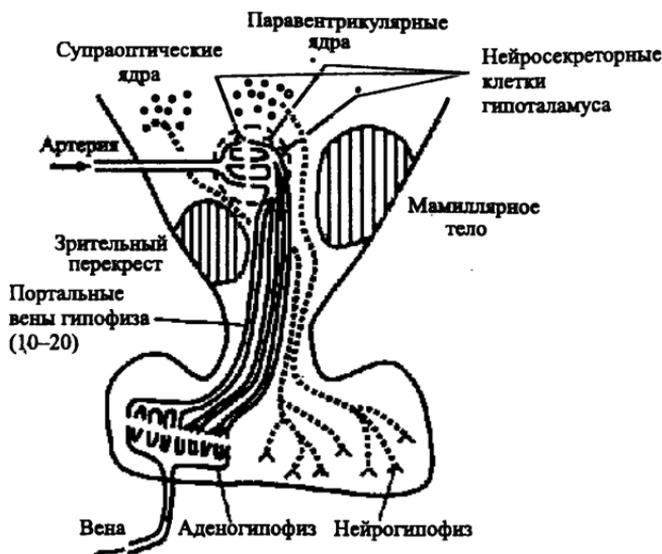
### 11.12. Гипоталамус, гипофиз

#### НЕЙРОЭНДОКРИННЫЕ СИСТЕМЫ ГИПОТАЛАМУСА

- ◆ Гипоталамо-экстрагипоталамическая система
- ◆ Гипоталамо-аденогипофизарная система
- ◆ Гипоталамо-среднегипофизарная система
- ◆ Гипоталамо-нейрогипофизарная система

## ГОРМОНЫ ГИПОТАЛАМУСА

- ◆ **Либерины:**
  - тиролиберин;
  - кортиколиберин;
  - соматолиберин;
  - пролактолиберин;
  - меланолиберин;
  - гонадолиберин (люлиберин и фоллилиберин)
  
- ◆ **Статины:**
  - соматостатин;
  - пролактостатин (дофамин);
  - меланостатин;
  - кортикостатин
  
- ◆ **Нейропептиды:**
  - энкефалины (лейцин-энкефалин (лей-энкефалин), метионин-энкефалин (мет-энкефалин));
  - эндорфины ( $\alpha$ -эндорфин,  $\beta$ -эндорфин,  $\gamma$ -эндорфин);
  - динорфины А и В;
  - проопиомеланокортин;
  - нейротензин;
  - субстанция Р;
  - киноторфин;
  - вазоинтестинальный пептид (ВИП);
  - холецистокинин;
  - нейропептид-У;
  - агутиродственный протеин;
  - орексины А и В (гипокретины 1 и 2);
  - грелин;
  - дельта-сон индуцирующий пептид (ДСИП) и др.
  
- ◆ **Гипоталамо-заднегипофизарные гормоны:**
  - вазопрессин или антидиуретический гормон (АДГ);
  - окситоцин
  
- ◆ **Моноамины:**
  - серотонин;
  - норадреналин;
  - адреналин;
  - дофамин



Гипоталамо-гипофизарная система



Прямые и обратные связи системы «гипоталамус – гипофиз – периферические железы»

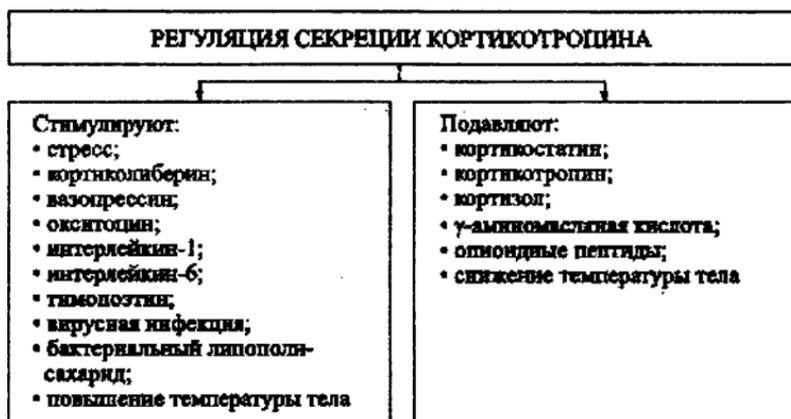
### Гормоны гипофиза

Отдел гипофиза	Современное название	Традиционное название
✓ Аденогипофиз	Прогормоны: проопиомеланокортин Тропные гормоны: тиротропин кортикотропин фоллитропин лютропин Эффекторные гормоны: пролактин соматотропин β-эндорфин α-меланотропин	Проопиомеланокортин ТТГ (тиреотропный гормон) АКТГ (адренокортикотропный гормон) ФСГ (фолликулостимулирующий гормон) ЛГ (лютеинизирующий гормон) ЛТГ (лактотропный гормон) СТГ (соматотропный гормон или гормон роста) β-эндорфин α-МСГ (меланоцитстимулирующий гормон)
✓ Промежуточная доля ГГН - ГГН -	Меланотропины: α-меланотропин β-меланотропин γ-меланотропин β-липотропин γ-липотропин β-эндорфин Мет-энкефалин	МСГ (меланоцитстимулирующие гормоны) α-МСГ β-МСГ γ-МСГ β-липотропин γ-липотропин β-эндорфин Метионин-энкефалин
✓ Нейрогипофиз	Окситоцин Вазопрессин	Окситоцин Вазопрессин
Бугорковая (туберальная) зона	Проопиомеланокортин	Проопиомеланокортин
Предполагаемые гормоны гипофиза	Родственные АКТГ-пептиды Диабетогенный пептид Экзофталмический фактор Гормон роста яичников	Родственные АКТГ-пептиды Диабетогенный пептид Экзофталмический фактор Гормон роста яичников



Процессинг проопиомеланокортина в передней и промежуточной долях гипофиза:

АКТГ – аденокортикотропный гормон; МСГ – меланоцитстимулирующий гормон; POMC – проопиомеланокортин

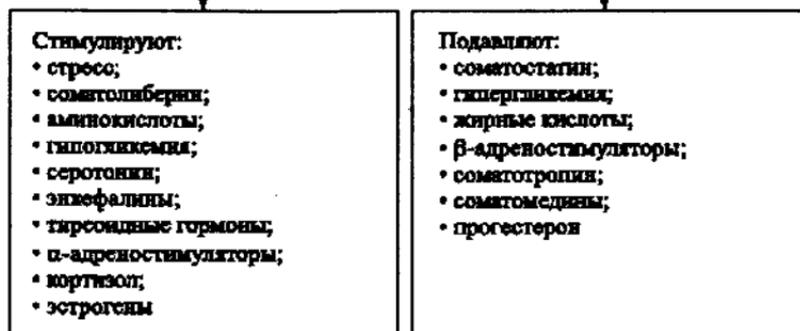


Регуляция секреции кортикотропина

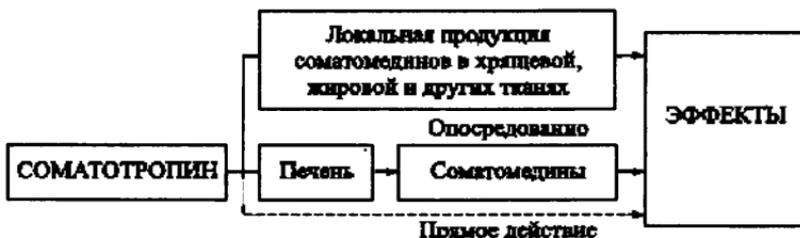
Основные эффекты кортикотропина

Надпочечниковые	Вненадпочечниковые
Стимулирует продукцию глюкокортикоидов и половых стероидов	Повышает секрецию инсулина и соматотропина
Незначительно стимулирует продукцию минералокортикоидов	Стимулирует отложение меланина
Участует в механизмах стресса и адаптации	Стимулирует гипогликемию
	Стимулирует липогенез, в высоких концентрациях – липолиз

## РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕЦИИ СОМАТОТРОПИНА



Регуляция секреции соматотропина



Роль соматомединов в действии соматотропина

### Характеристика соматомединов

Основные представители	Эффекты
Инсулиноподобный фактор роста 1 (ИФР-1), или соматомедин С	Митогенное действие (стимулируют пролиферацию всех тканей, в первую очередь – хрящевой и костной)
Инсулиноподобный фактор роста 2 (ИФР-2), или соматомедин А	По принципу обратной связи действуют на гипоталамус и аденогипофиз, контролируя синтез соматолиберина, соматостатина и соматотропина
Эпидермальный фактор роста	Инсулиноподобные эффекты на клеточный метаболизм

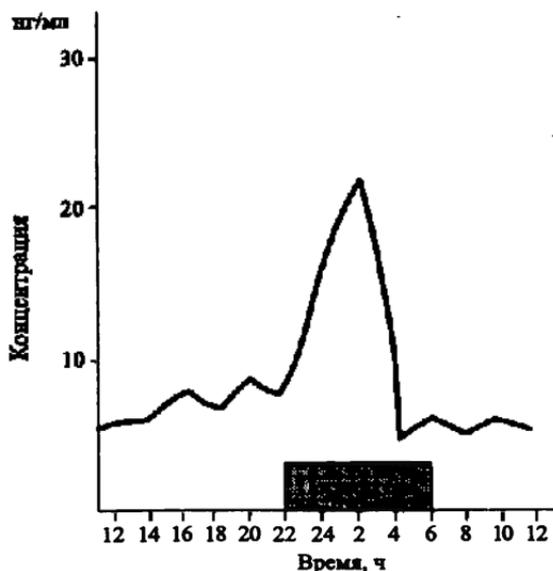
## ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ СОМАТОТРОПИНА

### ◆ Метаболические:

- белковый обмен: стимулирует синтез белка, облегчает поступление аминокислот внутрь клеток;
- жировой обмен: стимулирует липолиз, уровень жирных кислот в крови повышается и они становятся основным источником энергии;
- углеводный обмен: стимулирует выработку инсулина и глюкагона, активизирует инсулиназу печени. В больших концентрациях стимулирует гликогенолиз, уровень глюкозы крови повышается, а ее утилизация тормозится

### ◆ Функциональные:

- вызывает задержку в организме азота, фосфора, калия, натрия, воды;
- усиливает липолитическое действие катехоламинов и глюкокортикоидов;
- активизирует факторы роста тканевого происхождения;
- стимулирует выработку молока;
- является видоспецифичным
- усиливает действие тиреоидных гормонов



Суточный ритм секреции соматотропина

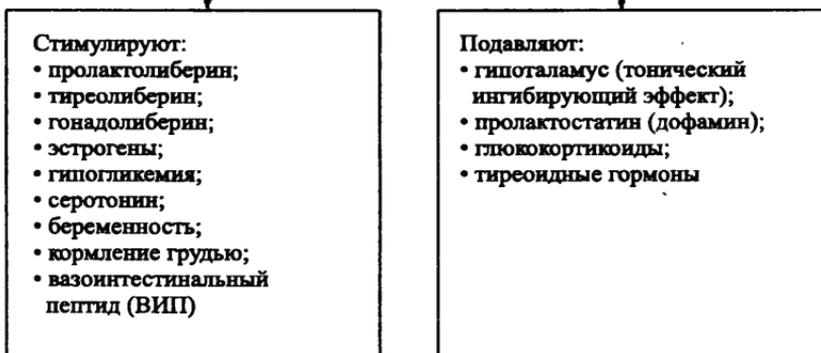
## Проявления изменений продукции соматотропина

Возраст	Недостаток	Избыток
Дети (до закрытия эпифизарных зон роста)	Гипофизарный нанизм (карликовость) $> 40 \text{ см}$	Гигантизм $> 255 \text{ см}$
Взрослые	Метаболические нарушения	Акромегалия

## Основные эффекты тиротропина

Тиреоидные	Внетиреоидные
Стимулирует рост щитовидной железы и продукцию тиреоидных гормонов	Активирует синтез гликозаминогликанов в коже, подкожной и заорбитальной клетчатке

## РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕЦИИ ПРОЛАКТИНА



## Регуляция секреции пролактина

## ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ПРОЛАКТИНА

- ◆ Усиливает рост молочных желез
- ◆ Иницирует синтез молока при беременности и лактации
- ◆ Активирует секреторную активность желтого тела
- ◆ Стимулирует секрецию вазопрессина и альдостерона
- ◆ Участвует в регуляции водно-солевого обмена
- ◆ Стимулирует рост внутренних органов
- ◆ Участвует в реализации инстинкта материнства
- ◆ Повышает синтез жира и белка

- ◆ Вызывает гипергликемию
- ◆ Оказывает аутокринный и паракринный модулирующий эффект при иммунном ответе (рецепторы пролактина на Т-лимфоцитах)

#### Основные эффекты гонадотропинов

Репродуктивная ткань	Эндокринная ткань
<i>Фоллитропин</i>	
Стимулирует рост фолликулов, пролиферацию гранулезы у женщин Вызывает пролиферацию клеток Сертоли и сперматогенез у мужчин	Подготавливает структуры к действию лютропина, активирует ферменты Активирует синтез и секрецию эстрогенов у женщин в клетках гранулезы
<i>Лютропин</i>	
Стимулирует овуляцию у женщин Обеспечивает выход сперматозоидов у мужчин	Активирует синтез и секрецию эстрогенов, прогестерона у женщин Активирует секрецию тестостерона у мужчин клетками Лейдига

#### ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ОКСИТОЦИНА

- ◆ Стимулирует сокращения матки
- ◆ Активирует выделение молока
- ◆ Оказывает диуретический и натрийуретический эффекты, участвуя в водно-солевом поведении
- ◆ Регулирует питьевое поведение
- ◆ Повышает секрецию гормонов аденогипофиза
- ◆ Участвует в механизмах обучения и памяти
- ◆ Оказывает гипотензивный эффект

#### ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ВАЗОПРЕССИНА

- ◆ Активирует реабсорбцию воды в почках
- ◆ Стимулирует сокращение гладких мышц сосудов
- ◆ Активирует центр жажды
- ◆ Участвует в механизмах обучения и памяти
- ◆ Регулирует процессы терморегуляции
- ◆ Выполняет нейроэндокринные функции, являясь медиатором центральной и вегетативной нервной системы
- ◆ Участвует в организации биологических ритмов
- ◆ Оказывает влияние на эмоциональное поведение

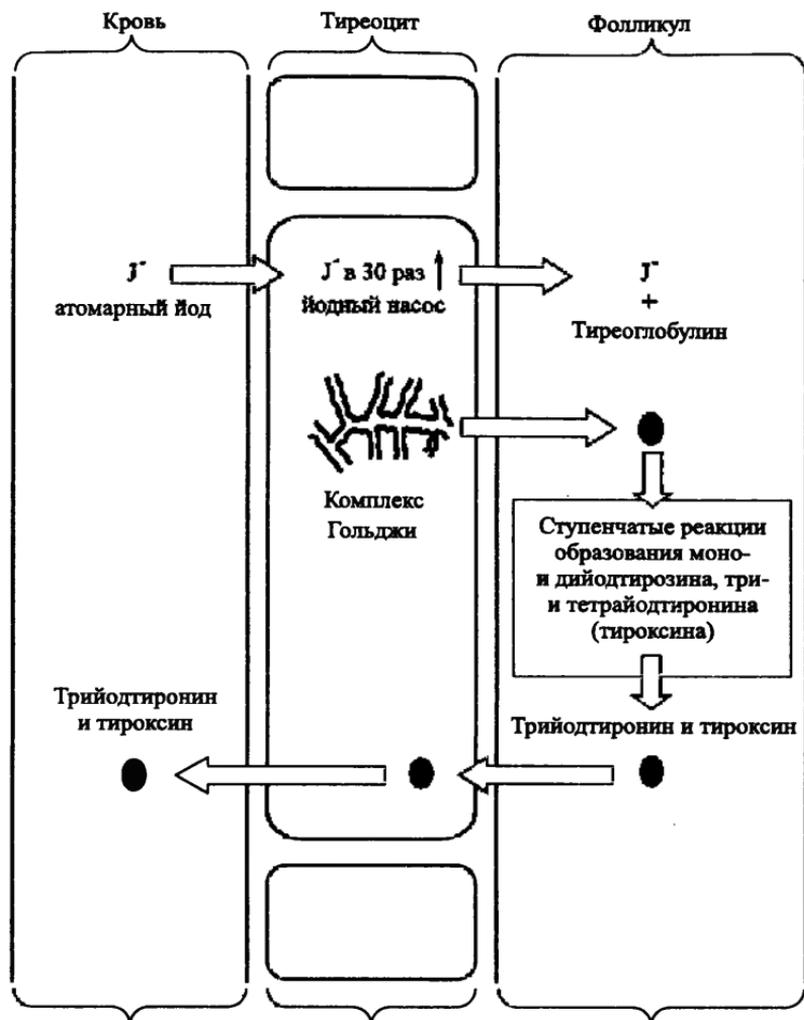
## 11.13. Щитовидная железа

### Гормоны щитовидной железы

Гормон	Характеристика
Тироксин (тетрайодтиронин)	Производное аминокислоты тирозина, имеет четыре атома йода, синтезируется в фолликулярной ткани
Трийодтиронин	Производное аминокислоты тирозина, имеет три атома йода, синтезируется в фолликулярной ткани, в 4–10 раз активнее тироксина, нестойк
Тиреокальцитонин	Полипептид, синтезируется в парафолликулярной ткани и не содержит йода

### ЭФФЕКТЫ ТИРОКСИНА И ТРИЙОДТИРОНИНА

- ◆ **Основной:**
  - активируют генетический аппарат клетки, стимулируют обмен веществ, потребление кислорода и интенсивность окислительных процессов
- ◆ **Метаболические:**
  - белковый обмен: стимулируют синтез белка, но в случае, когда уровень гормонов превышает норму, преобладает катаболизм;
  - жировой обмен: стимулируют липолиз;
  - углеводный обмен: при гиперпродукции стимулируют гликогенолиз, уровень глюкозы крови повышается, активизируется ее поступление внутрь клеток, активируют инсулиназу печени
- ◆ **Функциональные:**
  - обеспечивают развитие и дифференцировку тканей, особенно нервной;
  - усиливают эффекты симпатической нервной системы за счет повышения количества адренорецепторов и угнетения моноаминоксидазы;
  - просимпатические эффекты проявляются в увеличении частоты сердечных сокращений, систолического объема, артериального давления, частоты дыхания, перистальтики кишечника, возбудимости ЦНС, повышении температуры тела



Синтез йодсодержащих гормонов щитовидной железы

**Проявления изменения продукции тироксина и трийодтиронина**

Возраст	Недостаток	Избыток
Дети	Тиреоидный нанизм (кретинизм)	Базедова болезнь (тиреотоксикоз, болезнь Грейвса)
Взрослые	Микседема (тяжелая форма гипотиреоза)	Базедова болезнь (тиреотоксикоз, болезнь Грейвса)

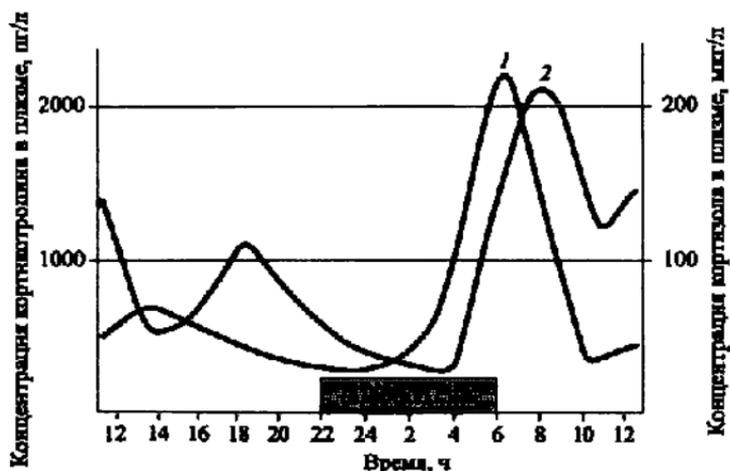
### Сравнительная характеристика недостаточной продукции соматотропина и тироксина

Критерий	Гипофизарный нанизм (карликовость)	Тиреоидный нанизм (кретинизм)
Интеллектуальное развитие	Не нарушено	Резко угнетено
Детородная функция	Нарушена	Отсутствует
Телосложение	Пропорциональное	Диспропорциональное

## 11.14. Надпочечники

### Гормоны надпочечников

Зона надпочечника	Гормоны
Корковое вещество: клубочковая зона	Кортикостероиды: минералокортикоиды (альдостерон, дезоксикортикостерон)
пучковая зона	глюкокортикоиды (кортизол, гидрокортизол, кортикостерон)
сетчатая зона	андрогены (дегидроэпиандростерон, 11 $\beta$ -андростендион, 11 $\beta$ -гидроксиандростендион, тестостерон), незначительное количество эстрогенов и гестагенов
Мозговое вещество	Катехоламины (адреналин и норадреналин в соотношении 6:1)



Циркадианный ритм секреции кортикотропина (1) и кортизола (2)

## ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ ГЛЮКОКОРТИКОИДОВ

### ◆ Метаболические:

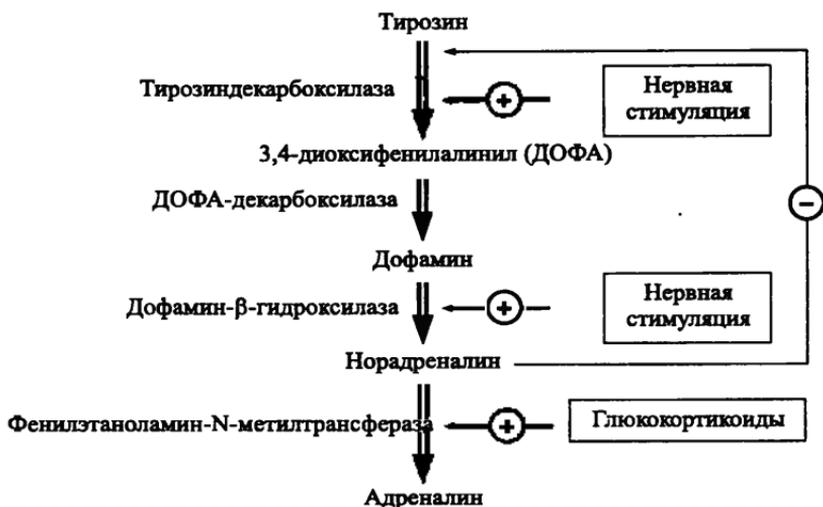
- белковый обмен: стимулируют катаболизм белка в мышечной, лимфоидной и эпителиальной тканях. Количество аминокислот в крови повышается, они поступают в печень, где происходит синтез новых белков;
- жировой обмен: обеспечивают липогенез; при гиперпродукции стимулируют липолиз, количество жирных кислот в крови повышается, происходит перераспределение жира в организме; активируют кетогенез и угнетают липогенез в печени; стимулируют аппетит и потребление жира; жирные кислоты становятся основным источником энергии;
- углеводный обмен: стимулируют глюконеогенез, уровень глюкозы крови повышается, а ее утилизация тормозится; подавляют транспорт глюкозы в мышечной и жировой ткани, обладают контринсулярным действием

### ◆ Функциональные:

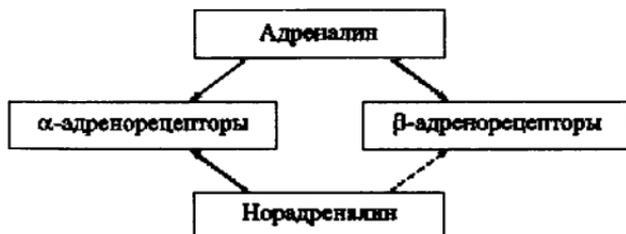
- участвуют в процессах стресса и адаптации;
- повышают возбудимость ЦНС, сердечно-сосудистой системы и мышцы;
- оказывают иммунодепрессивное и противоаллергическое действие; снижают продукцию антител;
- имеют выраженный противовоспалительный эффект; подавляют все фазы воспаления; стабилизируют мембраны лизосом, подавляют выход протеолитических ферментов, снижают проницаемость капилляров и выход лейкоцитов, оказывают антигистаминный эффект;
- оказывают жаропонижающий эффект;
- уменьшают содержание лимфоцитов, моноцитов, эозинофилов и базофилов крови из-за их перехода в ткани; увеличивают число нейтрофилов из-за выхода из костного мозга. Увеличивают число эритроцитов путем стимуляции эритропоэза;
- повышают синтез катехоламинов; сенсibiliзируют сосудистую стенку к вазоконстрикторному действию катехоламинов; за счет поддержания чувствительности сосудов к вазоактивным веществам участвуют в поддержании нормального артериального давления

## ОСНОВНЫЕ ЭФФЕКТЫ АЛЬДОСТЕРОНА

- ◆ Стимулируют  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазу в дистальных каналах почек, что приводит к увеличению реабсорбции ионов  $\text{Na}^+$ , секреции ионов  $\text{K}^+$  (если рН мочи более 7,3) или ионов  $\text{H}^+$  (если рН мочи менее 7,3)
- ◆ Облегчают поступление ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{H}_2\text{O}$  внутрь клеток
- ◆ Вызывают вторичную задержку воды и хлоридов в организм
- ◆ Повышают объем циркулирующей крови
- ◆ Формируют сдвиг рН крови в щелочную сторону



Синтез гормонов мозгового вещества надпочечников



Влияние катехоламинов на адренорецепторы

## Классификация адрорецепторов

Рецептор	Характеристика
$\alpha_1$	В гладких мышцах: его возбуждение вызывает сокращение гладких мышц (исключение – гладкие мышцы сфинктеров желудочно-кишечного тракта)
$\alpha_2$	На пресинаптической мембране адренергических нейронов в ЦНС: его возбуждение вызывает торможение выделения норадреналина и ацетилхолина в ЦНС
$\beta_1$	Преимущественно в сердце: его возбуждение вызывает увеличение частоты сердечных сокращений, ударного и минутного объемов кровообращения
$\beta_2$	В гладких мышцах: его возбуждение вызывает расслабление гладких мышц
$\beta_3$	В жировой ткани: его возбуждение стимулирует липолиз

## ИНАКТИВАЦИЯ КАТЕХОЛАМИНОВ

◆ Около 80 % инактивируется путем обратного захвата пресинаптическими нервными окончаниями

◆ Около 20 % инактивируется путем метаболических превращений в постсинаптических нервных окончаниях и печени, при участии катехол-О-метилтрансферазы и моноаминоксидазы

### Функциональные эффекты адреналина и норадреналина

Структура, функция	Адреналин	Норадреналин
1	2	3
<i>Идентичность действия</i>		
Систолическое давление	Увеличивает	Увеличивает
Коронарные сосуды	Расширяет	Расширяет
Глюкоза крови	Увеличивает	Увеличивает
Зрачок	Расширяет	Расширяет
Секреция кортикотропина	Стимулирует	Стимулирует
<i>Различие в действии</i>		
Диастолическое давление	Не влияет или снижает	Увеличивает
Систолический выброс	Увеличивает	Не влияет
Общее периферическое сопротивление	Уменьшает	Увеличивает
Кровоток в мышцах	Увеличивает на 100 %	Не влияет или уменьшает

1	2	3
Кровоток в мозге	Увеличивает на 20 %	Слегка уменьшает
Бронхиальная мускулатура	Расслабляет	Сокращает
ЦНС	Вызывает беспокойство, тревогу	Не влияет
Матка	Расслабляет	Сокращает

### Метаболические эффекты адреналина

Вид обмена	Характеристика
Белковый обмен	В физиологических концентрациях оказывает анаболический эффект. При высоких концентрациях стимулирует катаболизм белка
Жировой обмен	Способствует липолизу в жировой ткани, активирует триглицеридлипазу. Активирует кетогенез в печени. Увеличивает использование жирных кислот и ацетокусусной кислоты как источников энергии в сердечной мышце и коре почек, жирных кислот – скелетными мышцами
Углеводный обмен	В высоких концентрациях оказывает гипергликемический эффект. Активирует секрецию глюкагона, подавляет секрецию инсулина. Стимулирует гликогенолиз в печени и мышцах. Активирует глюконеогенез в печени и почках. Подавляет захват глюкозы в мышцах, сердце и жировой ткани

## 11.15. Поджелудочная железа

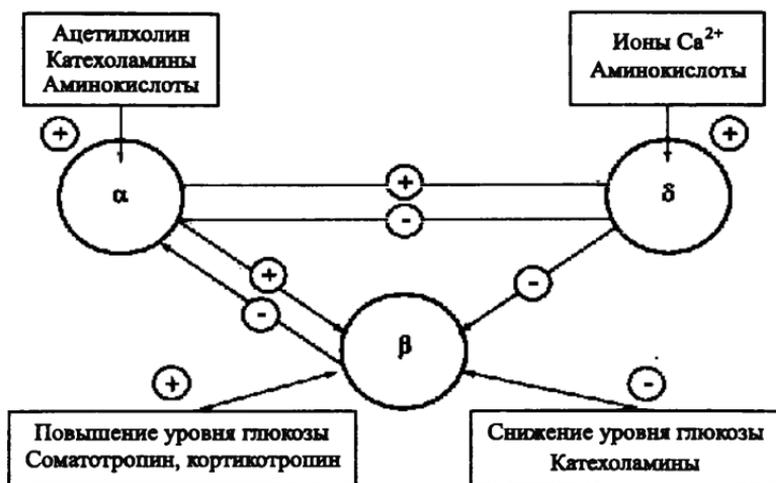


### Гормоны поджелудочной железы

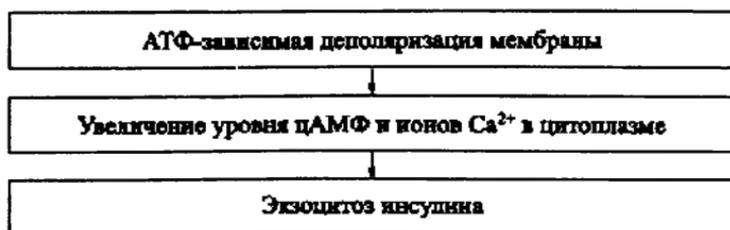
Структура железы	Гормон
Островки Лангерганса	
α-клетки	Глюкагон
β-клетки	Инсулин, амилин
δ-клетки	Соматостатин
γ-клетки	Гастрин
PP-клетки	Панкреатический полипептид
Эпителиальные клетки выводных протоков	Липокаин

### Основные эффекты инсулина и глюкагона

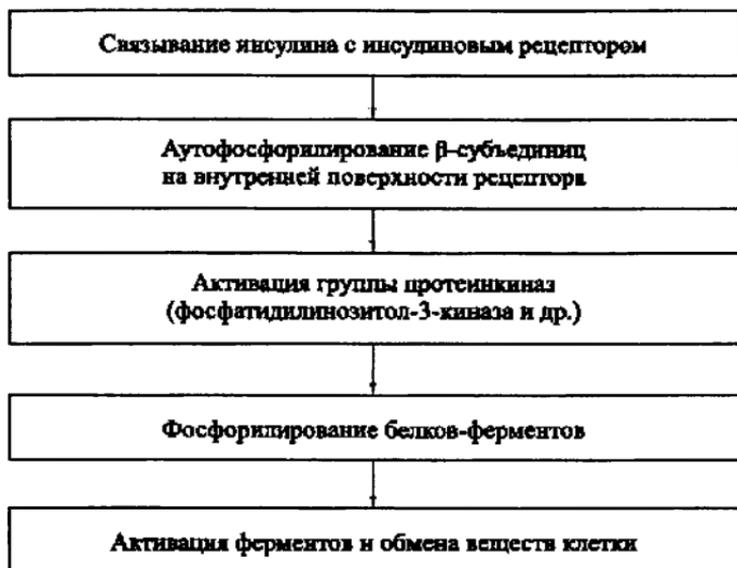
Вид обмена	Инсулин	Глюкагон
Углеводный	Повышает проницаемость клеточных мембран для глюкозы и ее утилизацию (гликолиз) Стимулирует синтез гликогена Угнетает глюконеогенез Снижает уровень глюкозы крови	Стимулирует гликогенолиз и глюконеогенез Оказывает контринсулярное действие Повышает уровень глюкозы крови
Белковый	Стимулирует анаболизм	Стимулирует катаболизм
Жировой	Угнетает липолиз Уменьшается количество кетонных тел в крови	Стимулирует липолиз Повышается количество кетонных тел в крови



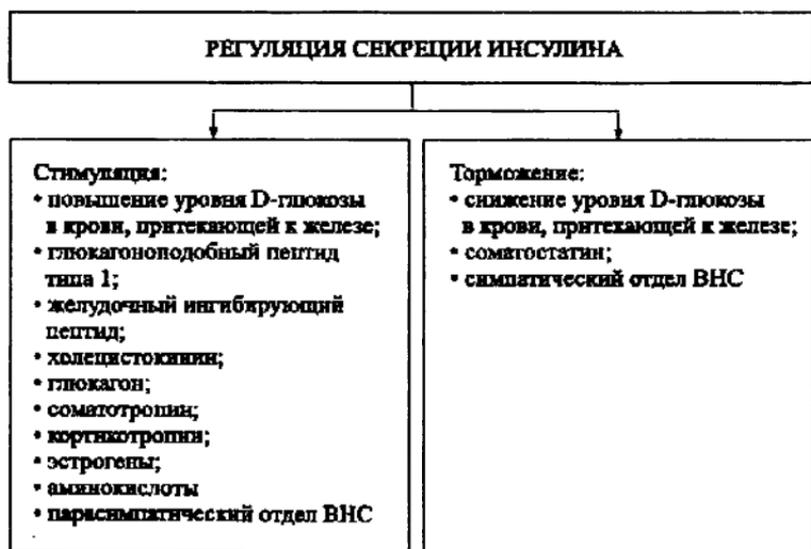
Паракринная регуляция клеток островков Лангерганса



Механизм секреции инсулина



Механизм действия инсулина



Регуляция секреции инсулина

## ОСНОВНЫЕ ГОРМОНЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА УРОВЕНЬ ГЛЮКОЗЫ КРОВИ

### Повышающие:

- глюкокагон;
- глюкокортикоиды;
- тироксин, трийодтиронин;
- соматотропин;
- катехоламинам

### Снижающие:

- инсулин;
- инсулиноподобный фактор роста 1 (соматомедин С);
- инсулиноподобный фактор роста 2 (соматомедин А)

Основные гормоны, влияющие на уровень глюкозы крови

### Механизмы транспорта глюкозы в клетку

Тип ткани	Механизм
Инсулинзависимые	<p>Для транспорта глюкозы в мембране клетки необходим белок-переносчик ГЛЮТ-4</p> <p>Под влиянием инсулина данный белок перемещается из цитоплазмы в плазматическую мембрану и глюкоза поступает в клетку путем облегченной диффузии</p> <p>Стимуляция инсулином приводит к увеличению скорости поступления глюкозы внутрь клетки в 20–40 раз</p> <p>В наибольшей степени от инсулина зависит транспорт глюкозы в мышечной и жировой тканях</p>
Инсулинонезависимые	<p>В мембране клетки расположены различные белки-переносчики глюкозы (ГЛЮТ-1, 2, 3, 5, 7), которые встраиваются в мембрану независимо от инсулина</p> <p>С помощью этих белков путем облегченной диффузии глюкоза транспортируется в клетку по градиенту концентрации</p> <p>К инсулинонезависимым тканям относятся: мозг, эпителий ЖКТ, эндотелий, эритроциты, хрусталик, β-клетки островков Лангерганса, мозговое вещество почек, семенные везикулы</p>

### КОНТРИНСУЛЯРНОЕ ДЕЙСТВИЕ ГЛЮКАГОНА

- ◆ Стимулирует β-клетки островков Лангерганса, увеличивая секрецию инсулина
- ◆ Активирует инсулиназу печени
- ◆ Оказывает антагонистические эффекты на метаболизм

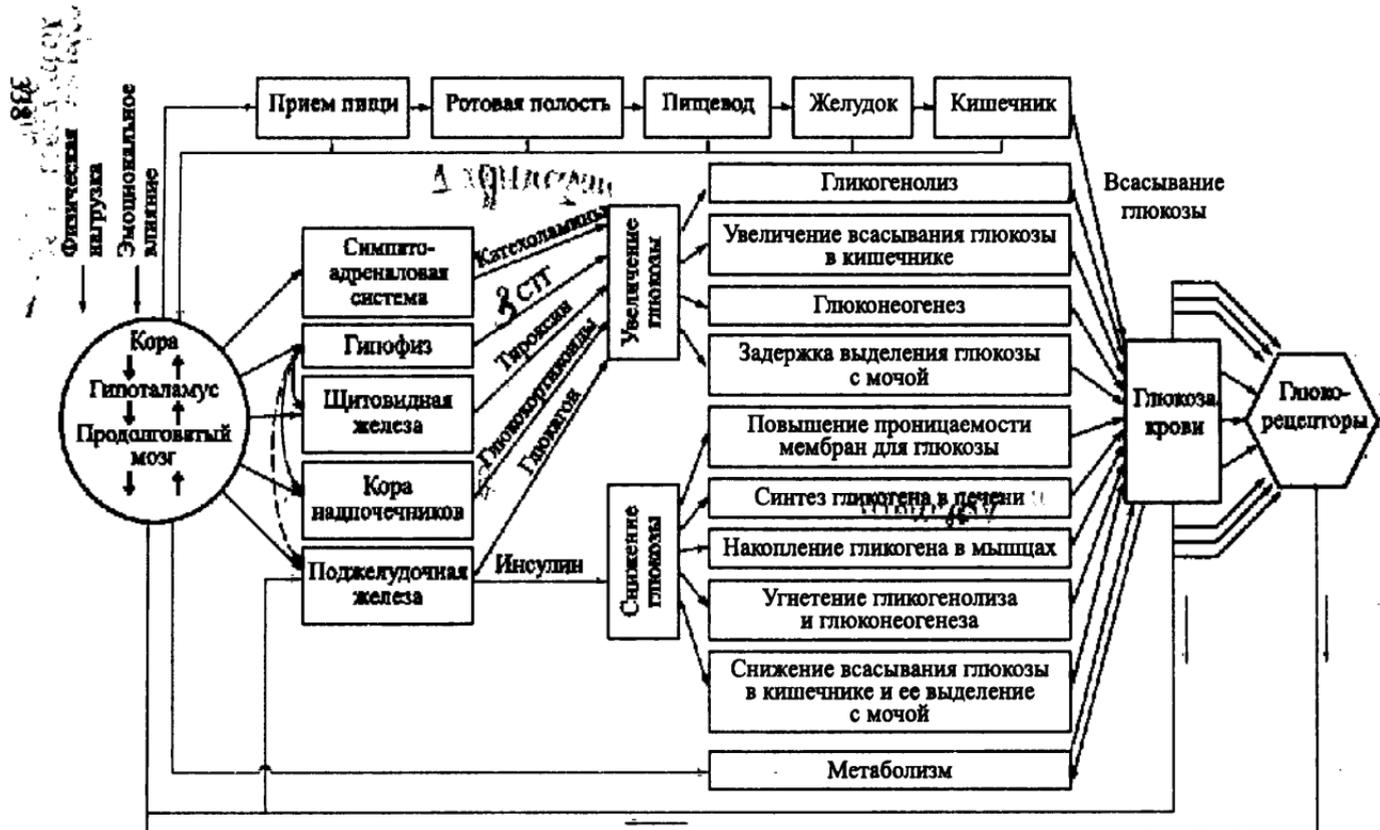
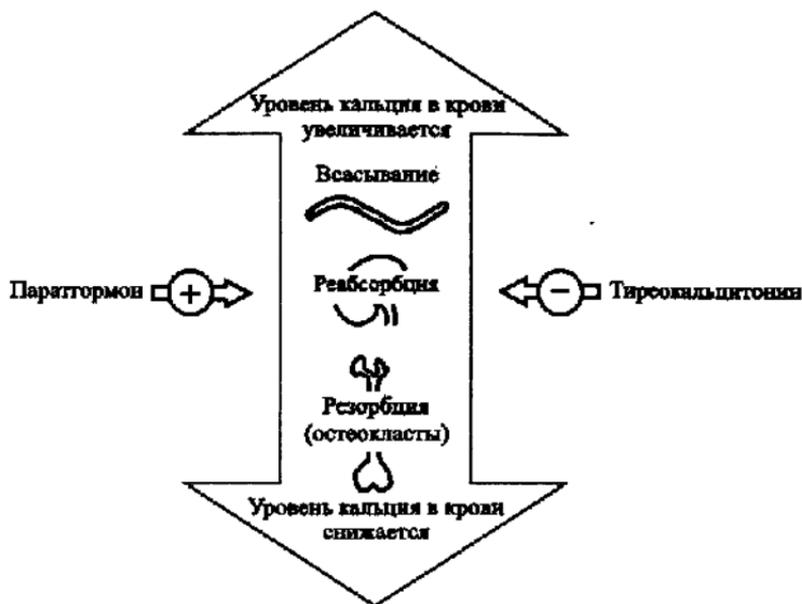


Схема функциональной системы, поддерживающей оптимальный для метаболизма уровень глюкозы крови

## 11.16. Обмен кальция



Гормональная регуляция уровня кальция

### УЧАСТИЕ КАЛЬЦИТРИОЛА (1,25-(OH)<sub>2</sub>-D<sub>3</sub>) В РЕГУЛЯЦИИ ОБМЕНА КАЛЬЦИЯ

- ♦ Является активной формой витамина D<sub>3</sub>
- ♦ Увеличивает всасывание Ca<sup>2+</sup> и фосфатов в кишечнике и их реабсорбцию в проксимальных канальцах почек
- ♦ Подавляет секрецию паратгормона
- ♦ Регулирует костную минерализацию путем стимуляции активности остеобластов и депонирования кальция в костях. Обеспечивает рост и дифференцировку костных клеток
- ♦ Участвует в нервно-мышечной передаче электрического импульса и сокращении скелетных мышц
- ♦ Изменяя уровень кальция, модулирует иммунные реакции

## 11.17. Характеристика тимуса как эндокринного органа

- ♦ Является перекрестком нервной, гормональной и иммунной систем

- ♦ Содержит более 20 факторов в основном пептидной природы: тимозин (различные фракции), тимический гуморальный фактор, тимопоэтин, тимулин, тимический фактор X, тимостимулин

- ♦ В тимусе вырабатываются лимфокины (интерлейкин-1, 2, 4, 6, 7, фактор некроза опухолей и др.), нейропептиды (нейротензин, вещество P, ВИП, холецистокинин, соматостатин, окситоцин, вазопрессин, нейротензины, метэнкефалин, АКТГ, предсердный натрийуретический пептид)

- ♦ Является органом иммунной природы, обеспечивает дифференцировку Т-лимфоцитов

- ♦ Наблюдается возрастная инволюция тимуса: у новорожденного тимус имеет массу 15 г, у взрослого в 40 лет – не более 3 г

- ♦ Большинство тимических факторов оказывают иммуностимулирующий эффект

## 11.18. Эпифиз



Влияние освещенности на продукцию гормонов эпифиза

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛАТОНИНА

- ♦ Содержится во всех живых организмах от простейших эукариот (*algae*) до человека

- ♦ Является основным гормоном эпифиза, большая часть которого (70 %) продуцируется в темное время суток

- ♦ Секреция зависит от освещенности: в светлое время суток повышается продукция предшественника мелатонина – серотонина, а секреция мелатонина тормозится. Наблюдается выраженный циркадианный ритм секреции

- ◆ Кроме эпифиза продуцируется в сетчатке и ЖКТ, где участвует в паракринной регуляции
- ◆ Подавляет секрецию гормонов аденогипофиза, особенно гонадотропинов
- ◆ Тормозит развитие вторичных половых признаков
- ◆ Участвует в регуляции половых циклов и полового поведения
- ◆ Снижает продукцию тиреоидных гормонов, минерало- и глюкокортикоидов, соматотропного гормона
- ◆ У мальчиков к началу полового созревания происходит резкое падение уровня мелатонина, что составляет часть сложного сигнала, запускающего пубертатный период
- ◆ Участвует в регуляции уровня эстрогенов в различные фазы менструального цикла у женщин
- ◆ Участвует в регуляции биоритмов, в частности в регуляции сезонной ритмичности
- ◆ Тормозит активность меланоцитов кожи, но данный эффект выражен в основном у животных, а у человека на пигментацию влияет мало
- ◆ Увеличение продукции мелатонина осенью и зимой (укорочение светового дня) может сопровождаться апатией, ухудшением настроения, ощущением упадка сил, снижением внимания
- ◆ Является мощным антиоксидантом, защищая от повреждений митохондриальную и ядерную ДНК, является терминальной ловушкой свободных радикалов, имеет противоопухолевую активность
- ◆ Участвует в процессах терморегуляции (при охлаждении)
- ◆ Влияет на кислородтранспортную функцию крови
- ◆ Оказывает эффект на L-аргинин-NO-систему

### МЕЛАНОТРОПИНЫ (МЕЛАНОЦИТСТИМУЛИРУЮЩИЕ ГОРМОНЫ)

- ◆ Активируют синтез фермента тирозиназы в меланосомах, что сопровождается образованием меланина
- ◆ Принимают участие в дисперсии меланосом в клетках кожи. Дисперсные гранулы меланина при участии внешних факторов (освещенность и др.) агрегируются, придавая коже темную окраску
- ◆ Участвуют в регуляции иммунного ответа

## 11.19. Простагландины

### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОСТАГЛАНДИНОВ

◆ Синтезируются повсеместно, примерно 1 мг/сут. Не образуются в лимфоцитах

◆ Для синтеза необходимы незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты (арахидоновая, линолевая, линоленовая и др.)

◆ В образовании простагландинов участвуют циклооксигеназы и терминальные простагландин-синтетазы. Циклооксигеназа 1-го типа (СОХ-1) обеспечивает базальный уровень простагландинов. Циклооксигеназа 2-го типа (СОХ-2) отвечает за синтез простагландинов при стимуляции и воспалительной реакции. Циклооксигеназа 3-го типа (СОХ-3) обнаружена в ЦНС и обеспечивает синтез простагландинов в головном мозге

◆ Идентифицировано 9 типов простагландиновых рецепторов, сопряженных с G-белками:

- DP-1, 2 (рецепторы простагландина D<sub>2</sub> 1-го и 2-го подтипов);
- EP-1, 2, 3, 4 (рецепторы простагландина E<sub>2</sub> 1, 2, 3-го и 4-го подтипов);
- FP (рецептор простагландина F<sub>2α</sub>);
- IP (рецептор простагландина I<sub>2</sub>);
- TP (рецептор тромбксана TXA<sub>2</sub>)

◆ Простагландины, образовавшиеся из омега-6- и омега-3-полиненасыщенных жирных кислот обладают разными биологическими свойствами. При образовании эйкозаноидов из омега-3-кислот образуется неактивный тромбксан A<sub>3</sub> вместо активного тромбксана A<sub>2</sub> и одновременно простагландин I<sub>3</sub>, сходный по активности с простагландином I<sub>2</sub>. Вероятно, поэтому омега-3-полиненасыщенные жирные кислоты уменьшают тромбообразование, оказывают антиатеросклеротическое и кардиопротективное действие

◆ Имеют короткий период полураспада

◆ Перемещаются через клеточную мембрану при участии специфического белка – простагландинового транспортера

◆ Оказывают преимущественно внутриклеточное и местное (аутокринное и паракринное) действие

## Эффекты простагландинов

Орган, система	Эффекты
Сердечно-сосудистая система	Усиление сокращений сердца, учащение ритма, увеличение выброса крови Простагландины типа E и A: понижение артериального давления, увеличение кровотока во многих органах (сердце, легкие, почки и др.) Простациклин: более интенсивное понижение артериального давления, значительное увеличение кровотока в сердце и других органах Простагландины типа F: повышение артериального давления, уменьшение кровотока в некоторых органах
Желудочно-кишечный тракт	Уменьшение секреции желудка, усиление сокращений кишечника и желудка, стимулирование рвоты, поноса
Бронхи	Простагландины E <sub>1</sub> и E <sub>2</sub> : расслабление мышц бронхов. Простагландин F <sub>2α</sub> : сокращение мышц бронхов (принимает участие в развитии бронхиальной астмы)
Кровь	Простагландин E <sub>1</sub> и особенно простациклин: угнетение адгезии тромбоцитов, предупреждение образования сосудистых тромбов Простагландин E <sub>2</sub> : стимулирование адгезии тромбоцитов
Почки	Увеличение кровотока в почках, увеличение выделения мочи и электролитов. Антагонизм с прессорной системой почки
Репродуктивная система	Усиление сокращения матки при беременности. Контрацептивное действие. Стимуляция родов и прерывание беременности. Повышение подвижности сперматозоидов
Центральная нервная система	Раздражение центров терморегуляции, лихорадка, пульсирующая головная боль

## 11.20. Пептиды-регуляторы

### ОБЩИЕ СВОЙСТВА ПЕПТИДОВ-РЕГУЛЯТОРОВ

- ◆ Синтезируются повсеместно, в том числе в ЦНС (нейропептиды), ЖКТ (гастроинтестинальные пептиды), легких, сердце (атриопептиды), эндотелии (эндотелины и др.), половой системе (ингибин, релаксин и др.)
- ◆ Имеют короткий период полураспада и после внутривенного введения сохраняются в крови недолго
- ◆ Оказывают преимущественно местное действие
- ◆ Часто оказывают эффект не самостоятельно, а в тесном взаимодействии с медиаторами, гормонами и другими биологически активными веществами (модулирующий эффект пептидов)

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ПЕПТИДОВ-РЕГУЛЯТОРОВ

- ◆ Пептиды-анальгетики, антиноцицептивная система мозга: эндорфины, энкефалины, дерморфины, киторфин, казоморфин
- ◆ Пептиды памяти и обучения: вазопрессин, окситоцин, фрагменты кортикотропина и меланотропина
- ◆ Пептиды сна: пептид дельта-сна, фактор Учизоно, фактор Паппенгеймера, фактор Нагасаки
- ◆ Стимуляторы иммунитета: фрагменты интерферона, тафцин, пептиды вилочковой железы, мурамил-дипептиды
- ◆ Стимуляторы пищевого и питьевого поведения, в том числе вещества, подавляющие аппетит (анорексигенные): нейротензин, динорфин, мозговые аналоги холецистокинина, гастрин, инсулин
- ◆ Модуляторы настроения и чувства комфорта: эндорфины, вазопрессин, меланостатин, тиреолиберин
- ◆ Стимуляторы сексуального поведения: люлиберин, окситоцин, фрагменты кортикотропина
- ◆ Регуляторы температуры тела: бомбезин, эндорфины, вазопрессин, тиреолиберин
- ◆ Регуляторы тонуса поперечно-полосатой мускулатуры: соматостатин, эндорфины
- ◆ Регуляторы тонуса гладкой мускулатуры: церуслин, ксенопсин, физалемин, кассинин
- ◆ Нейромедиаторы и их антагонисты: нейротензин, карнозин, проктолин, субстанция П, ингибитор нейротрансмиссии
- ◆ Противоаллергические пептиды: аналоги кортикотропина, антагонисты брадикинина
- ◆ Стимуляторы роста и выживаемости: глутатион, стимулятор роста клеток

### 11.21. Половые гормоны

#### Половые гормоны

Орган	Название гормона
1	2
	<i>Женские</i>
Яичники	<i>Эстрогены</i> β-эстрадиол, эстрон, эстриол
	<i>Гестагены</i> Прогестерон, 17-α-гидроксипрогестерон
	<i>Пептидные</i> Ингибин, релаксин, активин, фоллистатин

1	2
Матка	Релаксин
Плацента	<p><i>Пептидные</i> Хорионический гонадотропин, релаксин, плацентарный лактогенный гормон (соматомаммотропин), окситоцин, кортикотропин, тиреотропин, <math>\alpha</math>-меланотропин, <math>\beta</math>-эндорфин, <math>\beta</math>-липотропин</p> <p><i>Нейропептидные</i> Тиреолиберин, соматостатин, кортиколиберин, гонадолиберин, соматолиберин</p> <p><i>Стероидные</i> Эстрадиол, эстрон, эстриол, прогестерон</p>
	<i>Мужские</i>
Яички	<p><i>Андрогены (клетки Сертоли)</i> Тестостерон, дигидротестостерон, андростендион, дигидроэпиандростерон</p> <p><i>Пептидные</i> Ингибин, фоллистатин</p>



Изменение секреции андрогенов в мужском организме в зависимости от возраста

## ЭФФЕКТЫ АНДРОГЕНОВ

- ♦ Эмбриональная дифференцировка по мужскому типу, формирование мужских половых органов
- ♦ Половое созревание, формирование вторичных половых признаков
- ♦ Сперматогенез, репродуктивная функция
- ♦ Выраженное анаболическое действие на скелет и мускулатуру, задержка в организме азота, фосфора, калия и кальция, активация синтеза РНК
- ♦ Влияние на ЦНС: мужские психологические черты и половое поведение

- ◆ Стимулируют рост костей и закрытие эпифизарных зон роста
- ◆ Стимулируют гемопоэз

### ЭФФЕКТЫ ЭСТРОГЕНОВ

- ◆ Развитие женской репродуктивной системы
- ◆ Формирование вторичных половых признаков
- ◆ Стимулируют рост протоков и отложение жира в молочной железе
  - ◆ Обеспечивают пролиферативные изменения эндометрия в женском половом цикле
    - ◆ Влияние на ЦНС: женские психологические черты и половое поведение (участие в процессах кратковременной памяти, антиноцицептивное и антидепрессивное действие, участие в обеспечении локомоторных актов)
      - ◆ Обеспечивают детородную функцию: увеличивают сократимость матки и ее чувствительность к окситоцину
      - ◆ Оказывают слабый анаболический эффект
      - ◆ Контролируют рост, вызывая закрытие эпифизарных зон роста
        - ◆ Угнетают эритропоэз

### ЭФФЕКТЫ ГЕСТАГЕНОВ

- ◆ Обеспечивают сохранение беременности и детородную функцию, уменьшают способность матки к сокращению
  - ◆ Осуществляют секреторные изменения эндометрия в женском половом цикле
    - ◆ Стимулируют развитие альвеолярной системы молочных желез и синтез молока в них
      - ◆ Подавляют секрецию гонадотропинов гипофизом
      - ◆ Обладают пирогенным действием
      - ◆ Оказывают антиальдостероновый эффект, уменьшая уровень натрия в крови и повышая выделение натрия с мочой

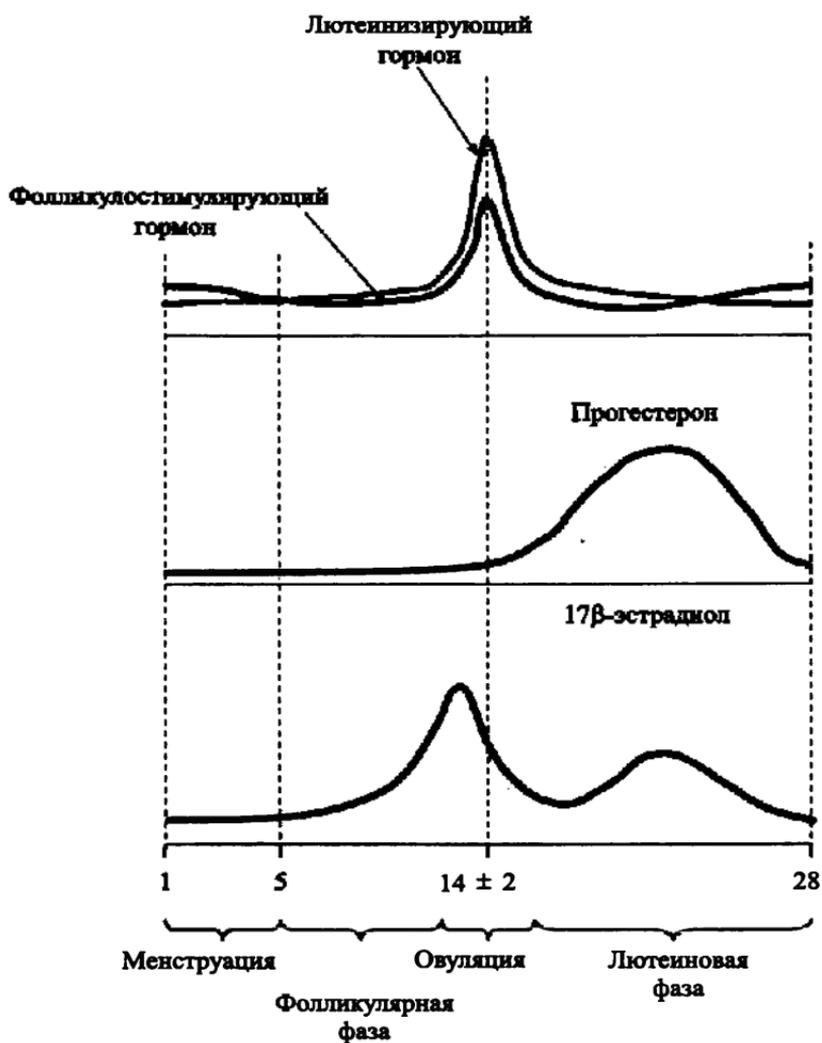
#### Роль релаксина, ингибина, активина и фоллистатина

Гормон	Действие
1	2
Релаксин	Вызывает расслабление тазовых связок и расхождение лонного сочленения Размягчает шейку матки Расслабляет гладкую мускулатуру матки

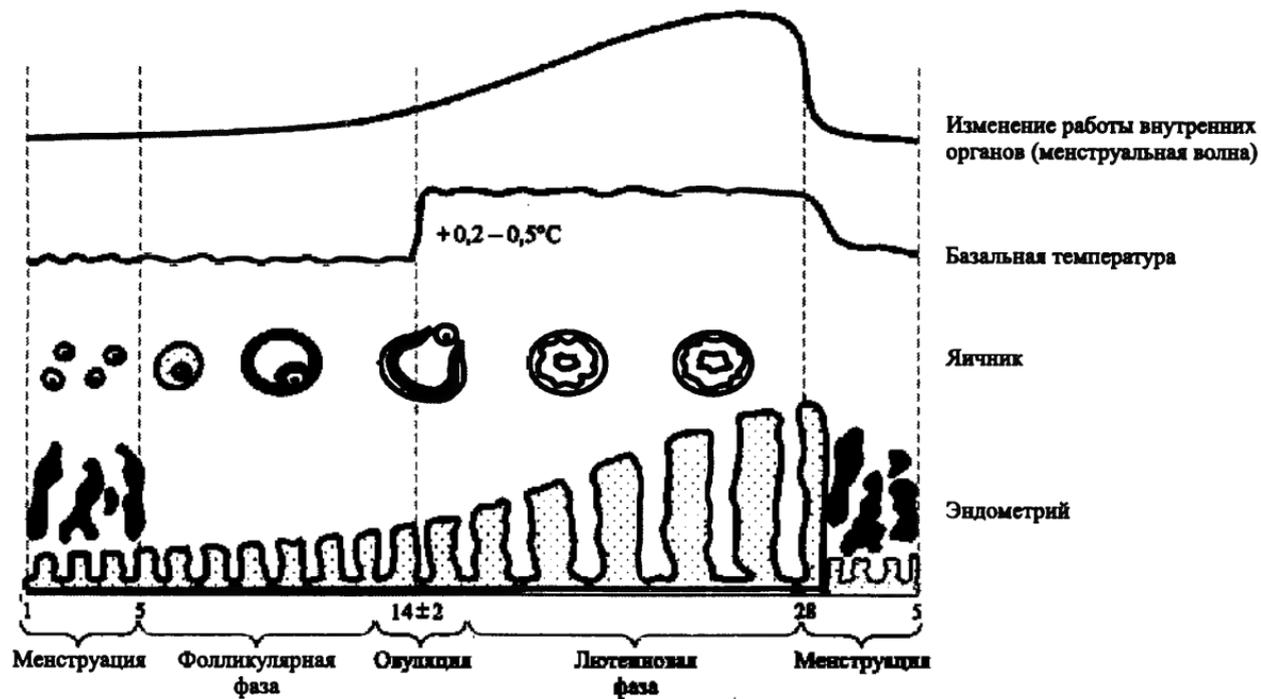
1	2
Ингибин	Обеспечивает обратную связь половых желез с гипофизом путем торможения секреции фоллитропина
Активин	Антагонист ингибина – стимулирует синтез и секрецию фоллитропина
Фоллистатин	Совместно с ингибином и активином регулирует высвобождение ФСГ и ингибирует образование эстрогенов клетками гранулезы Паракринно регулирует биологическую активность ингибина и активина Стимулирует развитие мышечной ткани (антагонист миостатина)

### Характеристика полового цикла женского организма

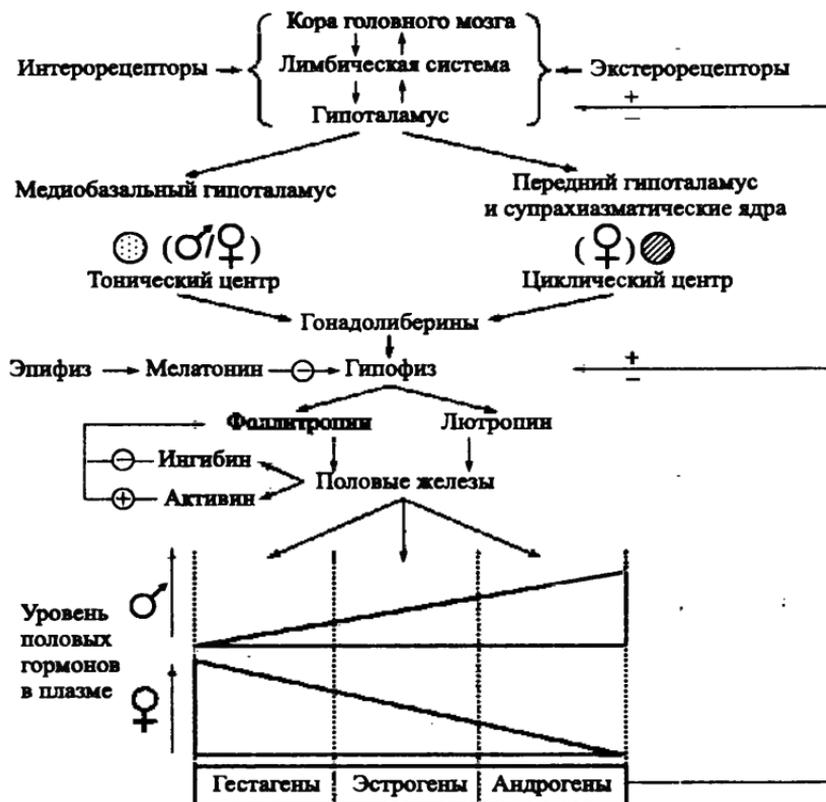
Свойство	Характеристика
Определение	Период времени от 1-х суток настоящей менструации до 1-х суток последующей
Составные части	Гипоталамо-гипофизарно-яичниковый цикл Маточный цикл Шеечный цикл Влагалищный цикл Цикл молочных желез Менструальная волна: изменение интенсивности работы внутренних органов на протяжении цикла
Продолжительность	Средняя – 28 суток (60 %) Короткая – 21–27 суток (28 %) Длинная – 29–35 суток (12 %)
Регулярность	Регулярный
Фазы (для цикла продолжительностью 28 дней)	Менструации – 1–5-е сутки Пролиферации (фолликулярная фаза) – 6–14-е сутки Овуляции – $14 \pm 2$ суток Секреции (лютеиновая фаза): 15–28-е сутки
Фертильный период	8–15-е сутки цикла



Циклическая продукция гормонов на протяжении полового цикла женского организма

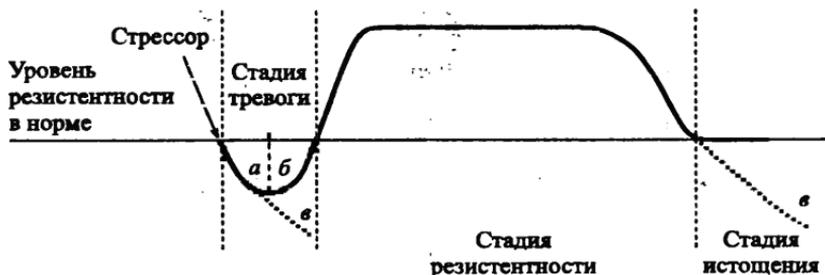


Основные физиологические изменения на протяжении полового цикла женского организма



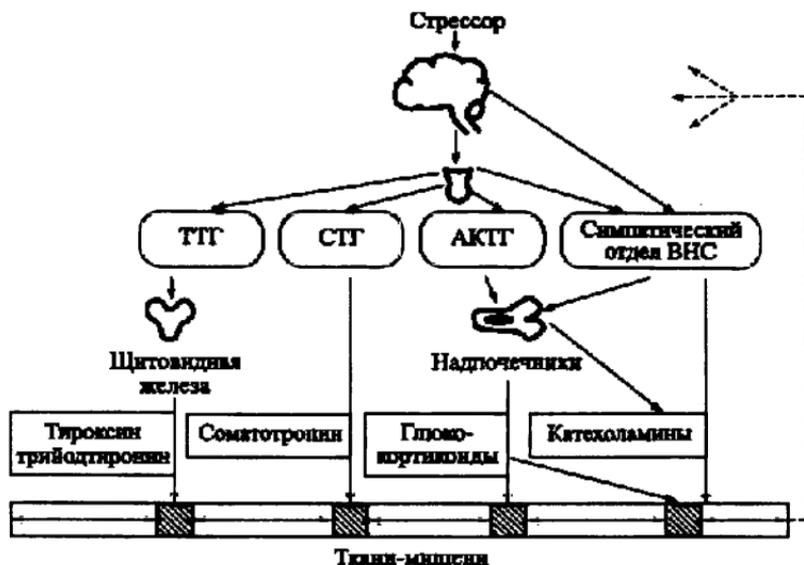
Нейрогуморальная регуляция репродуктивной функции женского и мужского организма

## 11.22. Характеристика стресса



Динамика изменения резистентности организма при стрессе:

а – стадия шока; б – стадия противошока; в – истощение и гибель организма



Важнейшие гормоны, участвующие в регуляции общего адаптационного синдрома

## ОСНОВНЫЕ СТРЕСС-РЕАЛИЗУЮЩИЕ СИСТЕМЫ

- ◆ Симпатоадреналовая система (катеколамины)
- ◆ Гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система (глюкокортикоиды)
- ◆ Ренин-ангиотензин-альдостероновая система
- ◆ Тироксин и трийодтиронин, вазопрессин, пролактин, гормон роста и соматомедины, глюкагон, инсулин и др.

## ЗАЩИТНО-ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ЭФФЕКТЫ СТРЕССА

- ◆ Активация нервной, мышечной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем
- ◆ Предотвращение гиповолемии и гипотонии
- ◆ Мобилизация энергетических и структурных ресурсов организма и их перераспределение
- ◆ Пострессорная генерализованная активация синтеза ДНК, РНК и белков
- ◆ Изменение активности иммунитета, противовоспалительный эффект

## СТРЕСС-ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

- ◆ Центральные
  - тормозные медиаторы ЦНС: ГАМК, глицин;
  - некоторые нейропептиды: эндорфины, энкефалины;
  - парасимпатический отдел ЦНС и ацетилхолин
- ◆ Тканевые (местные)
  - система энергообеспечения клетки (адениннуклеотиды);
  - витамины;
  - антиоксиданты;
  - некоторые простагландины E, I<sub>2</sub>
- ◆ Экзогенные (фармакологические)
  - седативные средства;
  - средства для наркоза;
  - транквилизаторы;
  - нутриенты, витамины, минеральные вещества, антиоксиданты

## ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ СТРЕССА

- ◆ Разновидность, сила, длительность и частота стрессора
- ◆ Состояние организма в момент развития стресса
- ◆ Баланс стресс-реализующих и стресс-лимитирующих систем и его искусственное изменение
- ◆ Индивидуальные различия в функционировании различных органов и систем



Последствия стресса

### 12.1. Глоссарий

**Физиология сенсорных систем** изучает процессы восприятия энергии внешнего и внутреннего раздражителя, трансформацию ее в нервный импульс и передачу в ЦНС, где осуществляется декодирование информации и на основе анализа и синтеза формирование ответной реакции организма.

**Сенсорная система** – совокупность структур ЦНС, которые воспринимают и анализируют раздражители определенной природы, а также осуществляют при помощи механизма обратной связи настройку рецепторного аппарата и подкорковых центров для отсеивания ненужной информации.

**Орган чувств** – периферическое образование, воспринимающее и трансформирующее энергию внешнего или внутреннего раздражителя в нервный импульс.

**Анализатор** – совокупность центральных и периферических образований, воспринимающих и анализирующих изменения внешней или внутренней среды организма.

**Рецептор** – высокоспециализированное образование, способное воспринимать и трансформировать энергию различных стимулов в специфическую активность нервной системы.

**Восприятие** – активный процесс целостного (чувственно-образного) отражения предметов и явлений внешнего мира, возникающий при непосредственном воздействии раздражителя на рецепторы сенсорных систем.

**Первично-чувствующий рецептор** – окончание дендрита первого чувствительного нейрона, где возникает рецепторный потенциал.

**Вторично-чувствующий рецептор** – клетка не нервного происхождения (эпителиальной природы), в которой возникает рецепторный потенциал, она образует синапс с дендритом 1-го чувствительного нейрона, в котором возникает уже генераторный потенциал.

**Рецепторный потенциал** – изменение разности потенциалов, возникающее вследствие непосредственного сенсорного воздействия в первично-чувствующем рецепторе в окончании дендрита 1-го чувствительного нейрона, а у вторично-чувствующих – в рецепторной клетке. Однако как в первом, так и во

втором случае рецепторный потенциал имеет свойство локального ответа.

**Генераторный потенциал** – изменение разности потенциалов, возникающее во вторично-чувствующем рецепторе в области окончания 1-го чувствительного нейрона, он инициируется рецепторным потенциалом, не зависит от других факторов и возникает в области, где возможна генерация распространяющегося потенциала действия.

**Зрительный анализатор** – совокупность структур, воспринимающих световое излучение (электромагнитные волны длиной 390–670 нм) и формирующих зрительные ощущения.

**Цветовое зрение** – это способность зрительного анализатора воспринимать световые волны различной длины с последующим формированием цветового ощущения.

**Протанопия** – отсутствие восприятия красного цвета.

**Тританопия** – отсутствие восприятия синего цвета.

**Дейтеранопия** – отсутствие восприятия зеленого цвета.

**Ахромазия (цветовая слепота)** – полное отсутствие цветового восприятия, при котором все предметы видятся человеком лишь в разных оттенках серого цвета. Данная патология развивается вследствие поражения колбочкового аппарата сетчатки.

**Диоптрия (D)** – преломляющая сила линзы с фокусным расстоянием 100 см.

**Оптическая система глаза** – совокупность светопреломляющих структур (роговица, водянистая влага передней камеры глаза, хрусталик, стекловидное тело), которые фокусируют световые лучи и обеспечивают четкое изображение предметов на сетчатке в уменьшенном и обратном виде (в норме преломляющая сила оптической системы глаза в целом равна около 59D при рассматривании далеких предметов и 70,5D при рассматривании близких предметов)

**Аккомодация** – механизм, обеспечивающий четкое видение разноудаленных предметов путем изменения кривизны хрусталика и, соответственно, его оптической силы.

**Ближайшая точка ясного видения** – точка, в которой при максимальной напряженности аккомодации сохраняется полная разрешающая способность глаза.

**Эмметропический глаз** – такой вариант его структурно-функциональной организации, в котором лучи от далеко расположенных предметов собираются в фокусе на сетчатке в центральной ямке.

**Угол зрения** – угол, образованный крайними точками рассматриваемого объекта и узловой точкой глаза.

**Острота зрения** – наименьший угол зрения, под которым глаз еще способен видеть раздельно две точки. В норме острота зрения равна 1, т.е. это величина угла зрения, равного 1 мин, что соответствует расстоянию между колбочками, раздельно возбуждаемыми двумя точками рассматриваемого предмета (эта величина приблизительно равна 6 мкм).

**Монокулярное зрение** – восприятие зрительного раздражителя при помощи одного глаза.

**Биокулярное зрение** – восприятие зрительного раздражителя двумя глазами, обеспечивающее ощущение глубины пространства, при этом изображение предмета попадает на идентичные точки сетчаток, возбуждения от которых объединяются в корковом конце анализатора, формирующем одно изображение.

**Поле зрения** – пространство, которое исследуемый способен видеть глазом, сфокусированным в одной точке. Определяют поле зрения на белый цвет (*ахроматическое*) и на различные цвета (*хроматическое*), причем на белый объект поле зрения самое широкое, так как оно обусловлено деятельностью палочек, расположенных преимущественно на периферии сетчатки и не воспринимающих цвет.

**Абсолютная световая чувствительность** – минимальное количество потока световой энергии, необходимое для возникновения зрительного ощущения.

**Миопия (близорукость)** – вид нарушения рефракции, при котором лучи от предмета после прохождения через светопреломляющий аппарат глаза фокусируются не на сетчатке, а впереди нее.

**Гиперметропия (дальнозоркость)** – вид нарушения рефракции, при котором лучи от далеко расположенных предметов в силу слабой преломляющей способности глаза или малой длины глазного яблока фокусируются за сетчаткой.

**Астигматизм** – вид нарушения рефракции, при котором отсутствует возможность схождения лучей в фокусе вследствие неодинаковой преломляющей способности глаза в разных плоскостях.

**Аберрация** – искажение изображения на сетчатке, обусловленное оптическими особенностями строения глаза для световых волн различной длины (дифракционная, сферическая, хроматическая).

**Электроретинография** – регистрация суммарных электрических процессов, возникающих в сетчатке глаза на действие света.

**Слуховой анализатор** – совокупность механических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих звуковые колебания.

**Орган слуха** (периферический отдел слухового анализатора) – структурное образование, которое преобразует различные параметры звука (интенсивность, частоту, длительность), в активность периферических и центральных слуховых нейронов, на основе чего строятся субъективные характеристики звука (громкость, высота, продолжительность).

**Абсолютная чувствительность слуха** – минимальное значение порога интенсивности звука, которое испытываемый отличает от постоянно действующих фоновых шумов.

**Бинауральный слух** – восприятие звука при помощи обеих ушей, благодаря чему человек способен точно локализовать источник звука.

**Соматосенсорная система** – совокупность структур, обеспечивающих кодирование раздражителей, воздействующих непосредственно на тело животного.

**Кожный анализатор** – часть соматосенсорной системы, обеспечивающая кодирование различных раздражителей, воздействующих на кожные покровы тела.

**Пространственные пороги различения** – минимальное расстояние между двумя тактильными стимулами, воспринимаемыми как раздельные.

**Тельца Пачини** – детекторы коротких механических воздействий (многократное частое раздражение этих рецепторов вызывает ощущение вибрации).

**Проприоцептивный анализатор** – совокупность структур, обеспечивающих кодирование информации об относительном положении частей тела.

**Интероцепция** – восприятие раздражений, поступающих из внутренней среды организма (интероцепторы разделяются на механо-, хемо-, осмо-, терморецепторы).

**Вестибулярный анализатор** – аппарат, обеспечивающий анализ информации о положении и перемещениях тела в пространстве.

**Вкусовой анализатор** – аппарат, обеспечивающий восприятие и анализ химических раздражителей при воздействии их на рецепторы языка и формирующий вкусовые ощущения.

**Агевзия** – полная утрата вкусовой чувствительности.

**Парагевзия** – извращение вкусовой чувствительности.

**Дисгевзия** – расстройство тонкого анализа вкусовых веществ.

**Вкусовая агнозия** – нарушение вкусового восприятия, при котором человек ощущает, но не дифференцирует вкус того или иного вещества.

**Обонятельный анализатор** – совокупность структур, обеспечивающих восприятие и анализ информации о веществах, соприкасающихся со слизистой оболочкой носовой полости и формирующих обонятельные ощущения.

**Феромоны** – химические вещества, вырабатываемые экзокринными железами (или специальными клетками) животных, которые выделяются во внешнюю среду одними особями и оказывают влияние на поведение, рост и развитие других особей того же вида.

**Ноцицептивная система** – совокупность всех структур, ответственных за восприятие, проведение и анализ болевых ощущений.

**Алгезиметрия** – методика определения порога болевой чувствительности.

**Острая боль** – патологическое ощущение, которое обычно ограничено поврежденной областью, точно локализовано, зависит от интенсивности болевого стимула и быстро исчезает после устранения действия повреждающего агента.

**Местная боль** – ощущение, которое локализуется непосредственно в очаге воздействия.

**Эпикритическая (первичная) боль** – ощущение четко локализованное, носящее резкий колющий характер, возникает при раздражении механоноцицепторов и связано с распространением возбуждения по неоспиналаламическому пути.

**Протопатическая (вторичная) боль** – позднее, ноющее, не имеющее четкой локализации ощущение, возникающее при раздражении хемоноцицепторов и связанное с распространением возбуждения по палеоспиналаламическому пути.

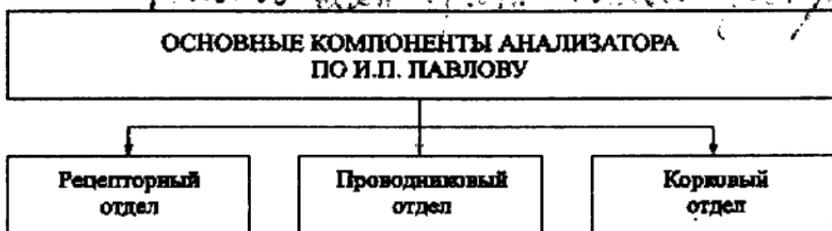
**Проецируемая боль** – ощущения, которые возникают не в том месте, где действует раздражитель, а в участках тела, которые иннервируются поврежденным нервом.

**Отраженные боли** – специфические ощущения, которые возникают при поражении внутренних органов и иррадируют в участки кожи, иннервируемые тем же сегментом спинного мозга, что и пораженный внутренний орган.

**Центральные боли** – особые ощущения, которые возникают при нарушении переработки информации в ЦНС, что обусловлено повышенной возбудимостью или же спонтанной активностью определенных структур головного мозга, а также дефицитом тормозных процессов на разных уровнях ЦНС.

**Антиноцицептивная система** – совокупность структур ЦНС, расположенных на различных ее уровнях, имеющих собственные эндогенные нейрхимические механизмы подавления боли.

## 12.2. Анализаторы



Основные компоненты анализатора по И.П. Павлову

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

- ◆ Электрофизиологический (раздражение электрическим током)
- ◆ Психофизиологический (тестирование, опросы)
- ◆ Условно-рефлекторный (метод условных рефлексов)
- ◆ Клинический
- ◆ Морфологический
- ◆ Электронно-микроскопический
- ◆ Биофизический (протезирование органов чувств)
- ◆ Математический (моделирование)
- ◆ Биохимический
- ◆ *Анатомический*

## КЛАССИФИКАЦИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

- ◆ Внешние анализаторы:
  - зрительный;
  - слуховой;
  - обонятельный;
  - вкусовой;

- тактильный;
- температурный
- ◆ Внутренние (висцеральные) анализаторы
- ◆ Анализаторы положения тела:
  - вестибулярный;
  - двигательный (кинестетический)
- ◆ Болевой анализатор

### Сравнительная характеристика анализаторов

Анализатор	Абсолютный порог (ориентировочная величина)	Дифференциальный порог (ориентировочная величина)
Зрительный (постоянный точечный сигнал)	Примерная величина, лк	1 % от исходной интенсивности, 0,6–1,5 лк
Слуховой	0,0002 дин/см <sup>2</sup>	0,3–0,7 дБ
Тактильный	3–300 мг/мм <sup>2</sup>	7 % от исходной интенсивности
Вкусовой	10–10000 мг/л	20 % от исходной концентрации
Обонятельный	0,001–1 мг/л	2,5–9 % от исходной величины
Температурный	0,2–0,4 °С	–
Вестибулярный (ускорение при вращении и прямолинейном движении)	0,1–1,2 м/с <sup>2</sup>	–

### ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

- ◆ Многослойность (сенсорные слои)
  - ◆ Многоканальность – обонятельная система
  - ◆ Разное число элементов в соседних слоях (сенсорные воронки)
  - ◆ Дифференциация по вертикали и горизонтали
- Время реакций на действие различных раздражителей

Анализатор	Время, мс
Слуховой и тактильный анализатор	105–108
Зрительный анализатор	150–255
Обонятельный анализатор	200–300
Ноцицептивный анализатор	400–1000



Общий принцип структуры и функции анализаторных систем:  
 СВНС – симпатическая вегетативная нервная система; РФ – ретикулярная формация



Этапы деятельности анализаторной системы

## 12.3. Сенсорные системы

### ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

- ◆ Высокая чувствительность к адекватному раздражителю
- ◆ Способность к адаптации
- ◆ Инерционность
- ◆ Доминантные взаимодействия сенсорных систем

### ОСНОВНЫЕ ФУНКЦИИ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

- ◆ Восприятие сигналов
- ◆ Различение сигналов
- ◆ Передача и преобразование сигналов
- ◆ Кодирование информации
- ◆ Детектирование признаков
- ◆ Оpozнание образов

## 12.4. Расчет основных показателей

### ЗАКОН ВЕБЕРА

$$\frac{dJ}{J} = \text{const},$$

где  $J$  – сила раздражения;  $dJ$  – едва ощущаемый прирост силы; const – постоянная величина (константы).

### ЗАКОН ВЕБЕРА – ФЕХНЕРА

$$E = a \cdot \log J + b,$$

где  $E$  – величина ощущения;  $J$  – сила раздражения;  $a$  и  $b$  – константы, различные для разных модальностей стимулов.

## 12.5. Характеристика рецепторов

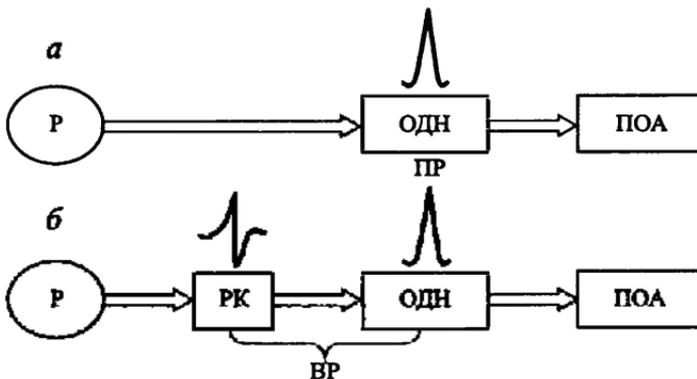
### ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА РЕЦЕПТОРНОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Специфичность
- ◆ Высокая чувствительность
- ◆ Способность к ритмической генерации импульсов возбуждения
- ◆ Способность к адаптации
- ◆ Функциональная мобильность
- ◆ Специализация
- ◆ Способность к элементарному первичному анализу
- ◆ Кодирование информации

### γ Классификация рецепторов

Признак	Рецепторы
1	2
По характеру ощущения	Тепловые Холодовые Болевые и др.
По природе адекватного раздражителя	Механорецепторы Терморецепторы Хеморецепторы Фоторецепторы Барорецепторы Осморецепторы и др.

1	2
По месту расположения в той или иной системе организма	Экстерорецепторы Интерорецепторы Проприорецепторы
По отношению к одной или нескольким модальностям	Мономодальные Полимодальные
По удаленности от источника раздражителя	Контактные Дистантные
По порогу раздражения	Низкопороговые Высокопороговые
По скорости адаптации	Быстро адаптирующиеся Медленно адаптирующиеся Неадаптирующиеся
По отношению к различным моментам действия раздражителя	on-рецепторы of-рецепторы on-of-рецепторы
По механизму возникновения возбуждения	Первично-чувствующие Вторично-чувствующие



Структурно-функциональная организация первично-чувствующих (а) и вторично-чувствующих (б) рецепторов:

Р – раздражитель; РК – рецепторная клетка, в которой формируется рецепторный потенциал; ОДН – окончание дендрита нейрона, в котором формируется генераторный потенциал; ГП – первично-чувствующий рецептор, в котором возникает рецепторный потенциал, по свойствам аналогичный генераторному потенциалу; ВР – вторично-чувствующий рецептор; ПОА – проводниковый отдел анализатора

**ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ  
У ПЕРВИЧНО-ЧУВСТВУЮЩИХ РЕЦЕПТОРОВ**

Специфическое взаимодействие раздражителя с мембраной рецептора  
*(I этап)*

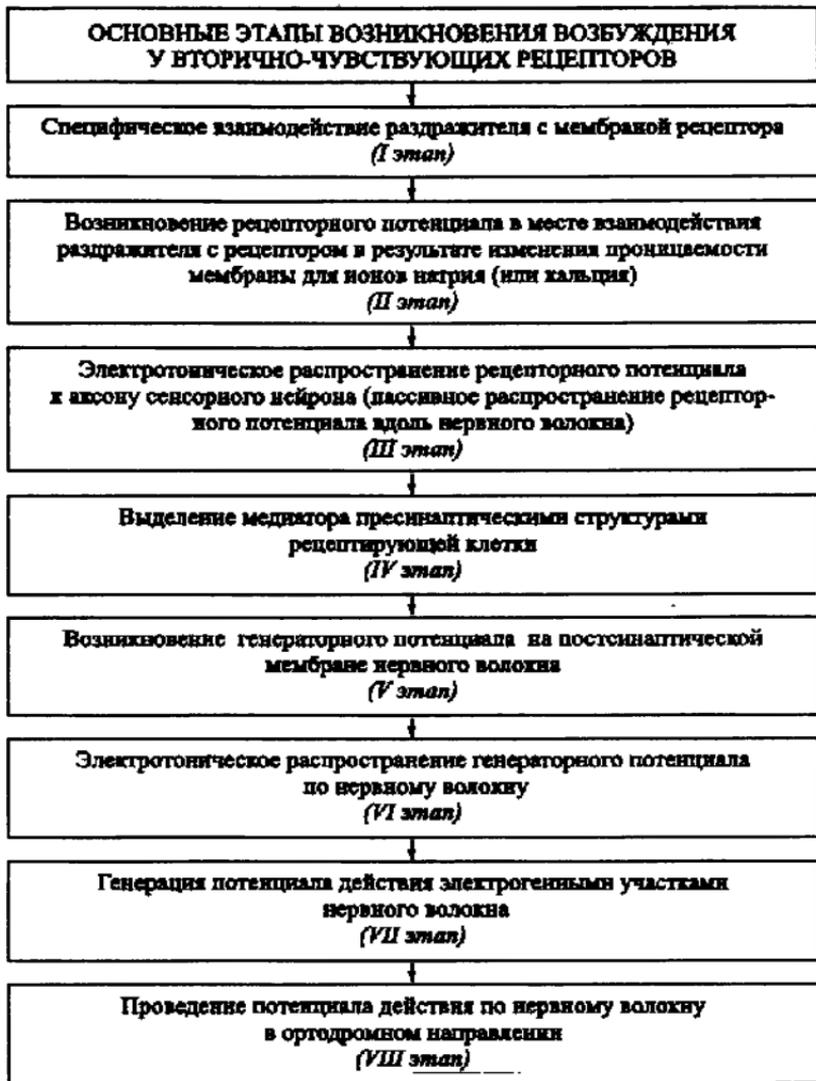
Возникновение рецепторного потенциала в месте взаимодействия  
раздражителя с рецептором в результате изменения проницаемости  
мембраны для ионов натрия (или кальция)  
*(II этап)*

Электротоническое распространение рецепторного потенциала  
к аксону сенсорного нейрона (пассивное распространение рецептор-  
ного потенциала вдоль нервного волокна)  
*(III этап)*

Генерация потенциала действия  
*(IV этап)*

Проведение потенциала действия по нервному волокну  
в ортодромном направлении  
*(V этап)*

Основные этапы возникновения возбуждения у первично-чувствующих рецепторов



Основные этапы возникновения возбуждения у вторично-чувствующих рецепторов

## 12.6. Характеристика проводникового и коркового отделов анализатора

### ОСОБЕННОСТИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО КОМПОНЕНТА ПРОВОДНИКОВОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Более медленное проведение возбуждения
- ◆ Проведение возбуждения характеризуется отсутствием локализации раздражителя
- ◆ Теряется модальность сигнала

### СВОЙСТВА ПРОВОДНИКОВОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Наличие специфического сенсорного пути
- ◆ Отхождение от специфического пути коллатералей к ретикулярной формации
- ◆ Многоканальность проведения возбуждения
- ◆ Многоканальность переключения возбуждения
- ◆ Наличие ассоциативных таламокортикальных путей

### ОСОБЕННОСТИ СПЕЦИФИЧЕСКОГО КОМПОНЕНТА ПРОВОДНИКОВОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Относительно быстрое проведение возбуждения
- ◆ Проведение возбуждения характеризуется точностью локализации раздражителя
- ◆ Сохраняется модальность сигнала
- ◆ Характеризуется малыми рецепторными полями
- ◆ Характеризуется афферентным латеральным торможением

### ОСНОВНЫЕ КОМПОНЕНТЫ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО ПРОВОДНИКОВОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Коллатерали всех двигательных путей на нейронах ретикулярной формации
- ◆ Проприоспинальный путь
- ◆ Спинореткулярный путь
- ◆ Спиноцеребральный путь
- ◆ Палеоспиноталамический путь
- ◆ Ретикулярная формация
- ◆ Неспецифические ядра таламуса

## СВОЙСТВА КОРКОВОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Каждый анализатор имеет проекцию в строго определенную область коры
- ◆ Принцип двойственной проекции анализаторов в кору
- ◆ Взаимодействие анализаторов на корковом уровне осуществляется посредством ассоциативных корковых зон

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОГО КОМПОНЕНТА ПРОВОДНИКОВОГО ОТДЕЛА АНАЛИЗАТОРА

- ◆ Играет большую роль в восприятии боли
- ◆ Участвует в контроле состояния сознания
- ◆ Вносит вклад в регуляцию сна и бодрствования
- ◆ Участвует в регуляции позных и тонических движений
- ◆ Играет роль в регуляции вегетативных функций
- ◆ Обеспечивает декодирование информации, поступающей в кору

### 12.7. Болевые ощущения



Виды болевых ощущений по месту возникновения

## КЛАССИФИКАЦИЯ БОЛЕВЫХ ОЩУЩЕНИЙ

- ◆ По продолжительности:
  - острые;
  - хронические
- ◆ По соотношению локализации боли и ощущения:
  - местные;
  - отраженные;
  - проецируемые (невралгии, каузалгии);
  - центральные (фантомные, таламические)

### ◆ Филогенетические:

- эпикритическая; *связана с температурно-химической стимуляцией*
- протопатическая – *без четкой локализации рецепторов*

## КЛАССИФИКАЦИЯ БОЛЕВЫХ РЕЦЕПТОРОВ

- ◆ Механоноцицепторы *(Tрессоры, удары)*
- ◆ Хемоноцицепторы *(ангипезис, ионы Ca<sup>2+</sup>, барбитураты и др.)*
- ◆ Термоноцицепторы *(T > 45°C, T < 17°C)*
- ◆ Механотермоноцицепторы
- ◆ Полимодальные ноцицепторы

### Структурно-функциональная организация антиноцицептивной системы

Уровень	Характеристика
Первый уровень	Включает комплекс структур среднего мозга (серое околотоводопроводное вещество), продолговатого мозга (ядра шва, ретикулярная формация) и спинного мозга (желатинозная субстанция)
Второй уровень	Гипоталамус <i>(гипофиз, гипоталамус, гипоталамус, гипоталамус)</i>
Третий уровень	Вторичная соматосенсорная зона коры <i>(S2)</i>

### Классификация опиоидных рецепторов

Название подтипа	Характеристика
1	2
Дельта	Играют роль в регуляции перистальтики кишечника, настроения и поведения человека
Каппа	Участвуют в регуляции диуреза, аппетита и нейроэндокринной функции

1	2
Мю	Обеспечивают регуляцию дыхания, влияют на перистальтику кишечника, аппетит, обучение и память, терморегуляцию, секрецию гормонов и иммунитет
Сигма	Определяют чувство дисфории и галлюцинации, не являются истинными опиоидными рецепторами, так как антагонист опиоидных рецепторов налоксан на них не действует

## ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОБЕЗБОЛИВАНИЯ

- ◆ **Физические методы:**
  - согревание или охлаждение;
  - иммобилизация;
  - массаж и лечебная физкультура;
  - чрезкожная электростимуляция, иглорефлексотерапия
- ◆ **Фармакологические методы:**
  - ненаркотические анальгетики;
  - наркотические анальгетики;
  - локальные анестетики
- ◆ **Психологические методы:**
  - психотропные вещества;
  - гипноз;
  - расслабление и медитация
- ◆ **Нейрохирургические методы:**
  - перерезка проводящих путей болевой чувствительности на уровне спинного мозга

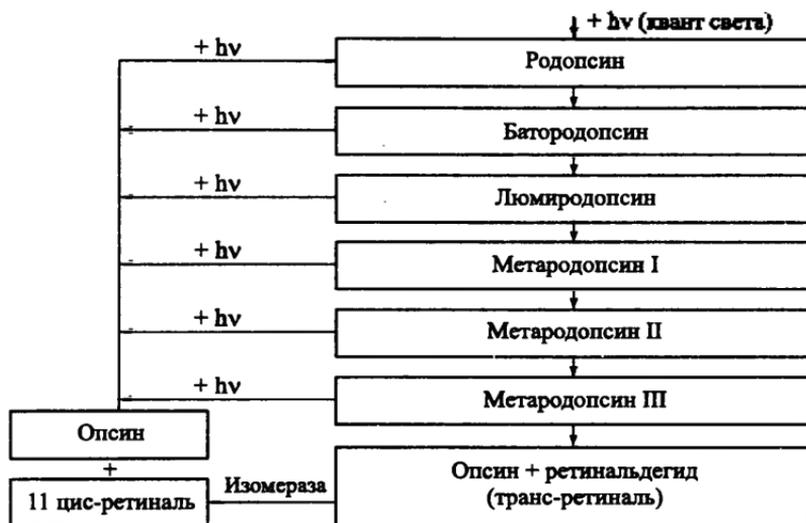
## 12.8. Световые ощущения

### ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗРЕНИЯ

- ◆ Диапазон воспринимаемых частот или длин волн света
- ◆ Диапазон интенсивностей световых волн (от порога восприятия до болевого порога)
  - ◆ Острота зрения
  - ◆ Время суммации и критическая частота мельканий – временная разрешающая способность
  - ◆ Порог чувствительности и адаптации
  - ◆ Способность к восприятию цветов
  - ◆ Стереоскопия (восприятие глубины)

### Основные параметры световых ощущений

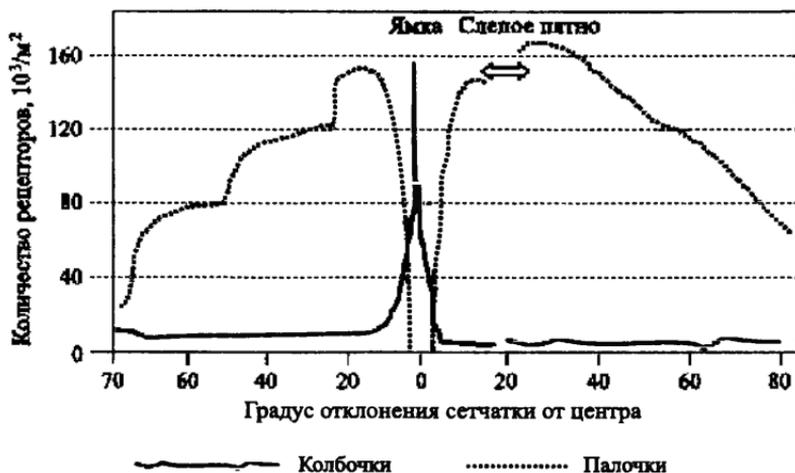
Параметры	Характеристика
Тон	Соответствует цвету и изменяется с изменением длины волны света
Насыщенность	Означает количество монохроматического света, добавление которого к белому свету обеспечивает получение ощущения, соответствующего длине волны добавленного монохроматического света
Яркость	Связана с интенсивностью света



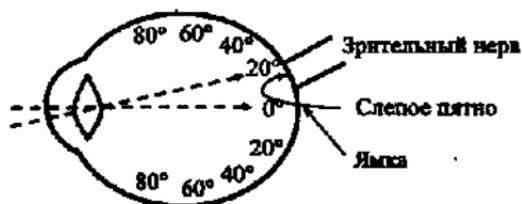
Конформационные превращения родопсина, лежащие в основе световосприятия

### Основные типы колбочек

Тип	Характеристика
Реагирующие на синий цвет	Содержат пигмент, максимум спектра поглощения которого приходится на длину волны 420 нм
Реагирующие на зеленый цвет	Содержат пигмент, максимум спектра поглощения которого приходится на длину волны 531 нм
Реагирующие на красный цвет	Содержат пигмент, максимум спектра поглощения которого приходится на длину волны 558 нм



Распределение рецепторов от центра к периферии сетчатки



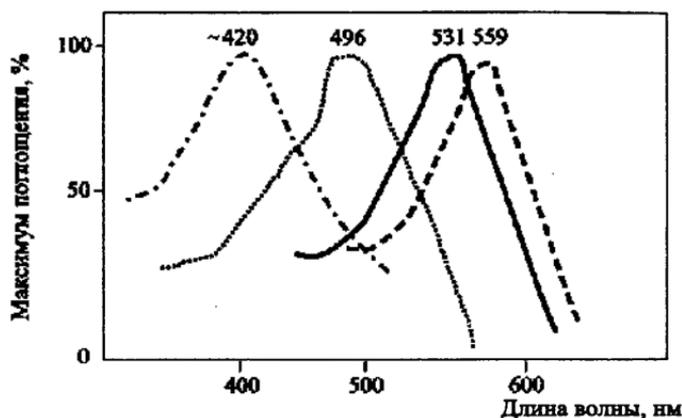
Срез глаза с указанием углов отклонений от ямки

### Основные разновидности аномалий цветового восприятия

Аномалия	Характеристика
Протанопия «краснослепые»	Не воспринимают красного цвета, сине-голубые лучи кажутся бесцветными
Дейтеранопия «зеленослепые»	Не отличают зеленых цветов от темно-красных и голубых
Тританопия «фиолетовослепые»	Не воспринимают лучи синего и фиолетового цвета
Ахромазия	Полная цветовая слепота и все предметы видны лишь в разных оттенках серого

### Характеристика световых волн видимого спектра

Длина волны, нм	Цвет
400	Фиолетовый
450	Синий
500	Зеленый
500	Желто-зеленый
600	Оранжевый
700	Красный



..... Родопсин    - - - - Красный    ——— Зеленый    - · - · Синий

Спектр поглощения родопсина и трех зрительных пигментов у человека

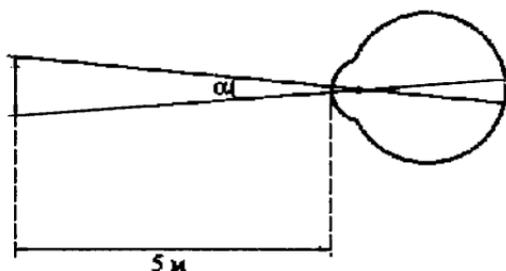
### Виды движения глазного яблока

Виды	Характеристика
Содружественные	Движение глаз в одном направлении
Дивергентные	Перевод взгляда с ближней точки на дальнюю
Слепящие	Медленные движения глаз при слежении за движущимися предметами
Саккады	Быстрые скачкообразные движения глаз от одной точки фиксации к другой
Конвергентные	Сведение зрительных осей при рассматривании близко расположенных предметов

## ФОРМУЛА ДЛЯ РАСЧЕТА ОСТРОТЫ ЗРЕНИЯ

$$V = \frac{d}{D},$$

где  $V$  – острота зрения;  $d$  – расстояние от испытуемого до таблицы, м;  $D$  – расстояние, с которого данная строка правильно читается нормальным глазом, м.



Острота зрения при угле в 1 мин

### Показатели остроты зрения

Острота зрения	Значение
Нормальная	1,0
Пониженная	0,8 и ниже
Повышенная	1,5–2,0

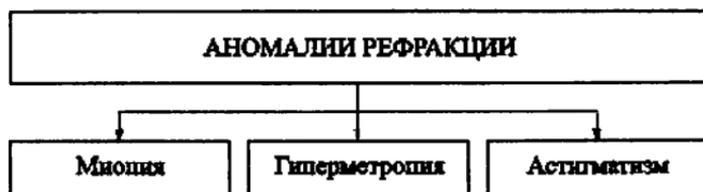
## ФОРМУЛА ДЛЯ РАСЧЕТА ВЕЛИЧИНЫ ИЗОБРАЖЕНИЯ ПРЕДМЕТА НА СЕТЧАТКЕ

$$h = J \cdot \frac{a}{b},$$

где  $h$  – величина изображения предмета на сетчатке;  $J$  – величина предмета;  $a$  – расстояние от узловой точки до сетчатки (у взрослого около 17 мм, у новорожденного 11 мм);  $b$  – расстояние от предмета до роговицы глаза (плюс расстояние от передней поверхности роговицы до узловой точки, которая у взрослого около 7 мм, у новорожденного – 5,5 мм).

## Функция глазных мышц

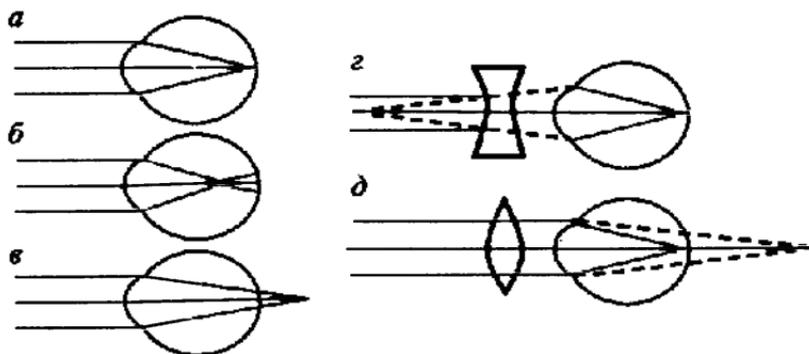
Название мышцы	Характер движения глазного яблока
Наружная прямая	Поворот глазного яблока кнаружи
Внутренняя прямая	То же кнутри
Нижняя прямая	Поворот глазного яблока книзу и отчасти к носу
Верхняя прямая	То же, кверху и отчасти к носу
Нижняя косая	То же, кверху и отчасти к виску
Верхняя косая	То же, книзу и отчасти к виску



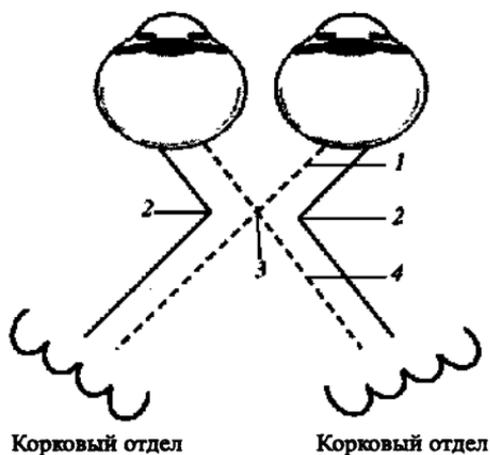
Аномалии рефракции

### Характеристика границ полей зрения

Цвет	Кверху	Книзу	Внутри	Кнаружи
Белый	60°	70°	60°	90°
Синий	40°	60°	45°	70°
Красный	35°	40°	40°	55°
Зеленый	30°	30°	30°	45°



Рефракция в нормальном (а), близоруком (б) и дальнозорком (в) глазу и оптическая коррекция близорукости (г) и дальнозоркости (д)



Ход проводящих путей зрительного анализатора:

1 – зрительный нерв; 2 – неперекрещенные волокна хиазмы; 3 – перекрещенные волокна хиазмы; 4 – зрительный тракт

Нарушения полей зрения при поражении	Левый глаз	Правый глаз
Зрительного нерва правого глаза		
Неперекрещенных волокон хиазмы		
Перекрещенных волокон хиазмы		
Зрительного тракта правого глаза		

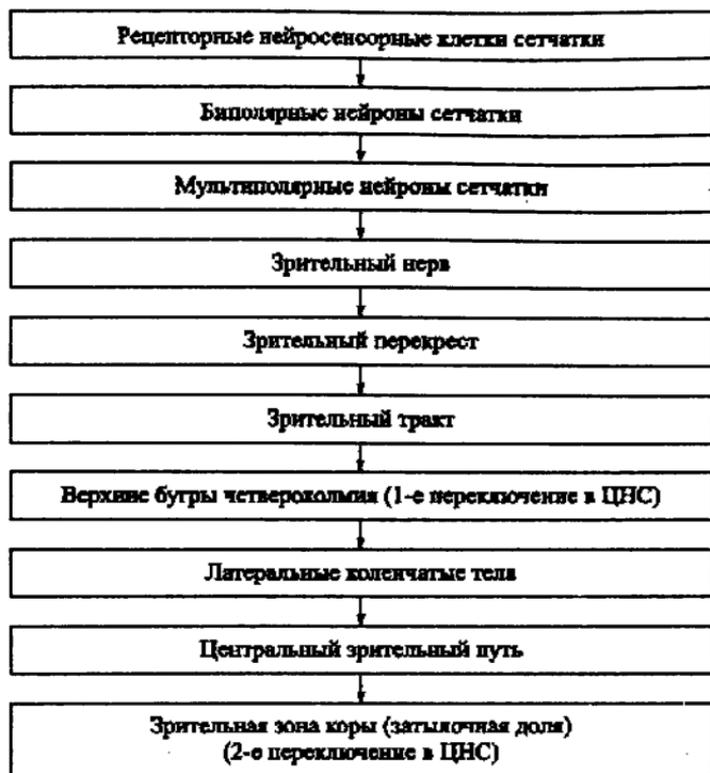


Схема проводникового зрительного анализатора

## 12.9. Слуховые ощущения

Время обработки зрительного сенсорного стимула  
различными структурами

Структуры	Время, мс
Зрительная кора	30
Ассоциативная кора	60–70
Гиппокамп	90–100
Гипоталамус	120
Зрительная кора (повторный вход)	180
Лобная кора	300

## ХАРАКТЕРИСТИКА СЛУХОВЫХ ОЩУЩЕНИЙ

- ◆ Диапазон воспринимаемых частот – 16 Гц – 20 кГц
- ◆ Абсолютная чувствительность к звуку – максимальная чувствительность  $2 \cdot 10^{-5}$  Па наблюдается при частоте звука от 1–4 кГц
- ◆ Дифференциальная чувствительность по частоте и интенсивности – при средней интенсивности 40–50 дБ и частоте 500–2000 Гц, дифференциальный порог по интенсивности составляет 0,5–1,0 дБ, а по частоте – 1 %
- ◆ Пространственная и временная разрешающая способность слуха – временная разрешающая способность слуха определяется минимальным интервалом между двумя раздражителями, различимыми ухом (2–5 мс) и временем суммации, длящимся около 150 мс

### ФОРМУЛА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСТРОТЫ СЛУХА

$$V = \frac{t \cdot 100}{N},$$

где  $V$  – острота слуха, %;  $t$  – время восприятия испытуемым звучания камертона, сек;  $N$  – время звучания камертона у нормально слышащего, с.

### Костная и воздушная проводимость звуков различной частоты

Камертон	Число колебаний в секунду, Гц	Продолжительность звучания, с	
		Через воздух	Через кость
C	128	70	35
C <sub>1</sub>	256	40	20
C <sub>2</sub>	512	80	40
C <sub>3</sub>	1024	100	50
C <sub>4</sub>	2048	40	20

### ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ ГРОМКОСТИ ЗВУКА

$$1 \text{ Б (бел)} = \ln I/I_0,$$

где  $I$  – сила действующего звука;  $I_0$  – пороговая сила звука;

$$I_0 = 2 \cdot 10^{-12} \text{ Втм}^2.$$

1 дБ (1 децибел) = 0,1 Б (бел);

1 ф (1 фон) = 1 килоГц.

## ВИДЫ ПОТЕНЦИАЛОВ В КОРТИЕВОМ ОРГАНЕ

- ◆ Потенциал волосковых клеток
- ◆ Потенциал эндолимфы (кохлеарный)
- ◆ Микрофонный потенциал
- ◆ Суммационный потенциал
- ◆ Потенциал действия в нервных волокнах

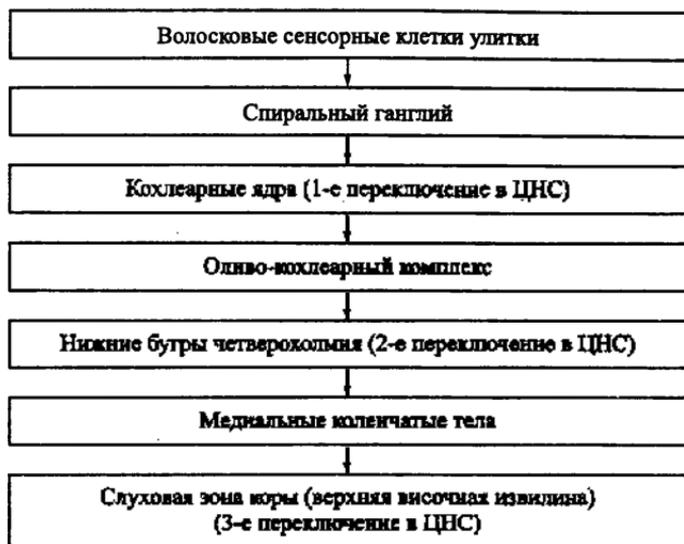
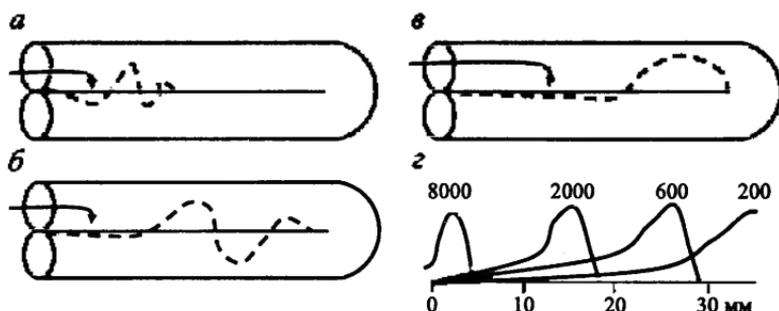
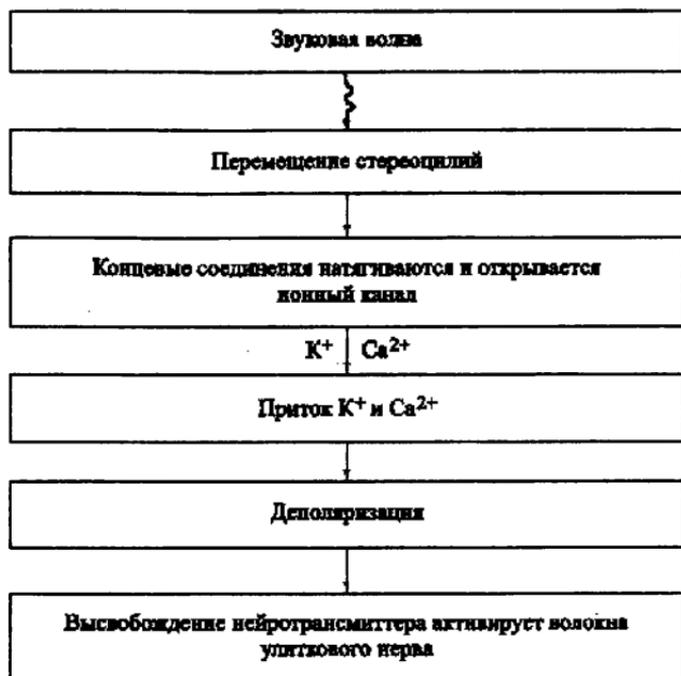


Схема проводникового отдела слухового анализатора



Активация различных отделов улитки звуками разной частоты согласно теории бегущей волны Бекешти:

*а* – высокая частота; *б* – средняя частота; *в* – низкая частота; *г* – возбуждение слуховых рецепторов на различных участках базилярной мембраны звуками разной частоты



Восприятие слухового раздражителя

## 12.10. Обоняние

### Основные первичные запахи

Класс запахов	Примеры вещества	Сходство с запахом
Мятный	Ментол	Мятных конфет
Мускусный	Пентадеканолактон	Масла из корня дудника
Цветочный	Фенилэтилметилэтилкарбинол	Розы
Камфорный	Камфора	Антимоля
Эфирный	Этилендихлорид	Жидкости для сухой чистки
Едкий	Муравьиная кислота	Уксуса
Гнилостный	Бутилмеркаптан	Гнили

### Шкала физиологической оценки силы запаха в баллах

Баллы	Ощущение
0	Запах отсутствует
1	Запах едва заметный
2	Отчетливый запах
3	Умеренный запах
4	Сильный запах
5	Невыносимый запах



Схема проводникового отдела обонятельного анализатора



Восприятие обонятельного раздражителя

### Виды расстройств обоняния

Виды	Характеристика
Аносмия	Отсутствие обонятельной чувствительности
Гипосмия	Понижение обоняния
Гиперосмия	Повышение обоняния
Паросмия	Неправильное восприятие запахов
Обонятельная агнозия	Человек воспринимает запах, но его не узнает
Обонятельные галлюцинации	Возникновение обонятельных ощущений при отсутствии пахучих веществ
Дисосмия	Нарушение дифференцировки запахов

## 12.11. Вкусовые ощущения

### Общая характеристика вкусового анализатора

Название параметра	Характеристика
Общее число вкусовых почек у человека (язык, нёбо, щеки) на языке	10 000 9 000
Высота вкусовой почки	50–100 микрон
Диаметр вкусовой почки	30–60 микрон
Количество рецепторов в каждой вкусовой почке	50–150
Диаметр вкусового рецептора	10 микрон
Диаметр нервного волокна, отходящего от вкусового рецептора	Менее 4 мкм

### Локализация вкусовых сосочков

Вид	Локализация
Грибовидные	По всей поверхности языка, больше на его кончике
Желобоватые	Поперек спинки языка
Листовидные	Вдоль краев языка

### Основные вкусовые ощущения и локализация на языке мест максимальной чувствительности к ним

Ощущение	Расположенные рецепторы
Горькое	Корень языка
Сладкое	Кончик языка
Кислое	Средняя часть и края языка
Соленое	Края языка

### Вещества с характерным вкусом и эффективность их воздействия на человека

Ощущение	Вещество	Порог восприятия, ммоль/л
Горькое	Сульфат хинина	0,000008
	Никотин	0,000016
Кислое	Соляная кислота	0,009
	Лимонная кислота	0,0023
Сладкое	Сахароза	0,01
	Глюкоза	0,08
Соленое	Хлорид натрия	0,01
	Хлорид кальция	0,01

### Виды расстройств вкусового восприятия

Вид	Характеристика
Агевзия	Полная потеря вкусового восприятия
Гипогевзия	Понижение вкусового восприятия
Гипергевзия	Повышение вкусового восприятия
Парагевзия	Извращение вкусовой чувствительности
Дисгевзия	Расстройство тонкого анализа вкусовых веществ
Вкусовая агнозия	Есть ощущение, но нет дифференциации
Вкусовая галлюцинация	Возникновение вкусовых ощущений при отсутствии вкусовых веществ

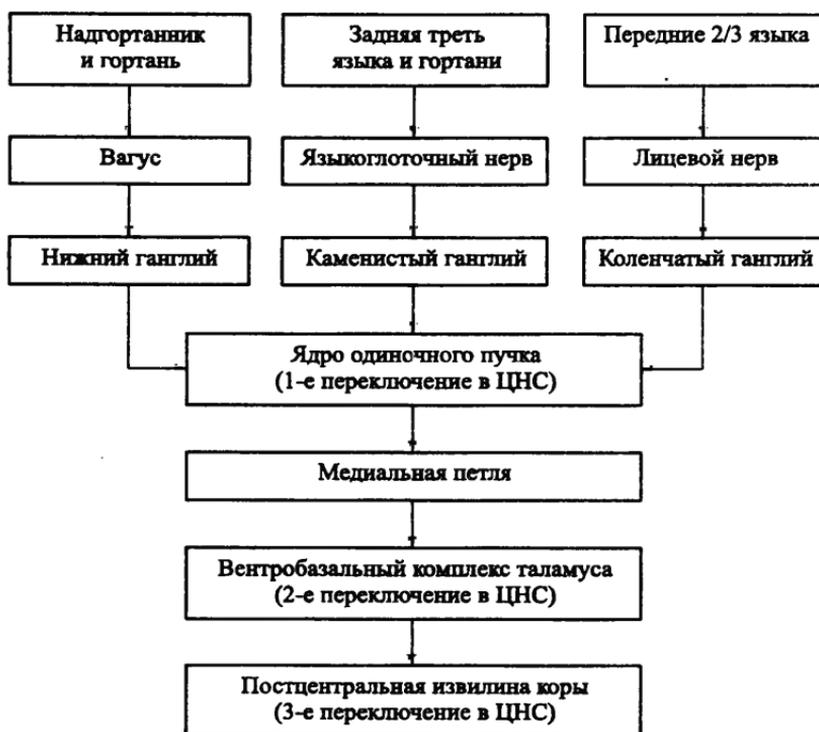
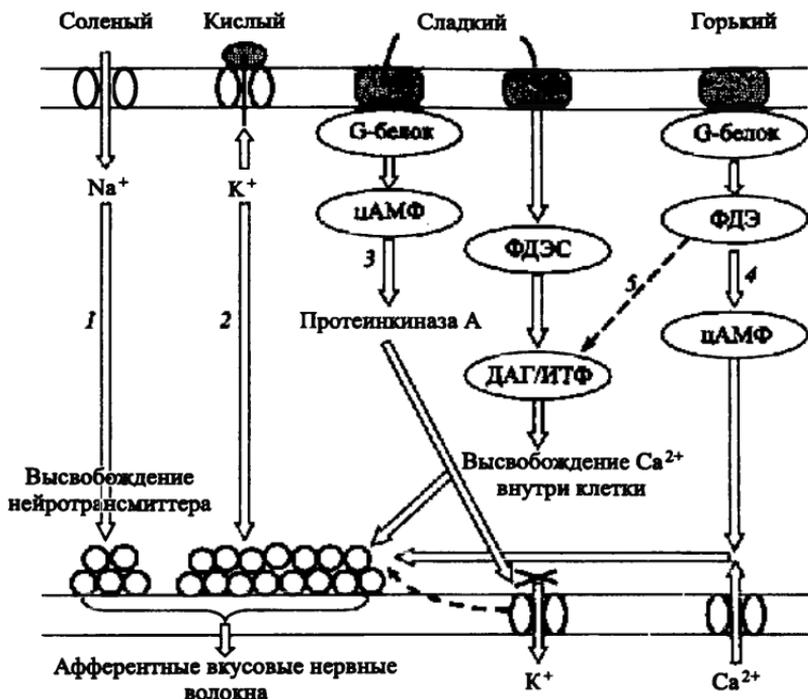


Схема проводникового отдела вкусового анализатора



### Восприятие вкусового раздражителя:

1 – деполяризация вкусовых рецепторов при прохождении натрия по амилоридчувствительному каналу апикальной мембраны; 2 – блокада потенциалзависимых протонных каналов; 3 – блокада базолатеральных калиевых каналов и деполяризация рецептора; 4 – активация цАМФ-фосфодиэстеразы и последующее открытие базолатеральных кальциевых каналов; 5 – активация фосфолипазы С и продукция инозитолтрифосфата (ИТФ), а также диацилглицерола (ДАГ)

## 12.12. Характеристика механорецепторов

### Адаптационные характеристики различных механорецепторов

Рецепторы	Характеристики
Рецепторы давления	Медленная
Рецепторы прикосновения	Быстрая
Виброрецепторы	Очень быстрая

### Классификация механорецепторов в зависимости от их локализации и функции

Название механорецептора	Локализация	Функция
Диск Меркеля	Участки кожи, не покрытые волосами	Рецепторы давления (датчики интенсивности)
Тельце Мейснера	Участки кожи, не покрытые волосами	Рецепторы прикосновения (датчики скорости)
Тельце Пачини	Участки кожи, не покрытые волосами, волосистые участки кожи	Виброрецепторы (датчики ускорения)
Окончания Рuffини	Волосистые участки кожи	Рецепторы давления (датчики интенсивности)
Рецептор волосяного фолликула	Волосистые участки кожи	Рецепторы прикосновения (датчики скорости)

### 12.13. Кожный анализатор

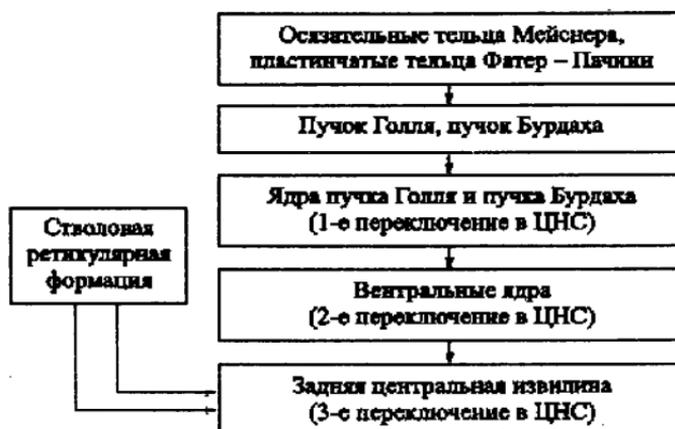


Схема проводникового отдела кожного анализатора тактильной чувствительности

### ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ КОЖНЫЕ ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ОЩУЩЕНИЯ

- ◆ Исходная температура
- ◆ Скорость изменения температуры кожи
- ◆ Площадь кожи, на которую действует стимул

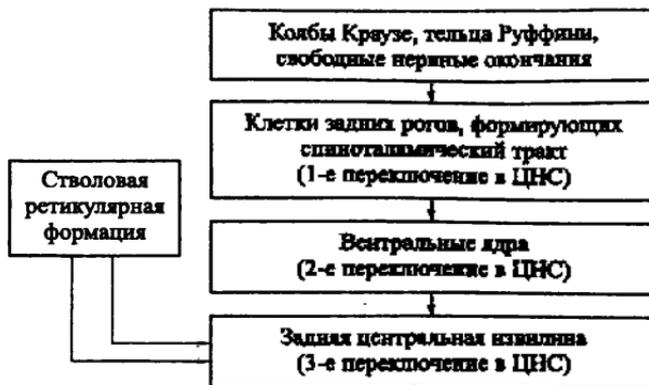


Схема проводникового отдела кожного анализатора температурной и болевой чувствительности

## КЛАССИФИКАЦИЯ ИНТЕРОРЕЦЕПТОРОВ

- ◆ Механорецепторы
- ◆ Хеморецепторы
- ◆ Терморецепторы
- ◆ Осморецепторы

## ГЛАВА 13

### ФИЗИОЛОГИЯ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА

#### 13.1. Глоссарий

Каждая структура мозга работает при обязательном участии других, т. е. имеет место интеграция этих структур. Интегративная деятельность мозга – термин, введенный английским физиологом Ч. Шеррингтоном в начале столетия. Под этим термином понимают взаимодействия нейронов и других образований мозга, обеспечивающих осуществление сложных поведенческих реакций организма, составляющих основу высшей нервной деятельности.

**Высшая нервная деятельность (ВНД)** – совокупность коры и ближайших подкорковых образований головного мозга,

обеспечивающих нормальные взаимоотношения организма с внешней средой. *Иван Павлов*

**Низшая нервная деятельность** – совокупность безусловных рефлексов, которые обеспечивают поддержание постоянства внутренней среды организма, т.е. гомеостаза.

**Безусловные рефлексы** – врожденные, наследственно передающиеся стереотипные реакции организма с участием ЦНС на внешние или внутренние раздражители (стимулы).

**Инстинкт** – совокупность сложнейших безусловных рефлексов, зависящих от метаболических гормональных факторов и носящих цепной характер, при котором завершение одного рефлекса служит сигналом для начала следующего.

**Условные рефлексы** – индивидуально приобретенные системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в ЦНС временной связи между условным (сигнальным) раздражителем и безусловно-рефлекторным актом.

**Временная связь** – механизм взаимодействия, формирующийся при выработке условного рефлекса между структурами ЦНС, которые являются представителями условного и безусловного сигнала.

**Безусловное (внешнее) торможение** – срочное подавление текущей условно-рефлекторной деятельности при действии посторонних для нее раздражителей, вызывающих ориентировочный или какой-либо другой безусловный рефлекс.

**Условное (внутреннее) торможение** – подавление условно-рефлекторной деятельности, при котором условный раздражитель не подкрепляется безусловным.

**Угасательное торможение** – тормозной процесс, который развивается в результате неподкрепления условного рефлекса.

**Дифференцировочное торможение** – тормозной процесс, который развивается при отсутствии подкрепления раздражителей, близких к подкрепляемому сигнальному раздражителю.

**Условный тормоз** – внутреннее торможение, которое развивается при отсутствии подкрепления комбинации сигнального раздражителя с каким-нибудь дополнительным раздражителем.

**Торможение запаздывания** – тормозной процесс, который развивается при отсутствии подкрепления начальной части действия сигнального раздражителя.

**Расстормаживание** – возникновение положительных выработанных реакций при внезапном действии посторонних раздражителей на тормозные стимулы.

**Анализ раздражений** – механизм, обеспечивающий субъективную оценку отдельных сторон действующих различных сигналов и завершающийся определением значимости стимула или отдельных его компонентов для организма.

**Синтез раздражений** – соединение различных элементов и сторон предмета в единое целое (систему).

**Внимание** – сосредоточенность деятельности субъекта в данный момент времени на каком-либо реальном или идеальном объекте (предмет, образ, размышление).

**Произвольное внимание** – вид внимания, возникающий в процессе сознательной трудовой деятельности путем активного сосредоточения на том или ином объекте.

**Непроизвольное внимание** – разновидность внимания, возникающая вследствие его переключения на неожиданные или более значимые стимулы.

**Постпроизвольное внимание** – разновидность внимания, которая проявляется в процессе сознательной деятельности, но в отличие от произвольного не требует волевых усилий.

**Функциональное состояние нервной системы** – фоновая активность нервных центров, при которой реализуется та или иная конкретная деятельность (уровень активации мозга в целом).

**Драйв** – комплекс центральных функциональных влияний, направляющих поведение человека или животного на удовлетворение основной в данный момент потребности (побуждение, которое тем сильнее, чем сильнее потребность).

**Динамический стереотип** – устойчивая последовательность определенной группы условных рефлексов, вырабатываемых в результате многократного воздействия набора следующих в определенном порядке условных раздражителей, объединенных выполнением конкретной задачи и позволяющих осуществлять различные автоматизированные действия.

**Условно-рефлекторное переключением** – такая форма изменчивости условно-рефлекторной деятельности, при которой один и тот же условный раздражитель с изменением обстановки меняет свое сигнальное значение.

**Бодрствование** – уровень активности мозга, обеспечивающий взаимодействие организма с внешней средой.

**Сон** – особое функциональное состояние ЦНС, заключающееся в обратимом снижении сознательных процессов и снижении реакций на раздражители.

**Энграмма** – структурно-функциональные изменения, возникающие в ЦНС при воздействии на организм каких-либо раздражителей и сохраняющиеся определенное время.

**Потребность** – особое физиологическое состояние, обусловленное неудовлетворенностью требований организма, необходимых для его нормальной жизнедеятельности, и направленное на ее устранение.

**Мотивация** – осознанная внутренняя потребность, окрашенная эмоционально и побуждающая к активному действию (мотивация – актуализированная потребность).

**Эмоции** – субъективная окраска реакций человека на внешние или внутренние раздражители.

**Кожно-гальваническая реакция** – изменение сопротивления кожи электрическому току, связанное в основном с изменением потоотделения и температуры.

**Память** – процесс фиксации, хранения и воспроизведения данных о прошлом опыте или другой более значимой информации.

**Сенсорная память** – разновидность кратковременной памяти, характеризующаяся хранением информации в течение миллисекунд – секунд, при этом забывание осуществляется путем стирания и распада следа возбуждения.

**Иконическая память** – сенсорная копия информации, предъявленной наблюдателю зрительно на очень короткое время (до 100 мс), быстро угасает во времени (около 0,25 с), сознательно не контролируется и зависит от физических характеристик стимула.

**Первичная память** – разновидность кратковременной памяти, при которой информация хранится в течение секунд – минут, а забывание осуществляется путем вытеснения вновь поступающей информации.

**Вторичная память** – разновидность долговременной памяти, характеризующаяся хранением информации в течение дней, недель, а то и лет, при этом забывание осуществляется путем проактивного и ретроактивного ингибирования, т.е. за счет взаимодействия потоков информации, извлекаемой из долговременной памяти.

**Третичная память** – наиболее устойчивая часть долговременной памяти, при которой забывание отсутствует, а информация хранится всю жизнь.

**Амнезия** – частичная или полная потеря памяти вследствие воздействия тех или иных факторов.

**Ретроградная амнезия** – потеря памяти на события, предшествовавшие воздействию, причем чем сильнее воздействие, тем больший промежуток времени выпадает из памяти.

**Антеградная амнезия** – утрата памяти на текущие события, при относительно хорошо сохраненной памяти на события прошлых лет.

**Истерическая амнезия** – состояние, при котором из памяти человека стирается практически все, включая третичную память.

**Консолидация** – процесс перехода поступившей в мозг информации из кратковременной памяти в долговременную.

**Сигнальная система** – совокупность механизмов, обеспечивающих восприятие, обработку и обмен информацией между организмом и окружающей средой.

**Первая сигнальная система** – совокупность всех анализаторов, которые обеспечивают восприятие сенсорной информации (основная черта – конкретный характер восприятия, т.е. обязательное наличие отображаемого объекта).

**Вторая сигнальная система** – совокупность анализаторов, которые отвечают за речь и абстрактное мышление (при этом слово является универсальным заменителем всех остальных сигналов).

**Амбидекстр** – человек, который в одинаковой степени хорошо владеет как правой, так и левой рукой.

**Афферентный синтез** – объединение четырех основных видов афферентных возбуждений (доминирующей мотивации, обстановочной афферентации, прошлого опыта и пускового стимула), которое является начальным этапом разворачивания.

**Доминирующая мотивация** – вид афферентного возбуждения, формирующегося на основе ведущей потребности и при участии соответствующих центров гипоталамуса.

**Обстановочная афферентация** – сумма афферентных возбуждений, возникающих в конкретных условиях существования и сигнализирующих об обстановке, в которой находится организм.

**Афазия** – нарушение речи, характеризующееся полной или частичной утратой способности понимать чужую речь или пользоваться словами и фразами для выражения своих мыслей при сопряженности функции артикуляционного аппарата и слуха.

**Алалия** – нарушение речи у детей вследствие поражения в перинатальном периоде определенных отделов головного мозга.

**Алексия** – расстройство чтения.

**Дизестезия** – это нарушение адекватности ощущения вызвавшему его раздражителю.

**Мышление** – процесс преобразования информации с целью решения конкретной задачи.

**Конкретное мышление** – обработка сигналов из 1-й сигнальной системы.

**Эмоциональное мышление** – экспресс-оценка невербальных сигналов в виде субъективных окрасок реакций человека (возникает быстрая эмоциональная оценка ситуации).

**Абстрактное мышление, или словесно-логическое мышление** – основано на работе 2-й сигнальной системы, при этом различные сигналы внешней среды должны быть преобразованы в мозговые коды (например, в слово).

**Асимметрия мозга** – неравнозначность функций правого и левого полушарий головного мозга.

**Импринтинг** – процесс, в результате которого ключевой стимул, определяющий врожденную реакцию на особей своего вида, оказывается приобретенным.

**Закон эффекта** – принцип инструментального обучения, при котором из множества реакций на одну и ту же ситуацию отбираются и закрепляются те, за которыми непосредственно следует удовлетворение потребности, и ослабляются те, за которыми следует дискомфортное состояние.

**Темперамент** – совокупность индивидуальных особенностей психики и поведения, он близок к понятию «тип высшей нервной деятельности».

**Сознание** – знание о внешних объектах и о себе, которое при помощи слов или других символов может быть передано другим.

**Сверхсознание** – неосознаваемые высшие психические процессы: творчество, предвидение (концепция П.В. Симонова).

**Подсознание** – вся ранее осознанная информация, которая при определенных обстоятельствах может быть осознана вновь.

**Психоанализ** – совокупность методов, направленных на систематизированное объяснение бессознательных связей через ассоциативный процесс.

## 13.2. Основные положения работы

### В.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга»

♦ Не только произвольные, но и произвольные движения имеют рефлекторную природу

♦ При помощи индивидуального опыта и повторения формируются всякого рода простые и сложные навыки, знания, память

♦ Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится к одному лишь явлению – мышечному движению, при этом допускается возможность задержки или, наоборот, значительное усиление этих движений

♦ Мысль рассматривается как психический рефлекс с задержанным внешним проявлением в виде движения

♦ Психический рефлекс с усиленным внешним проявлением в виде движения есть страстность, аффект, эмоция

♦ Произвольные и произвольные движения детерминированы воздействием внешних факторов и условиями внутренней среды организма

## 13.3. Принципы рефлекторной теории

### по И.П. Павлову

♦ Детерминизм – любой нервный процесс запускается в результате какого-нибудь воздействия

♦ Приуроченность динамики к структуре – любая функция организма обеспечивается строго определенной структурой

♦ Единство анализа и синтеза – ответная реакция на раздражитель начинается с разделения его на элементы, а затем происходит синтез этих элементов и осуществляется ответ на раздражитель

♦ Сигнальность – превращение индифферентного раздражителя в сигнальный

♦ Подкрепление – сохранение рефлекса при подкреплении условного раздражителя безусловным

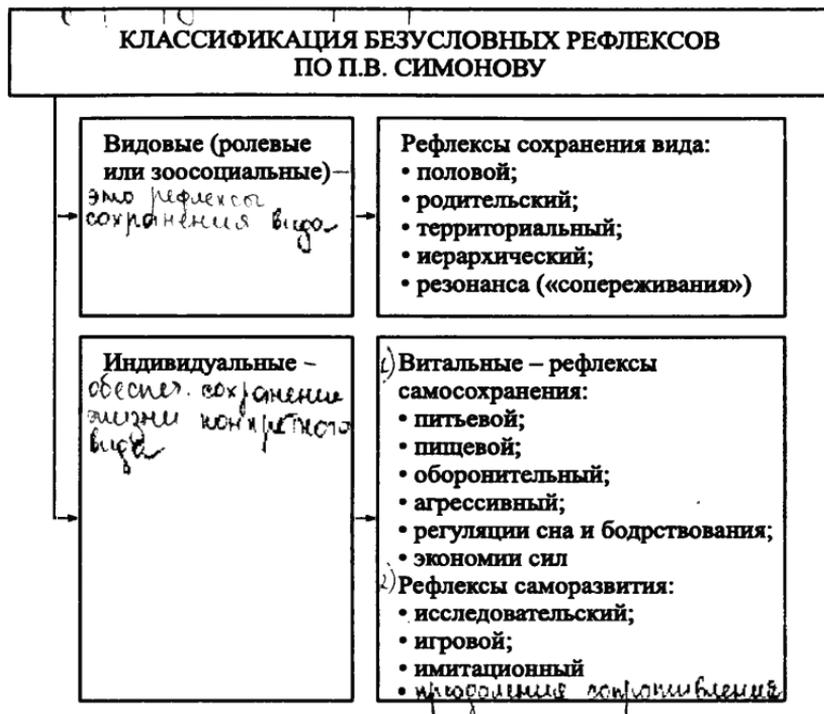
## 13.4. Безусловные рефлексы

### КЛАССИФИКАЦИЯ БЕЗУСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПО И.П. ПАВЛОВУ

♦ Простые (спинномозговые)

♦ Усложненные (продолговатый мозг)

- ◆ Сложные (средний мозг)
- ◆ Сложнейшие (подкорка и кора)



Классификация безусловных рефлексов по П.В. Симонову

### 13.5. Условные рефлексы

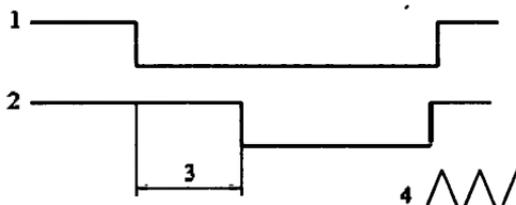
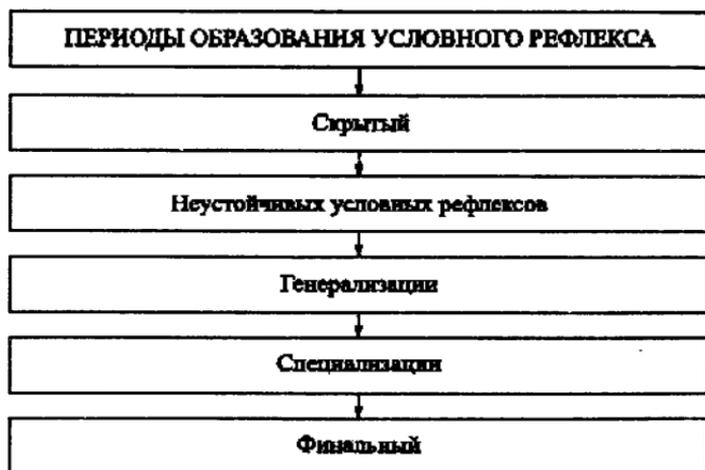


Схема выработки условного рефлекса:

1 – индифферентный (условный) раздражитель; 2 – безусловный раздражитель; 3 – время изолированного действия условного раздражителя; 4 – ответная реакция

## ПРАВИЛА ОБРАЗОВАНИЯ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

- ◆ Индифферентный раздражитель (который станет условным) должен иметь достаточную силу
- ◆ Сочетание по времени действия условного раздражителя с безусловным
- ◆ Предшествующее или одновременное действие условного раздражителя по отношению к безусловному
- ◆ Условный раздражитель должен быть физиологически более слабым по сравнению с безусловным и по возможности индифферентным
- ◆ Необходимо нормальное, функциональное состояние головного мозга
- ◆ Должны быть исключены все посторонние раздражители



Периоды образования условного рефлекса

## ОТЛИЧИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ОТ БЕЗУСЛОВНЫХ

- ◆ Безусловные рефлексы являются врожденными, а условные – приобретенными
- ◆ Безусловные рефлексы являются видовыми, а условные – индивидуальными
- ◆ Для безусловных рефлексов характерны специфические рецепторные поля, а условные рефлексы могут быть выработаны с любого рецепторного поля

♦ Условные рефлексы образуются при обязательном участии коры, а безусловные рефлексы преимущественно осуществляются за счет подкорковых образований

♦ Образование условных рефлексов связано с определенными условиями, а для осуществления безусловных рефлексов нет необходимости в соблюдении каких-либо условий

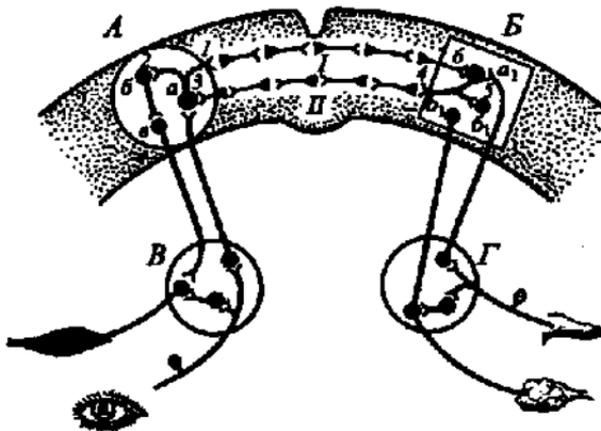
♦ Условные рефлексы непостоянны, т.е. они могут возникнуть в процессе жизни, закрепляться и исчезать, а безусловные рефлексы постоянны

♦ Условные рефлексы отражают сигнальность, т.е. предупреждают организм о последующем возникновении безусловного рефлекса

### Классификация условных рефлексов

Признак	Характеристика
1	2
По характеру безусловного подкрепления	Особенности подкрепления: положительные (возбуждающие); отрицательные (тормозные) Биологической особенности подкрепления: витальные (пищевые, оборонительные, регуляции сна и пр.) зоосоциальные (половой, родительский, территориальный и пр.) саморазвития (исследовательский, имитационный, игровой и пр.)
По характеру рецептивного поля	Интероцептивные Экстероцептивные Проприоцептивные
По эфферентному звену, реализующему ответ	Соматические Вегетативные
По характеру и сложности условного раздражителя	1) Условные рефлексы на простые раздражители (звонок, метроном, вспышка света и пр.) 2) Условные рефлексы на одновременные комплексные раздражители, состоящие из нескольких компонентов, действующих одновременно (свет + звук + кожное раздражение) ... 3) Условные рефлексы на последовательные комплексные раздражители, отдельные компоненты которого действуют последовательно, накладываясь друг на друга 4) Условные рефлексы на цепи раздражителей, когда отдельные компоненты сложного раздражителя действуют последовательно, не совпадая друг с другом, а безусловное подкрепление присоединяется к последнему из них

1	2
По порядку выработки	I порядка II порядка III порядка IV и т.д. порядков
По времени изолированного действия условного раздражителя	Наличные (при совпадении во времени условного раздражителя и подкрепления) Отставленные: короткоотставленные (3–5 с); нормальные (10–30 с); запаздывающие (1–5 мин) Следовые (подкрепление дается после окончания действия условного раздражителя: сочетание идет лишь со следовыми процессами возбуждения, возникающими при действии условного сигнала)



Схематическое изображение дуги условного рефлекса с двухсторонней связью по Э.А. Астратяну:

*A* – кортикальный пункт мигательного рефлекса: *a* – афферентный нейрон; *b* – вставочный нейрон; *в* – эфферентный нейрон; *1* и *2* – синаптические контакты коллатералей афферентного нейрона на вставочные нейроны; *3* – синаптический контакт между вставочными нейронами обратной условной связи и афферентными нейронами сигнального раздражения; *Б* – кортикальный пункт пищевого рефлекса: *a*<sub>1</sub> – афферентный нейрон; *b*<sub>1</sub> – вставочный нейрон; *в*<sub>1</sub> – эфферентный нейрон; *4–5* – синаптические контакты коллатералей афферентного нейрона на вставочный нейрон; *6* – синаптический контакт между вставочными нейронами прямой условной связи и афферентным нейроном подкрепляющего раздражителя; *I* – прямая условная связь; *II* – обратная связь; *Г* – субкортикальный пункт пищевого рефлекса; *В* – субкортикальный пункт мигательного рефлекса

### **13.6. Основные принципы конвергентной теории**

- ◆ Принцип общего конечного пути (Ч. Шеррингтон)
- ◆ Принцип доминанты (А.А. Ухтомский)
- ◆ Принцип существования нелокализованного центра конвергенции (Дж. Экклс)
- ◆ Принцип биологической значимости подкрепляющего рефлекса (П.К. Анохин)

### **13.7. Основные формы обучения**

- ◆ Пассивное (реактивное):
  - привыкание – угасание ориентировочной реакции
  - сенсбилизация
  - импринтинг
  - классические условные рефлексы по И.П. Павлову
- ◆ Активное (оперативное):
  - метод проб и ошибок
  - инструментальный условный рефлекс
  - самораздражения
- ◆ Путем наблюдения:
  - простое подражание
  - викарное научение
- ◆ Путем инсайта:
  - озарение
- ◆ Экстраполяционные рефлексы

### **13.8. Отличительные особенности условного торможения**

- ◆ Условное торможение вырабатывается при соблюдении определенных условий, а безусловное торможение является врожденным
  - ◆ Условное торможение – это активный процесс, а безусловное торможение – процесс относительно пассивный
  - ◆ Условное торможение требует для выработки определенного времени, а безусловное торможение сразу вызывает прекращение условно-рефлекторной деятельности

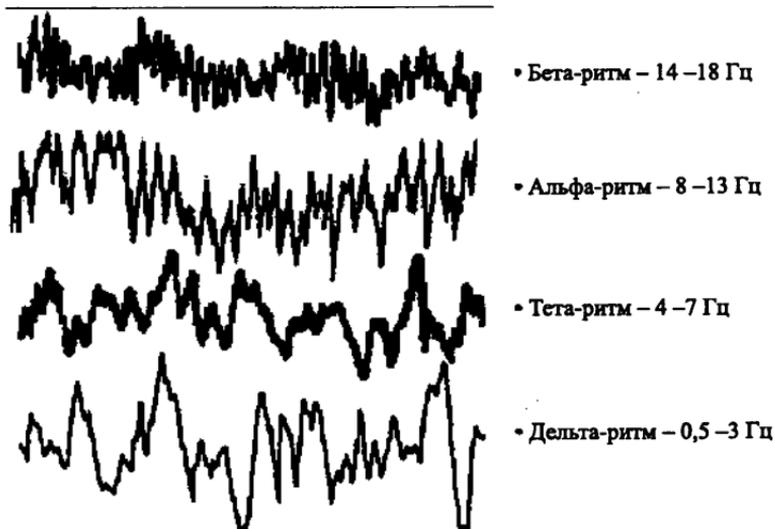
♦ Все виды условного торможения вырабатываются при неподкреплении условного сигнала безусловным или отставлении подкрепления

♦ Для условного торможения характерным является растормаживание, т.е. появление заторможенной реакции при действии новых раздражителей

### 13.9. Виды торможения условных рефлексов

- ♦ Безусловное (внешнее):
  - постоянный тормоз;
  - гаснущий тормоз;
  - запредельное торможение
- ♦ Условное (внутреннее):
  - угасательное;
  - дифференцировочное;
  - условный тормоз;
  - торможение запаздывания

### 13.10. Электроэнцефалограмма



Основные ритмы электроэнцефалограммы

## **13.13. Неврозы**

### **СПОСОБЫ ПОЛУЧЕНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ НЕВРОЗОВ**

- ◆ Путем перенапряжения возбудительного процесса
- ◆ Путем перенапряжения тормозного процесса
- ◆ Путем быстрой смены процессов возбуждения торможением или наоборот
- ◆ Путем столкновения процессов возбуждения и торможения

### **ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ НЕВРОЗОВ У ЧЕЛОВЕКА**

- ◆ Неврастения
- ◆ Невроз навязчивых состояний
- ◆ Психостения
- ◆ Истерия

## **13.14. Характеристика внимания и потребностей**

### **ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВНИМАНИЯ**

- ◆ Селективность (избирательность)
- ◆ Объем
- ◆ Распределяемость
- ◆ Устойчивость
- ◆ Переключаемость

### **ВИДЫ ВНИМАНИЯ**

- ◆ Произвольное
- ◆ Непроизвольное
- ◆ Постпроизвольное

### **КЛАССИФИКАЦИЯ ПОТРЕБНОСТЕЙ**

- ◆ По степени осознанности:
  - осознаваемые;
  - неосознаваемые

- ◆ По сложности (уровню):
  - биологические (низшие);
  - зоосоциальные;
  - высшие (идеальные)
- ◆ По степени реализации:
  - реализуемые;
  - нереализуемые



Пирамида человеческих потребностей (А. Маслоу)

### ПРИЗНАКИ МОТИВАЦИИ

- ◆ Большое подобие на доминанту (стойкость, инертность)
- ◆ Активация моторной системы
- ◆ Высокий тонус симпатического отдела ВНС
- ◆ Активация афферентных систем
- ◆ Возрастание поисковой активности
- ◆ Актуализация памяти
- ◆ Изменения ЭЭГ
- ◆ Возникновение эмоций

## 13.15. Эмоции

### КЛАССИФИКАЦИЯ ЭМОЦИЙ

- ◆ По характеру:
  - положительные;
  - отрицательные
- ◆ По силе выраженности:
  - аффект;
  - собственно эмоция;
  - настроение, чувства
- ◆ По значимости (по В.К. Вилюнасу):
  - ведущие (связаны с доминантной потребностью);
  - ситуативные (производные)
- ◆ По связи с объектом:
  - контактные;
  - дистантные

### ФУНКЦИИ ЭМОЦИЙ

- ◆ Оценочная
- ◆ Побуждающая
- ◆ Подкрепляющая
- ◆ Переключательная
- ◆ Коммуникативная



Классификация чувств как разновидности эмоций

## ОБЪЕКТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ ЭМОЦИЙ

- ◆ Вегетативные проявления эмоций:
  - изменение ЧСС, ЧД (повышается или снижается);
  - изменение кожногальванической реакции;
  - изменение перистальтики и диуреза;
  - изменение ЭКГ и ЭЭГ;
  - расширение (сужение) зрачков;
  - вазомоторные реакции;
  - изменение лейкоцитарной формулы
- ◆ Соматические компоненты:
  - уровень тонуса мышц и движений (заторможенность, оживление, тремор повышается, мимика и пантомимика повышается);
  - активация произвольных движений глаз (бегающие зрачки);
  - изменение в фонации и артикуляции речи (расширение диапазона частот и сдвиг в область более высоких частот)
- ◆ Психосенсорные и психомоторные компоненты:
  - ухудшение внимания;
  - удлинение времени ответной реакции на раздражители;
  - ухудшение процесса мышления

## ИНФОРМАЦИОННО-ПОТРЕБНОСТНАЯ ТЕОРИЯ П.В. СИМОНОВА

Эмоция отражается следующей формулой:

$$Э = П \cdot (Ис - Ин),$$

где Э – эмоция; П – актуальная потребность; Ис – информация о существующих условиях для осуществления потребности; Ин – информация о необходимых условиях для осуществления потребностей.

Если  $Ис \geq Ин$ , то эмоции положительные, если  $Ис < Ин$ , то эмоции отрицательные.



Сравнительная характеристика теорий эмоций Джемса – Ланге и Кеннона – Барда

## ЭМОЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА

- ◆ Правое полушарие:
  - преобладает в эмоциональных реакциях;
  - отрицательные эмоции (гнев и др.);
  - хорошее распознавание эмоций;
  - хорошее выражение эмоций в мимике;
  - первым откликается на действие алкоголя
- ◆ Левое полушарие:
  - преобладает в интеллектуальных реакциях;
  - положительные эмоции (беспечность);
  - плохое распознавание эмоций;
  - плохое выражение эмоций в мимике;
  - менее зависимо от алкоголя

## 13.16. Память

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ПАМЯТИ

- ◆ Отбор наиболее значимой сенсорной информации
- ◆ Обеспечение психических функций (процессов обучения)
- ◆ Эффективная адаптация к условиям существования

## ЭТАПЫ ОБРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ

- ◆ Сенсорная память (мс – с):
  - забывание: стирание, распад следа
- ◆ Первичная память (с – мин):
  - забывание: вытеснение вновь поступающей информации
- ◆ Вторичная память (недели – годы):
  - проактивное и ретроактивное ингибирование, т.е. забывание связано со взаимодействием потоков информации долговременной памяти
- ◆ Третичная память
- ◆ Забывания нет, хранится всю жизнь

## КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ ПАМЯТИ

- ◆ По способу формирования:
  - генотипическая;
  - фенотипическая
- ◆ По длительности хранения:
  - мгновенная;
  - кратковременная;
  - промежуточная;
  - долговременная
- ◆ По способу обработки информации:
  - вербальная (словесно-логическая);
  - невербальная (по анализаторам: зрительная, слуховая, моторная память)
- ◆ По степени осознанности:
  - осознаваемая;
  - неосознаваемая
- ◆ Особые виды памяти:
  - оперативная;
  - эмоциональная;
  - эйдетическая



Основные характеристики памяти



Продуктивность памяти

## МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ

- ◆ Кратковременная:
  - реверберация электрических импульсов;
  - кратковременное изменение синаптической передачи
- ◆ Долговременная:
  - кодирование информации в виде последовательности мономеров макромолекул (ДНК → РНК → белок);
  - стойкое изменение синаптической передачи за счет встраивания вновь синтезированных макромолекул в синапс (при этом площадь синаптических контактов увеличивается, количество ионных каналов возрастает)

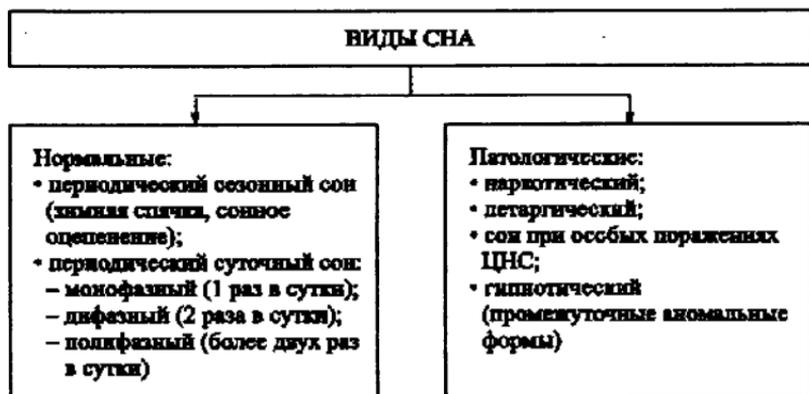
## ОСНОВНЫЕ РАССТРОЙСТВА ПАМЯТИ

- ♦ Антероградная амнезия
- ♦ Ретроградная амнезия
- ♦ Истерическая амнезия

### 13.17. Сон

#### ПРОЯВЛЕНИЕ НАРУШЕНИЯ ЗАКОНА СИЛОВЫХ ОТНОШЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ПЕРЕХОДА ОТ БОДРСТВОВАНИЯ КО СНУ

- ♦ Уравнительная фаза
- ♦ Парадоксальная фаза
- ♦ Ультрапарадоксальная фаза
- ♦ Тормозная фаза



Виды сна

#### ФАЗЫ ЦИКЛА СНА

- ♦ Стадия А (переход от бодрствования ко сну)
- ♦ Стадия В (засыпание)
- ♦ Стадия С (поверхностный сон)
- ♦ Стадия Д (умеренно глубокий сон)
- ♦ Стадия Е (глубокий сон)
- ♦ Стадия БДГ (фаза быстрого движения глаз) – парадоксальный сон

### Сравнительная характеристика фаз медленного и быстрого сна

Показатель	Медленный сон	Быстрый сон
ЭЭГ	$\delta$ -ритм	Десинхронизация
Глаза	Медленные движения	Быстрые движения
Мышцы	Тонус снижен	Тонус резко снижен
Внутренние органы	10–30 % снижены ЧСС, АД, ЧД	Вегетативная буря (пре- рывистое дыхание, серд- цебиение)
Сновидения	Мало, плохо запоминаю- щиеся	Яркие, длительные, запо- минающиеся
ВНС	Преобладает парасимпа- тическая ВНС	Преобладает симпатиче- ская ВНС
Филогенетически	Возникает раньше	Возникает позже

### ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ СНА

- ◆ Новорожденный: 16 ч/сут (50 % БДГ)
- ◆ 2–3 года: 12 ч/сут (25 % БДГ)
- ◆ 10 лет: 10 ч/сут (18,5 % БДГ)
- ◆ Подростки: 8,5 ч/сут (20 % БДГ)
- ◆ Взрослые (19–45 лет): 7–7,5 ч/сут (20,5 % БДГ)
- ◆ 50 лет и старше: 6 ч/сут и меньше (21,5 % БДГ)

### ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ СНА

- ◆ Люди-жаворонки (пробуждение около 6 ч)
- ◆ Люди-совы (пробуждение около 9 ч)
- ◆ Промежуточный тип

### Различие условных рефлексов, возникающих на базе I и II сигнальной системы

I сигнальная система	II сигнальная система
Условный рефлекс подкрепляется безу- словным	Условный рефлекс подкрепля- ется любым рефлексом
Условный рефлекс имеет конкретный ха- рактер	Условный рефлекс имеет аб- страктный характер
Условный рефлекс имеет физиологиче- скую направленность	Социальный характер
Медленно вырабатывается, но долго со- храняется	Быстро возникает и быстро отменяется
Менее утомляем	Более утомляем

### 13.18. Уровни бодрствования (шкала)

- ◆ Глубокий сон
- ◆ Дремота
- ◆ Спокойное бодрствование
- ◆ Настороженность
- ◆ Эмоции
- ◆ Аффект

### 13.19. Центры II сигнальной системы

Название	Расположение	Функция
Слуховой (сенсорный) центр речи – зона Вернике	В задней трети верхней височной извилины	Обеспечивает понимание речи и интеллект
Двигательный (моторный) центр речи – зона Брока	В основании нижней лобной извилины	Обеспечивает формирование из слов фраз и предложений
Зрительный центр	Ангулярная извилина затылочной доли	Обеспечивает распознавание и понимание текста
Центры артикуляции	Участки прецентральной извилины, обеспечивающие иннервацию голосового аппарата	Обеспечивают воспроизведение сформированных фраз и предложений

### 13.20. Характеристика мышления

Параметр	Характеристика
Мыслительные операции	Анализ, синтез, сравнение, абстрагирование, обобщение, конкретизация
Формы мышления	Понятие, суждение, умозаключение, аналогия
Виды мышления	Наглядно-действенное, образное, отвлеченное
Способы мышления	Индукция, дедукция

## 13.21. Виды асимметрии

- ♦ Анатомическая
- ♦ Моторная (движение)
- ♦ Сенсорная (различная чувствительность правой и левой сторон тела)
- ♦ Психическая

## 13.22. Высшая нервная деятельность

Особенности высшей нервной деятельности у мужчин и женщин

Характеристика	Женщина	Мужчина
Устойчивость внимания	Более высокая	Менее высокая
Оценка эмоционального состояния	Лучше	Хуже
Наблюдательность	Менее высокая	Более высокая
Ориентировка на местности	Хуже	Лучше
Вербальные способности	Более развиты	Менее развиты
Память на словесную информацию	Более высокая	Менее высокая
Память на числовую и музыкальную информацию	Менее высокая	Более высокая
Образная память	Более высокая	Менее высокая
Абстрактное мышление	Менее развито	Более развито
Образное мышление	Более развито	Менее развито
Скорость выполнения задания	Более высокая	Менее высокая
Точность выполнения задания	Менее высокая	Более высокая

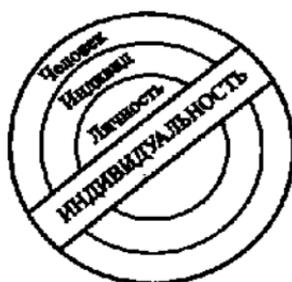
### Латерализация функций коры больших полушарий

Правое полушарие, I сигнальная система	Левое полушарие, II сигнальная система
Конкретное мышление (наглядно-образное)	Абстрактное мышление (словесно-логическое)
Обрабатываются в основном невербальные (бессловесные) сигналы	Вербальные сигналы
Обеспечивает целостное одновременное восприятие	Аналитическое, последовательное восприятие (штрих за штрихом)
Зрительно-пространственный анализ (удаление, приближение)	Речь, чтение, письмо, счет
Более древнее и отвечает в основном за эмоциональные функции	Более молодое и отвечает за интеллектуальные функции
Лидирует в бессознательных процессах	Лидирует в сознательных процессах

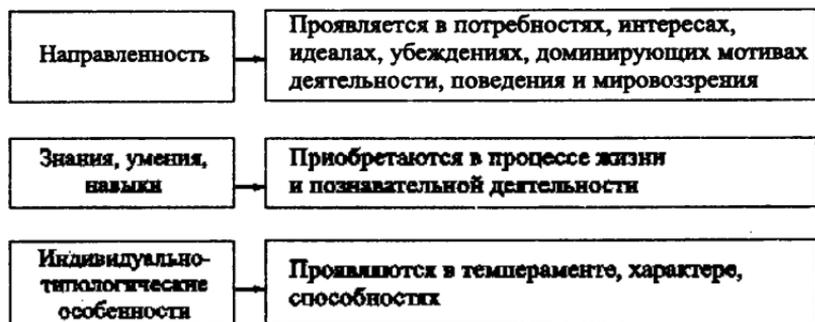
### 13.23. Структура личности



Структура личности по З. Фрейду



Соотношение объемов понятий «человек», «личность», «индивид», «индивидуальность»



Структура личности по С.Л. Рубинштейну

Физиология. Основы и функциональные системы: курс лекций / под ред. К.В. Судакова. М., 2000.

Функциональная и клиническая физиология / под ред. А.Г. Камкина и А.А. Каменского. М., 2004.

Чеснокова, С.А. Атлас по нормальной физиологии / С.А. Чеснокова, С.А. Шастун, Н.А. Агаджанян; под ред. Н.А. Агаджаняна. М., 2007.

*Costanzo, L.S. Physiology / L.S. Costanzo. Philadelphia, 1995.*

*Despopoulos, A. Color Atlas of Physiology / A. Despopoulos [et al.]. Thieme Verlagsgruppe, Boston, 2003.*

*Essentials of Physiology / Edited by N. Sperelakis, R.O. Banks. Boston, 1996.*

*Guyton, A.C. Human physiology and mechanisms of disease / A.C. Guyton. Fifth edition. Philadelphia, 1992.*

*Hall, J.E. Physiology / J.E. Hall, T.A. Adair. Philadelphia, 1998.*

*Traczyk, W.Z. Fizjologia czlowieka w zarysie / W.Z. Traczyk. Warszawa, 2007.*

*Vander, A.J. Human physiology / A.J. Vander, J.H. Sherman, D.S. Luciano. New York, 1994.*

## ОГЛАВЛЕНИЕ

---

Предисловие .....	3
Список сокращений .....	5
<b>■ ГЛАВА 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ФИЗИОЛОГИИ .....</b>	<b>6</b>
1.1. Глоссарий .....	6
1.2. Основные разделы физиологии и ее прикладной части .....	11
1.3. Рефлекторная дуга и рефлекторное кольцо .....	12
1.4. Распределение воды в компартментах организма .....	12
1.5. Классификация адаптивных механизмов .....	12
1.6. Классификация биоритмов человека .....	13
1.7. Оценка уровня функционального состояния (УФС) .....	13
1.8. Формула Брока (для определения должной, т.е. соответствующей росту, массы тела) .....	13
1.9. Индекс Гарвардского степ-теста (ИГСТ), оценка его результатов	14
1.10. Схема функциональной системы по П.К. Анохину .....	14
<b>■ ГЛАВА 2. ФИЗИОЛОГИЯ КРОВИ .....</b>	<b>15</b>
2.1. Глоссарий .....	15
2.2. Внутренние среды организма .....	20
2.3. Функции, объемы и депо крови .....	21
2.4. Состав плазмы .....	21
2.5. Белки плазмы .....	22
2.6. Состав основных физиологических растворов .....	23
2.7. Виды гемолиза .....	23
2.8. Время жизни основных клеток крови .....	23
2.9. Кривая Прайс – Джонса .....	24
2.10. Основные метаболические процессы в эритроцитах .....	24
2.11. Гемоглобины .....	24
2.12. Регуляция эритропоэза .....	25
2.13. Показатели системы крови взрослого человека (по данным Г.П. Матвейкова, 1986; А.И. Воробьева, 2005) .....	25
2.14. Механизм активации эритропоэза .....	27
2.15. Реологические свойства крови .....	27
2.16. Механизм внутриэритроцитарного переноса кислорода .....	27

2.17. Изменения дискоидной формы эритроцитов при их деформации	28
2.18. Классификация кровезамещающих растворов	28
2.19. Вклад деформируемости эритроцитов в процессы транспорта кислорода	28
2.20. Основные требования к кровезаменителям	29
2.21. Расчет основных показателей крови	29
2.22. Транскапиллярный обмен жидкости (по Старлингу)	30
2.23. Мультифакторные механизмы клеточной адгезии в сосуде	31
2.24. Образование активных форм кислорода и азота в лейкоцитах	31
2.25. Действие эндогенных свободных радикалов при фагоцитозе	31
2.26. Лимфоциты	32
2.27. Молекулы клеточной адгезии	32
2.28. Классификация иммуноглобулинов человека	33
2.29. Значение цитокинов в поддержании гомеостаза	34
2.30. Механизмы клеточного и гуморального специфического иммунитета	36
2.31. Иммунный первичный и вторичный ответы, реализуемые через продукцию иммуноглобулинов	37
2.32. Гемостаз	37
2.32. Сосудистая стенка	38
2.33. Участие производных арахидоновой кислоты (эйкозаноидов) в реализации функций крови	38
2.34. Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз	39
2.35. Тромбоциты	39
2.36. Упрощенная схема коагуляционного гемостаза	40
2.37. Плазменные факторы свертывания	41
2.38. Формирование фибринового сгустка	42
2.39. Механизмы фибринолиза	42
2.40. Основные физиологические антикоагулянты	42
2.41. Фазы коагуляционного гемостаза	44
2.42. Характеристика групповых свойств крови	44
2.43. Допустимые варианты переливания крови в экстремальных условиях	44
2.44. Определение групп крови с помощью стандартных сывороток	45
2.45. Буферные компоненты крови	45
2.46. Схема функциональной системы, определяющей оптимальное для метаболизма тканей содержание водородных ионов в организме	46
2.47. Схема функциональной системы, определяющей оптимальное для метаболизма количество форменных элементов крови	47
<b>■ ГЛАВА 3. ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ</b>	<b>47</b>
3.1. Глоссарий	47
3.2. Функции клеточной мембраны	54
3.3. Классификация типов транспорта	54
3.4. Основные свойства возбудимых тканей	54
3.5. Классификация ионных каналов	55
3.6. Измерение мембранного потенциала	55

3.7. Внутри- и внеклеточные концентрации ионов для мышечной клетки теплокровного животного (ммоль/л) .....	55
3.8. Расчет величины мембранного потенциала .....	56
3.9. Сравнительная характеристика локального потенциала и потенциала действия .....	57
3.10. Зависимость между силой раздражителя и временем его действия .....	57
3.11. Формула М. Вейса .....	58
3.12. Мышечная ткань, мышечное сокращение .....	58
3.13. Классификация синапсов .....	67
3.14. Классификация рецепторов празмагической мембраны .....	67
3.15. Структурно-функциональная организация химического синапса .....	68
3.16. Свойства электрических синапсов .....	68
3.17. Характеристика химического синапса .....	68
3.18. Свойства медиаторов .....	68
3.19. Постсинаптические потенциалы .....	69
3.20. Метаболизм ацетилхолина .....	69
3.21. Основные пути изменения процессов нервно-мышечной передачи .....	70
3.22. Классификация основных первичных мессенджеров (нейротрансмиттеров) .....	70
3.23. Организация химического синапса, функционирующего с участием NO .....	71
3.24. Мессенджеры .....	71
3.25. Активация рецептора, функционирующего как ионный канал .....	73
3.26. Усиливающий каскадный характер действия факторов регуляции .....	73
3.27. Характеристика процессов проведения возбуждения по нервным волокнам .....	73
3.28. Распространение потенциала действия .....	74
3.29. Оценка скорости проведения возбуждения по нервному волокну .....	75
3.30. Классификация нервных волокон .....	75
<b>■ ГЛАВА 4. ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА .....</b>	<b>76</b>
4.1. Глоссарий .....	76
4.2. Физиологические свойства и особенности сердечной мышцы .....	86
4.3. Потенциал действия типичного кардиомиоцита .....	86
4.4. Соотношение процессов возбуждения и возбудимости .....	87
4.5. Архитектоника проводящей (автоматической) системы сердца .....	88
4.6. Градиент автоматии .....	88
4.7. Особенности атриовентрикулярного узла .....	88
4.8. Выявление степени автоматии различных отделов сердца .....	89
4.9. Потенциал действия атипичного кардиомиоцита .....	89
4.10. Механизмы изменения автоматии .....	90
4.11. Форма потенциалов действия кардиомиоцитов различных отделов сердца .....	91
4.12. Функциональная организация вставочного диска .....	91

4.13. Скорость проведения возбуждения в различных участках проводящей системы сердца .....	92
4.14. Механизм участия $Ca^{2+}$ в сокращении миокарда .....	92
4.15. Распространение волны возбуждения по различным отделам сердца .....	93
4.16. Понятие об электрокардиограмме .....	93
4.17. Значение длительности диастолы для миокарда .....	102
4.18. Формулы для расчета насосной функции сердца .....	104
4.19. Методы определения минутного объема кровообращения .....	105
4.20. Инструментальные методы исследования деятельности сердца	106
4.21. Определение работы сердца .....	107
4.22. Регуляция деятельности сердца .....	108
4.23. Максимальное напряжение кардиомиоцита в зависимости от исходной длины саркомера .....	109
4.24. Степень напряжения кардиомиоцита при различной частоте стимуляции .....	109
4.25. Иннервация миокарда, регуляция деятельности сердца .....	110
4.26. Концентрация NO в различных участках миокарда левого желудочка при стимуляции ионов $Ca^{2+}$ ионофором A23187 .....	112
4.27. Динамика образования NO в эндокарде верхушки левого желудочка кролика .....	113
4.28. Гуморальная регуляция деятельности сердца .....	113
4.29. Возрастные особенности деятельности сердца .....	114
<b>■ ГЛАВА 5. ФИЗИОЛОГИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ .....</b>	<b>114</b>
5.1. Глоссарий .....	114
5.2. Характеристика отделов сосудистой системы .....	122
5.3. Основные законы гидродинамики .....	125
5.4. Линейная, объемная скорость кровотока и площадь поперечного сечения в различных отделах сердечно-сосудистой системы .....	127
5.5. Механизм аортальной компрессионной камеры .....	128
5.6. Механизм функционирования «мышечного насоса» .....	128
5.7. Сфигмограмма .....	129
5.8. Характеристика пульса .....	129
5.9. Физиологическая характеристика вен .....	130
5.10. Типы течения жидкости .....	131
5.11. Виды сосудистого тонуса и их компоненты .....	131
5.12. Функциональная характеристика и особенности работы барорецепторов сосудистого русла .....	136
5.13. Характеристика некоторых вазоактивных аутокоидов .....	136
5.14. Функциональная характеристика эндотелия .....	137
5.15. Участие эндотелия в вазодилатации сосуда .....	139
5.16. Определение эндотелий-зависимой и эндотелий-независимой вазодилатации .....	139
5.17. Ренин-ангиотензин-альдостероновая система .....	140
5.18. Калликреин-кининовая система .....	141
5.19. Кровяное давление .....	142

5.20. Характеристика микроциркуляции .....	151
5.21. Кровообращение в отдельных органах .....	152

## ■ ГЛАВА 6. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ .....

156

6.1. Глоссарий .....	156
6.2. Методы исследования .....	160
6.3. Рефлекторная дуга .....	161
6.4. Торможение ЦНС .....	162
6.5. Свойства нервных центров .....	165
6.6. Принципы координационной деятельности .....	167
6.7. Свойства доминанты .....	168
6.8. Спинномозговая жидкость .....	168
6.9. Классификация нейронов спинного мозга .....	169
6.10. Характеристика серого вещества по принципу Рекседа .....	170
6.11. Классификация рефлексов .....	171
6.12. Классификация восходящих и нисходящих путей спинного мозга .....	171
6.13. Классификация основных рефлексов спинного мозга .....	172
6.14. Регуляция мышечного тонуса на спинальном уровне .....	173
6.15. Основные ядра продолговатого мозга и моста .....	173
6.16. Классификация основных видов рефлексов продолговатого мозга и моста .....	174
6.17. Основные ядра среднего мозга .....	174
6.18. Виды рефлексов среднего мозга .....	175
6.19. Классификация рефлексов ствола мозга .....	175
6.20. Функциональные связи ядер мозжечка .....	176
6.21. Функции мозжечка .....	176
6.22. Ретикулярная формация .....	178
6.23. Структурно-функциональная организация ядер таламического мозга .....	179
6.24. Основные функции гипоталамуса .....	180
6.25. Основные функции базальных ганглиев .....	180
6.26. Основные функции лимбической системы .....	181
6.27. Модулирующие системы мозга .....	182
6.28. Классификация функциональных зон коры .....	182
6.29. Характеристика вегетативной нервной системы .....	183
6.30. Вегетативный индекс Кердо .....	188
6.31. Индекс напряжения по формуле Р.М. Баевского .....	188

## ■ ГЛАВА 7. ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ .....

189

7.1. Глоссарий .....	189
7.2. Схема дыхания, оценка дыхательной функции легких .....	194
7.3. Мышцы, обеспечивающие вентиляцию легкого .....	196
7.4. Виды респираторного сопротивления .....	196
7.5. Изменение транспульмонального и трансреспираторного давления во время дыхания .....	196

7.6. Вентиляционно-перфузионные отношения (ВПО) в различных участках легкого .....	197
7.7. Паттерны дыхания .....	198
7.8. Неравномерность региональной легочной вентиляции .....	198
7.9. Характеристика анатомического и физиологического мертвого пространства .....	199
7.10. Регуляция просвета бронхов .....	199
7.11. Значение сурфактанта .....	199
7.12. Зависимость объема от давления для изолированного легкого .....	200
7.13. Физиологический каскад $pO_2$ в организме .....	200
7.14. Газовый состав .....	200
7.15. Изменение параметров дыхания при вентиляции и в зависимости от возраста .....	201
7.16. Показатели легочной вентиляции .....	202
7.17. Расчет основных показателей дыхания .....	203
7.18. Распределение $CO_2$ , поступающего в кровь (гематокрит 45 %) из тканей (2 ммоль/л) .....	205
7.19. Газообмен по ходу легочного капилляра .....	205
7.20. Значение гемоглобина в кислородтранспортной функции крови .....	209
7.21. Характер внешнего дыхания при пересечении на различных уровнях ствола мозга .....	216
7.22. Основные механорецепторы легкого .....	216
7.23. Основные хеморецепторы .....	216
7.24. Структурно-функциональная организация дыхательного центра .....	217
7.25. Регуляция внешнего дыхания .....	217
7.26. Недыхательные функции легких .....	217
7.27. Нейроэндокринная система легких .....	218
7.28. Схема функциональной системы дыхания .....	220
7.29. Функциональная система транспорта кислорода .....	221
7.30. Основные уровни организации системы антиоксидантной защиты в организме .....	222
<b>■ ГЛАВА 8. ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ .....</b>	<b>222</b>
8.1. Глоссарий .....	222
8.2. Функции пищеварительной системы .....	229
8.3. Классификация типов пищеварения .....	229
8.4. Гидролитические ферменты ЖКТ .....	230
8.5. Этапы пищеварения .....	230
8.6. Нейроэндокринная энтеринавая система желудочно-кишечного тракта .....	230
8.7. Моторная функция ЖКТ .....	232
8.8. Механизмы регуляции пищеварительной системы .....	233
8.9. Методы исследования ЖКТ .....	233
8.10. Функции ротовой полости .....	234
8.11. Слюнные железы .....	234

8.12. Глотание .....	235
8.13. Участие желудка в пищеварении .....	237
8.14. Участие поджелудочной железы в пищеварении .....	240
8.15. Участие печени и желчного пузыря в пищеварении .....	242
8.16. Участие кишечника в пищеварении .....	245
8.17. Пищевой центр .....	249
8.18. Моноамины и пептиды, регулирующие аппетит .....	249
8.19. Основные эффекты лептина .....	249
8.20. Основные эффекты грелина .....	250
8.21. Влияние грелина и лептина на пищевой центр .....	250

## ■ ГЛАВА 9. ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ (ПИТАНИЕ, ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ) .....

9.1. Глоссарий .....	251
9.2. Виды работ организма .....	259
9.3. Расчет основных показателей .....	259
9.4. Образование энергии основными компонентами пищи (ккал/г) .....	260
9.5. Методы оценки энергообмена .....	261
9.6. Уравнения окисления белков, углеводов и липидов .....	261
9.7. Дыхательный коэффициент .....	261
9.8. Факторы, влияющие на основной обмен .....	263
9.9. Косвенные методы .....	263
9.10. Должный основной обмен (В.А. Макаров, 2001) .....	264
9.11. Рабочий обмен .....	265
9.12. Энергозатраты .....	265
9.13. Физиология питания .....	267
9.14. Формулы для определения оптимальной массы тела .....	267
9.15. Распределение энергетической ценности суточных рационов .....	268
9.16. Состав пищи .....	268
9.17. Физиология терморегуляции .....	279

## ■ ГЛАВА 10. ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛЕНИЯ .....

10.1. Глоссарий .....	287
10.2. Органы выделения .....	290
10.3. Функции почек .....	290
10.4. Общие свойства мочи .....	291
10.5. Содержание неорганических и органических веществ в моче (в расчете на суточное количество мочи) .....	291
10.6. Особенности кровоснабжения почек .....	292
10.7. Нефрон .....	292
10.8. Процесс фильтрации .....	293
10.9. Фильтрация и реабсорбция веществ в почках .....	295
10.10. Основные характеристики мочеобразования .....	295
10.11. Реабсорбция воды .....	295
10.12. Расчет основных показателей .....	296
10.13. Механизм канальцевой реабсорбции натрия .....	296
10.14. Транспорт глюкозы .....	297

10.15. Аквапорин .....	297
10.6. Поворотно-противоточная система почек .....	298
10.17. Секреция в проксимальном отделе канальцев .....	299
10.18. Регуляция процессов реабсорбции и секреции в почечных канальцах .....	299
10.19. Нервная регуляция мочеиспускания .....	300

## ■ ГЛАВА 11. ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ .....

302

11.1. Глоссарий .....	302
11.2. Физиологически активные вещества .....	310
11.3. Нервная и гормональная регуляция .....	311
11.4. Эндокринные железы, ткани и клетки .....	313
11.5. Классификация гормонов по химическому строению .....	313
11.6. Механизмы действия гормонов .....	314
11.7. Вторичные посредники .....	317
11.8. Типы действия гормонов .....	317
11.9. Характеристика гормональных эффектов .....	318
11.10. Методы исследования гормональной системы .....	318
11.11. Распределение гормона в крови .....	319
11.12. Гипоталамус, гипофиз .....	319
11.13. Щитовидная железа .....	328
11.14. Надпочечники .....	330
11.15. Поджелудочная железа .....	334
11.16. Обмен кальция .....	339
11.17. Характеристика тимуса как эндокринного органа .....	339
11.18. Эпифиз .....	340
11.19. Простагландины .....	342
11.20. Пептиды-регуляторы .....	343
11.21. Половые гормоны .....	344
11.22. Характеристика стресса .....	350

## ■ ГЛАВА 12. ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ .....

353

12.1. Глоссарий .....	353
12.2. Анализаторы .....	358
12.3. Сенсорные системы .....	360
12.4. Расчет основных показателей .....	361
12.5. Характеристика рецепторов .....	361
12.6. Характеристика проводникового и коркового отделов анализатора .....	365
12.7. Болевые ощущения .....	366
12.8. Световые ощущения .....	368
12.9. Слуховые ощущения .....	375
12.10. Обоняние .....	378
12.11. Вкусовые ощущения .....	381
12.12. Характеристика механорецепторов .....	383
12.13. Кожный анализатор .....	384

<b>■ ГЛАВА 13. ФИЗИОЛОГИЯ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА</b> .....	385
13.1. Глоссарий .....	385
13.2. Основные положения работы В.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга» .....	391
13.3. Принципы рефлекторной теории по И.П. Павлову .....	391
13.4. Безусловные рефлексы .....	391
13.5. Условные рефлексы .....	392
13.6. Основные принципы конвергентной теории .....	396
13.7. Основные формы обучения .....	396
13.8. Отличительные особенности условного торможения .....	396
13.9. Виды торможения условных рефлексов .....	397
13.10. Электроэнцефалограмма .....	397
13.11. Иррадиация дифференцировочного торможения в кожном анализаторе .....	398
13.12. Функциональная система поведенческого акта .....	399
13.13. Неврозы .....	400
13.14. Характеристика внимания и потребностей .....	400
13.15. Эмоции .....	402
13.16. Память .....	404
13.17. Сон .....	407
13.18. Уровни бодрствования (шкала) .....	409
13.19. Центры II сигнальной системы .....	409
13.20. Характеристика мышления .....	409
13.21. Виды асимметрии .....	410
13.22. Высшая нервная деятельность .....	410
13.23. Структура личности .....	411
<b>Предметный указатель</b> .....	412
<b>Литература</b> .....	421