

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**Э.С. Махмудов, Г.Г. Ким, М. Алламуратов,
Э. Зарипов**

ВОЗРАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И ОСНОВЫ ГИГИЕНЫ

*Рекомендовано Министерством Высшего и Среднего Специального
образования Республики Узбекистан в качестве учебника для высших
учебных заведениях небиологического профиля*

Издательство Литературного Фонда Союза Писателей Республики Узбекистан
Ташкент – 2006

Э.С. Махмудов, Г.Г. Ким, М. Алламуратов, Э. Зарипов. Возрастная физиология и основы гигиены. - Учебник. Издательство Литературного Фонда Союза Писателей Республики Узбекистан, –Т.: 2006. 248 стр.

Рецензенты:

О. Махмудов

профессор, доктор медицинских наук, заслуженный деятель науки

Н.И. Хурбаев,

кандидат педагогических наук, доцент

Ответственный редактор:

Р.Н. Ахмеров,

доктор биологических наук, профессор

©Издательство Литературного Фонда Союза Писателей Республики Узбекистан, 2006.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
Глава I. Возрастная периодизация человека ...	6
Глава II. Система крови	15
Глава III. Сердечно-сосудистая система.....	31
Глава IV. Система дыхания	47
Глава V. Пищеварительная система	57
Глава VI. Система обмена вещества и энергии.....	77
Глава VII. Физиология жидкостей тела и выделительной системы	90
Глава VIII. Гормональная система и репродуктивные функции.....	105
Глава IX. Физиология нервов и мышц	135
Глава X. Вегетативная нервная система.....	146
Глава XI. Физиология нервной системы.....	157
Глава XII. Физиология сенсорных систем.....	207
Глава XIII. Гигиена и физическая культура.....	237
Ключевые слова	246

ПРЕДИСЛОВИЕ

Среди многих биологических наук важное место занимает физиологическая наука, вобравшая в себя современные достижения в области биохимии, биофизики, морфологии, электронной микроскопии. Опираясь на эти знания, физиология свою задачу видит в широком обобщении современных достижений науки, выявлении закономерностей функционирования физиологических систем целостного организма, его систем, структурных и субклеточных образований. Такой подход к физиологической науке дает возможность полностью раскрыть биологические закономерности развития жизнедеятельности человека и управлять жизненными процессами такими, как наследственность, обмен веществ, регуляция репродуктивного - и ростовых процессов. Весьма важное место занимает возрастная физиология, составляющая основу внутриутробного и постнатального развития организма, а также изучающая механизмы и факторы, оказывающие воздействие на организм в разные периоды жизни человека. Весьма важными представляются сведения о причинах увеличения средней продолжительности жизни людей, а также акселерации как процесса ускорения созревания и развития детей и подростков, увеличения размеров тела взрослых людей в сочетании с более поздним угасанием половых функций. Особое значение представляют сведения о снижении функциональной полноценности, адаптационных возможностях стареющего организма и методах продления полноценной жизни на ее завершающем этапе. Предмет общей и возрастной физиологии тесно связан с вопросами гигиены, которая направлена на укрепление и сохранение здоровья в основном подрастающего поколения.

Предмет — гигиена тесно связан с такими предметами, как педагогика, психология, физическая культура и спорт.

Гигиенические подходы к физическому воспитанию подростков, их рациональному питанию дают возможность правильно построить режимы тренировок и сочетание ум-

ственного и физического труда для всестороннего полноценного развития организма.

Исходя из этих позиций, в учебнике пособия представлены многие разделы современной физиологии с ее возрастными и гигиеническими основами. Такой план написания настоящего учебника обосновывался тем, что во многих высших учебных заведениях небиологического профиля введена подготовка специалистов узкого профиля с педагогическим образованием, как, например, «инженер-педагог». Студенты этих факультетов должны, параллельно с освоением основных профильных дисциплин, дополнительно обладать знаниями по общей, возрастной физиологии и основам гигиены. На наш взгляд, такое сочетание в одном пособии названных выше предметов дает возможность более полно освоить информацию, необходимую педагогу в его будущей повседневной работе.

С учетом сказанного, в настоящем учебнике обобщенный представлен материал по «Физиология человека и животных» под редакцией профессора А.Д. Наздрачева, а также книги А.А. Маркосяна «Основы морфологии и физиологии организма детей и подростков», «Руководство по Возрастной физиологии» (ответственный редактор В.Н. Никитин) и целого ряда других учебников и учебных пособий.

Авторы считают, что особенности написания учебника будут служить хорошим в использовании его для подготовки специалистов и в педагогических университетах. На наш взгляд, настоящий учебник окажет существенную помощь в освоении физиологических знаний студентами заочного курса обучения, у которых существенно сокращены часы на изучение этого предмета.

В силу многих причин, учебник не лишено отдельных недостатков, поэтому авторы выражают признательность за все критические замечания и дружеские советы, которые будут полезными для осуществления дальнейшей работы при подготовке учебной литературы.

ГЛАВА I

ВОЗРАСТНАЯ ПЕРИОДИЗАЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

Возрастная физиология — будучи относительно большим самостоятельным разделом физиологии, изучает процессы, протекающие в организме на протяжении всей жизни, начиная от оплодотворенной яйцеклетки и кончая старостью и смертью.

Возрастная физиология связана с геронтологией и базируется на классических исследованиях большого количества физиологов. Научная периодизация онтогенеза складывается из разных периодов жизни. В разные отрезки жизненного цикла человека складываются различные взаимодействия между функциональными системами его организма, как единым целым с окружающей средой.

Возрастная физиология изучает закономерности роста, выясняет деятельность разных физиологических систем, начиная с целостного организма и до его субклеточных структур. В понимании закономерностей возрастного развития организма возрастная физиология использует результаты, полученные в опытах на животных, и переносит их с определенной поправкой на человека. Исследователи считают, что в разные жизненные периоды у человека складываются не одинаковые взаимоотношения между функциональным состоянием его организма с окружающей его средой. До настоящего времени в литературе по возрастной физиологии используется классификация периода роста и развития, принятая в 1965г. В основу ее были положены комплексы морфологических и функциональных признаков: размеры тела, органов, окостенение скелета, развитие желез внутренней секреции, степень полового созревания. Соответственно были выделены нижеследующие периоды:

1. Новорожденности — 1-10 дней.
2. Грудной возраст — 10 дней-1 год.
3. Раннее детство — 1-3 года.
4. Первое детство — 4-7 лет.
5. Второе детство — 8-12 лет — мальчики, 8-11 лет — де-

вочки.

6. Подростковый возраст — 13-16 лет — мальчики, 12-15 — девочки.

7. Юношеский возраст — 17-21 год — юноши, 16-20 лет — девушки.

8. Зрелый возраст:

1 период — 22-35 лет — мужчины, 21-35 — женщины;

2 период — 36-60 лет — мужчины, 36-55 — женщины.

9. Пожилой возраст — 61-74 года — мужчины, 56-74 — женщины.

10. Старческий возраст — 75-90 лет мужчины и женщины.

11. Долгожители 90 лет и старше,

Кроме этой периодизации период до рождения ребенка называется *периодом внутриутробного развития*, объединяющим:

- зародышевый период, который длится одну неделю после оплодотворения яйцеклетки;

- эмбриональный период — длится 5 недель;

- эмбриофетальный период — продолжается еще 2 недели;

- плодный период, или период амниотрофной формы питания — продолжается 32 недели.

Зародыш, или эмбрион через 30 часов после оплодотворения женской яйцеклетки, состоит из двух бластомеров, число которых через 40 часов увеличивается до 4-х. Такое дробление бластомеров длится 7-8 суток в процессе продвижения их в полость матки. Оболочка бластомеров называется трофобластом. В глубине бластомеров образуется зародышевый узелок — гистобласт. Эта фаза развития называется бластоцистой, заканчивающейся процессом имплантации зародыша в стенку матки. В дальнейшем происходит процесс образования желточного мешка, амниотического пузыря и зародышевого щитка. Далее зародышевая часть прорастает в ткань матки, прикрепляется к ее тканевым элементам и образует плаценту. Питание зародыша все больше и больше осуществляется через плаценту. Условия существования плода в матке дают ему возможность всецело расходовать энергию на рост и развитие. Функция плаценты на ранних стадиях

характеризуется появлением готовых гормонов — эстрадиола и прогестерона, необходимых для превращения морулы в бластулу и для имплантации зародыша.

Эмбриогенез функциональных систем плода происходит гетерогенно. Прежде всего развиваются функциональные системы, необходимые для выживания плода и новорожденного. Так, например, одной из первых, уже на 3-м месяце беременности, развивается система кровообращения, имеющая наибольшее значение для жизнеобеспечения, затем постепенно развиваются другие органы и системы.

Факторы, определяющие рост и развитие, должны иметь характер физиологического стресса, в противном случае рост и развитие невозможны. В антенатальном периоде таким фактором является как бы предусматриваемая самой природой и создаваемая ею та величина площади на ограниченной плацентарной поверхности, при которой из материнской крови в фетальную поступают питательные вещества и кислород строго в обрез и даже с возможным небольшим дефицитом. Обнаружено, что, в ответ на периодически возникающий дефицит, плод реагирует увеличением интенсивности внутриутробных дыхательных движений и, в особенности, обобщенными двигательными реакциями. В связи с последним, увеличивается артериальное давление, скорость фетального кровообращения и количество крови, протекающей через капилляры плаценты в единицу времени. В результате увеличивается количество питательных веществ и кислорода, поступающих из материнской крови в фетальную. В экспериментальных исследованиях было установлено, что создание через беременный организм избытка или недостатка питательных веществ и кислорода для развивающегося эмбриона и плода позволяет либо интенсифицировать, либо снижать активность скелетной мускулатуры и тем самым наблюдать явление акселерации или ретардации роста. Установлено, что факторы, определяющие рост и развитие на протяжении онтогенеза, не являются однозначными.

Критические периоды — это переходы от одного возрастного периода к последующему. Они характеризуются высо-

кой чувствительностью к повреждающим факторам и выполняющей роль стимуляторов ростовых процессов.

Следующим является постнатальный период.

Период новорожденности. Переход от внутриутробной к внеутробной жизни — острый критический период, в котором изменяются условия жизнедеятельности плода, наступает гипоксия, повышается артериальное давление. Попадание в условия внешней среды, резко отличающиеся от внутриматочных по температуре, которая снижается сравнительно с термоиндифферентной зоной, стимулирует тоническую активность скелетной мускулатуры. Происходит избыточный анаболизм, приводящий к увеличению массы живой протоплазмы, т.е. происходит рост самих скелетных мышц и, соответственно, других органов. После рождения вскармливание осуществляется молозивным молоком, затем происходит период кормления зрелым молоком. Для периода новорожденности характерно явление запечатлевания. Период новорожденности также является критическим, переломным, в течение которого, возникают и закрепляются антигравитационные реакции происходит приобретение локомоторных актов в среде. Непосредственным продолжением периода новорожденности является грудной возраст.

Грудной возраст. Для грудного возраста характерна значительная интенсивность роста и развития организма, т.е. быстрое нарастание массы и размеров тела, отдельных органов, а также совершенствование всех функциональных систем организма. В силу этого, в организме грудного ребенка происходит активация анаболических процессов. Повышающаяся двигательная активность ребенка, переход к поддержанию позы стояния, предъявляет большие требования к пище, необходимой для покрытия энергетических потребностей. Развивается тонус верхних конечностей. Наблюдается первичное урежение естественного ритма дыхания. Впервые начинают проявляться признаки регуляции температуры тела. Химическая терморегуляция в раннем постнатальном возрасте осуществляется не только активностью скелетных мышц, но и бурым жиром. В условиях сниженной температу-

ры и при достаточно высоком мышечном тоне, гомеостаз характеризуется холинергическими чертами. Степень насыщения крови кислородом приближается к 100%, что сочетается с его высоким парциальным давлением. При этом для создания высокого эмоционального состояния ребенка, очень важно с раннего возраста обеспечить благоприятные гигиенические условия, адекватное вскармливание и специфический эмоциональный фон, подкрепляющий адренэргический гомеостаз, способствующий благоприятному развитию организма.

Раннее детство при этом формируется качественное новое состояние организма. Это состояние характеризуется реализацией детьми позы стояния, что имеет место в возрасте около года, далее следует следующий период, длящийся до 2,5-3-х лет. В этом периоде происходит освоение локомоторных актов в среде (ходьба и бег), хотя они остаются еще несовершенными. В возрасте до 3-х лет скелетные мышцы еще полностью не освобождены от осуществления функции терморегуляционного тонуса. После реализации позы стояния константа роста у детей снижается и сохраняется на этом уровне до 12-13-летнего возраста. К 3-м годам частота дыхания в состоянии покоя снижается до 24-26 раз в 1 минуту, с 45-50 раз в период новорожденности. Темп сердечных сокращений снижается до 90-100 ударов в 1 минуту, уменьшаются энергетические затраты.

Первое детство. Период дошкольного возраста длится от 3 до 7 лет. С 3-х лет появляется вопрос «что такое?», т.е. возрастает более активное отношение к предметам среды.

Увеличивается нагрузка на скелетную мускулатуру. Речевой запас детей резко возрастает. Уже в 3-х летнем возрасте дети начинают правильно употреблять наречия, местоимения, глагольные формы, воспринимая их от окружающих лиц. Становление детской речи имеет немаловажное значение в формировании произвольной деятельности ребенка. В этот период начинается обучение ребенка навыкам трудовой и общественной деятельности, которые преподаются ребенку в последующие возрастные периоды, и особенно, во взрос-

лом состоянии. Соответствующее обучение достигается в разнообразных формах игровой деятельности. Чисто физиологическое значение игровой деятельности заключается не только в развитии интеллекта, но и в увеличении динамического компонента. Нагрузки на скелетную мускулатуру, а в связи с этим и возникновение тех физиологических последствий, которые подчиняются энергетическим правилам скелетных мышц. После трех лет мальчики начинают предпочитать игры, в которых проявляется активность и сила, девочки игры, где преобладает уход за ребенком — игры в куклы и т.д.

Следующий возрастной период — период младшего школьного возраста, или отрочества. Семилетний возраст известен как период смены молочных зубов на постоянные, в связи с чем, происходит дальнейшее преобразование деятельности пищеварительной системы и еще большее приближение к питанию взрослой пищи. К 7 годам устанавливается настоящая ходьба и бег по типу взрослых, и продолжают снижаться энергетические затраты. Игровая деятельность в этом возрасте сменяется организованными спортивными играми, специальными уроками, занятиями физической культурой, пешеходными экскурсиями на природу. Возрастной период от 7 до 11 лет рассматривается как время понятийного познания ребенком окружающей среды. Следует отметить, что в индивидуальном развитии человека преобразование человеческих отправления в соответствующие переломные этапы не только определяется генетическим кодом, но, в особенности в более поздние возрастные периоды, и влиянием социально-организационных форм воздействия таких учреждений, как детский сад, школа.

Уже в 6-7-8 лет, будучи школьниками, дети начинают в большей степени контролировать, осмысливать и продумывать свои действия и поступки. Происходит развитие процессов торможения, концентрации и устойчивости нервных процессов в ЦНС ребенка. В 7-12 лет создается хорошая база для обучения и воспитания. Мышечная система продолжает укрепляться и совершенствоваться. Развиваются гармоничные движения, регулируется их точность и со-

размерность, вырабатываются разнообразные двигательные навыки и появляются новые, сложно координированные движения. К 10-11 годам уссовершенствуются мелкие трудовые движения, что находится в прямой связи с интенсивным развитием двигательных центров коры головного мозга. Следует отметить, что мышечная деятельность является мощным фактором общего развития и здоровья детей, способствующим адаптации к различным условиям среды. В этот возрастной период заканчивается процесс окостенения и повышения общей устойчивости позвоночного столба. Завершается формирование органов дыхания. К 12 годам объем легких возрастает в 10 раз сравнительно с новорожденным.

Жизненная ёмкость легких повышается у мальчиков до 2000 мл, у девочек до 1900 мл. Продолжает формироваться ударный объем сердца, доходящий до 40 мл, частота сердечных сокращений снижается до 80-85 уд. в мин. Кровяное давление повышается до 100 мм. рт. ст.

Старший школьный возраст — подростковый период, или период полового созревания. В этот период происходят бурные перестройки в деятельности всех физиологических систем организма. Меняется психика и поведение ребенка. Характерна эмоциональная подвижность, любознательность и стремление к новому. Значительное место в сознании подростка занимает музыка, литература, живопись, спорт и физическая культура. С физиологической точки зрения подростковый период характеризуется повышением интенсивности роста, обмена веществ, усиленным потреблением кислорода, резким нарастанием деятельности желез внутренней секреции и, наконец, половым созреванием. В этот период рост увеличивается на 6-7 см за год, нарастание массы тела отстает от максимального увеличения роста. Поэтому подростки имеют худой и вытянутый вид. Объем сердца увеличивается, приблизительно, на 25%. Кровяное давление несколько возрастает, частота сердечных сокращений к 14-15 годам снижается до 70 ударов в минуту. Значительно возрастает жизненная ёмкость легких, частота дыхания снижается до 14-16 раз

в минуту. Формируется тип дыхания: у мальчиков — брюшной, а у девочек — грудной. Происходит дальнейшее нарастание мышечной массы с 27,2% в 8 лет до 44,2% в 16 лет. Совершенствуется координация движений. Деятельность желез внутренней секреции значительно усиливается, особенно функции гипофиза, щитовидной железы — тироксин резко повышает обмен веществ и расход энергии в организме. Возбудимость нервной системы нарастает. Возникают бурные эмоциональные переживания — усиливается функция надпочечников, что ведет к усилению работоспособности. Но более существенно в этот возрастной период нарастает деятельность половых желез. Обильно поступающие в кровь гормоны половых желез, не только влияют на многочисленные процессы, протекающие в организме, но знаменуют собой начало полового созревания. Развиваются первичные и вторичные половые признаки. Подростковый возраст — это период пробуждения интереса к другому полу, период потребности в любви, сердечной тоски и томления. В данном возрасте особую важность приобретает половое воспитание и просвещение детей. В этот период резко повышается возбудимость нервных центров коры головного мозга, ослабляются процессы торможения. Характерны повышение интереса к культурному наследию человечества и тяга подростка к общественно-социальной деятельности. Отсюда вытекает, что подростковый этап развития — это важнейший период подготовки человека к реализации им в дальнейшем видовой миссии и к полноценному осуществлению гражданской линии.

Период половой зрелости начинается с 20-22-х лет. В этом периоде потенциальная лабильность различных систем органов возрастает еще более, в связи с чем энергетические и рабочие возможности организма достигают максимальных значений.

Инволюционный период, или старческий возраст, наступает после затухания возобновления протоплазмы. У женщин этот период наступает к концу завершения детородного периода и наступлению климакса. У мужчин он начинается в 54 года и завершается в 70 лет. Все эти цифры нужно считать условными. Было замечено, что возраст зависит от прогрес-

сивных изменений в тканях. Некоторые остаются молодыми в течение многих лет, другие изменяются очень рано. Старение, как известно, характеризуется синхронным изменением физиологического состояния различных физиологических систем. Отсюда важность определения биологического возраста не только для организма в целом, но и для отдельных его систем.

И, тем не менее, деление регрессивного периода развития на пожилой, старческий и долгожительский следует считать условным, так как физиология еще не располагает достаточными установками для характеристик качественных различий в эти возрастные периоды жизни человека.

Контрольные вопросы:

1. На какие периоды подразделяется жизненный цикл человека?
2. Особенности внутриутробного развития.
3. Чем характеризуется постнатальный период развития человека?
4. Признаки, характеризующие половое созревание.
5. Какие изменения происходят в организме человека во время старения?

ГЛАВА II СИСТЕМА КРОВИ

Кровь совместно с лимфой, тканевой жидкостью (интерстициальной и внеклеточной), а также спинномозговой, суставной и другими жидкостями, принимающими участие в обменных реакциях, составляют внутреннюю среду организма. Доминирующей среди этих жидкостей является кровь. Главным местом образования её клеток у высших позвоночных служит костный мозг. Здесь находится основная масса кроветворных элементов. В регуляции деятельности крови важную роль играют гуморальные факторы — эритропоэтины, лимфопоэтины, тромбопоэтины. Определяющую роль в её образовании и функции играют медиаторы (ацетилхолин, адреналин), а также нервная система. Кровь состоит из жидкой части — плазмы — и взвешенных в ней клеточных (форменных) элементов.

Основными функциями крови являются дыхательная, осуществляющая перенос кислорода из органов дыхания к тканям и углекислого газа в обратном направлении. Транспорт кислорода обеспечивается гемоглобином, который легко вступает с ним в соединение. У человека при парциальном давлении в лёгких около 100 мм рт. ст. гемоглобин на 96-97% насыщается кислородом, а при низких парциальных давлениях в тканях кислород переходит в них. Гемоглобин способен связывать постоянно образующийся в организме CO_2 , в результате чего, его накопление в тканях способствует отдаче гемоглобином кислорода. В транспорте кровью CO_2 главную роль также играет гемоглобин. В венозной крови CO_2 диффундирует в эритроциты, в артериальной, напротив, выходит из них. В капиллярах лёгких гемоглобин снова превращается в насыщенную кислородом форму — оксигемоглобин и вытесняет CO_2 из крови.

Кровь также выполняет питательную функцию, перенося питательные вещества от пищеварительного тракта к клеткам организма. Глюкоза, фруктоза, низкомолекулярные пентозы, аминокислотные остатки, соли, витамины поступают в кровь непосредственно из капилляров кишки, жир и продукты его

расщепления всасываются в кровь и лимфу. Все попавшие в кровь вещества по воротной вене поступают в печень, лишь затем разносятся по всему организму, выполняя пластическую функцию и покрывая его энергетические потребности.

Экскреторная функция крови проявляется в удалении из организма ненужных продуктов обмена веществ, через почки избытка воды, минеральных и органических веществ, поступающих с пищей или образующихся в организме в процессе метаболизма.

Гомеостатическая функция. Кровь участвует в поддержании постоянства внутренней среды организма (постоянство pH, водного равновесия, уровня глюкозы и т.д.).

Регуляторная функция. Отдельные ткани в процессе жизнедеятельности выделяют в кровь химические вещества, обладающие большой биологической активностью. Находясь постоянно в замкнутой системе, кровь осуществляет связь между различными органами и приспособливает организм к постоянно меняющимся условиям среды. Таким образом, кровь объединяет организм, обуславливая его гуморальное единство.

В результате переноса плазмой и форменными элементами крови макромолекул, она осуществляет, так называемые, креаторные (информационные) связи.

Терморегулирующая функция крови осуществляется в результате перераспределения тепла в организме и его потери путём испарения пота с участием крови, а также конвекцией и радиацией.

Защитная функция осуществляется в результате выработки антител. К защитным функциям можно также отнести свёртывание крови. Кровь состоит из жидкой части плазмы (55%) и форменных элементов (40-45%).

К клеткам крови относятся красные кровяные тельца – эритроциты, белые лейкоциты и тромбоциты – кровяные пластинки. В норме 1 мкл крови содержит примерно 4,5 млн. эритроцитов, 6-9 тыс. лейкоцитов и 250-400 тыс. кровяных пластинок – тромбоцитов (рис. II.1.).

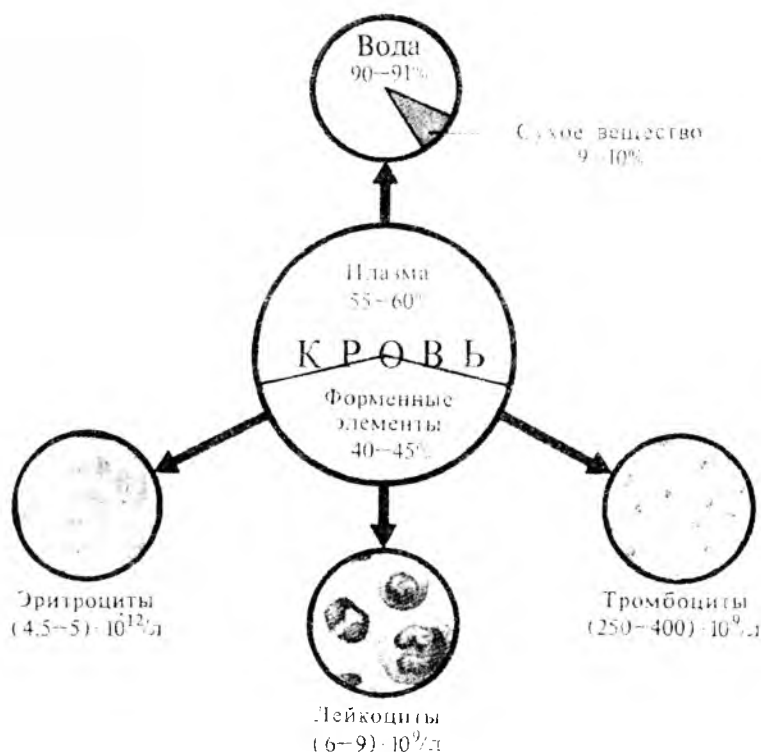


Рис. II.1. Состав крови.

У человека количество крови составляет приблизительно 6-8% массы тела (4-6 л). Имеющаяся в организме кровь в обычных условиях циркулирует по сосудам не вся. Часть её находится в так называемых депо: в печени — 20%, селезенке — до 16%, в почке — примерно 10 % от общего количества крови. Плазма представляет собой раствор, в котором растворителем является вода, а растворенными веществами — соли и низкомолекулярные органические соединения, а также белки и их комплексы. Плотность крови человека составляет 1,060 — 1,064 г/мл. Вязкость ещё один физический показатели крови, она в 3-6 раз больше вязкости воды и находится в прямой

зависимости от содержания в плазме эритроцитов и белков. Концентрация солей в крови у млекопитающих составляет 0,9%, что определяет её осмотическое давление. Оно играет значительную роль в поддержании концентрации различных веществ, растворенных в жидкостях организма на физиологически необходимом уровне. Растворы с осмотическим давлением более высоким, чем осмотическое давление содержимого клетки (гипертонические растворы), вызывают её сморщивание вследствие перехода воды из неё в раствор. Напротив, растворы с осмотическим давлением более низким, чем осмотическое давление содержимого клетки (гипотонические растворы), вызывают увеличение объёма клеток в результате перехода воды из раствора в клетку. Растворы с осмотическим давлением, равным осмотическому давлению содержимого клеток (изотонические растворы), не вызывают изменения объёма клеток. Осмотическое давление всегда находится на относительно постоянном оптимальном уровне и составляет 7,3 атм. (5600 мм рт. ст.). Оно поддерживается совокупностью специальных механизмов. Помимо солей в плазме крови содержится много белков (7-8 %) также создающих осмотическое давление, которое принято называть онкотическим. Это давление составляет в среднем 30 мм рт. ст. Онкотическое давление является фактором, способствующим переходу воды из тканей в кровяное русло. Важнейшим показателем постоянства внутренней среды организма является её активная реакция, показателем которой служит концентрация водородных (H^+) и гидроксильных (OH^-) ионов. Для оценки активной реакции крови применяют водородный показатель, или pH. У человека кровь имеет слабощелочную реакцию. Так pH артериальной крови составляет 7,35-7,47, а венозной — на 0,02 единицы ниже.

Известны три главных пути поддержания pH на постоянном уровне:

- буферные системы жидкой внутренней среды организма и тканей;
- выделение CO_2 лёгкими;
- выделение кислых и щелочных продуктов и удаление их избытка через почки.

В крови существуют буферные системы: карбонатная, фосфатная, белков плазмы крови и гемоглобина.

Жидкая часть крови — плазма состоит на 90% из воды, 7-8% белка, 11% других органических веществ и 0,9% неорганических соединений. Плазма циркулирующей крови переносит биологически активные вещества и продукты метаболизма. Белки плазмы делят на две основные группы — альбумины и глобулины. В последнюю фракцию входит и фибриноген. Альбумины составляют 60% белков плазмы, они определяют её онкотическое давление. Глобулины разделяют на несколько фракций: альфа, альфа-2 бета-2 и гамма-глобулины. Все они выполняют важную роль в защите организма, связывании циркулирующих и плазме низкомолекулярных соединений и в поддержании постоянства осмотического давления. Они активно участвуют в образовании тканевой жидкости, лимфы, мочи, всасывании воды (рис. II.2.; II.3.).

Форменные элементы крови. К ним относятся эритроциты, лейкоциты и тромбоциты (кровяные пластинки), которые составляют около 44% общего объёма крови.

Эритроциты составляют основную массу крови, определяют её красный цвет. Они отличаются большой эластичностью и легко проходят по капиллярам, так как имеют вдвое меньший диаметр, чем сама клетка. Общая площадь всех эритроцитов взрослого человека составляет примерно 3800 м², что в 1500 раз превышает поверхность тела. Основной функцией эритроцитов является транспортирование O₂ от легких к тканям и CO₂ от тканей к лёгким.

Основным составным элементом эритроцитов является гемоглобин. Его среднее содержание у человека — 14,02 мг % /100 см³ крови, т.е. у человека массой 65 кг составляет 600 г. Связанный кислородом гемоглобин называется — оксигемоглобином, а насыщенный CO₂ — карбоксигемоглобином. Гемоглобин почти в 300 раз легче соединяется с CO₂ — так называемым угарным газом, чем с кислородом (O₂). Поэтому при отравлении угарным газом возникают тяжелые последствия кислородного голодания (рвота, головная боль, потеря сознания).

ЭРИТРОЦИТЫ



ТРОМБОЦИТЫ



ЛЕЙКОЦИТЫ

Агранулоциты



Лимфоцит



Моноцит

Гранулоциты



Базофилы Эозинофилы Нейтрофилы

Рис. II.2. Форменные элементы крови

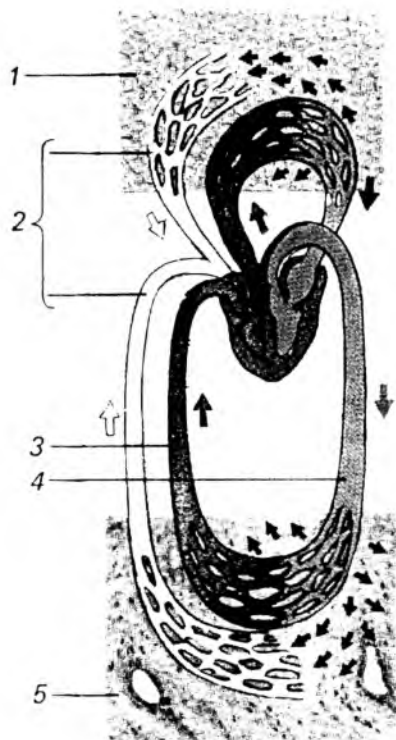


Рис. II.3. Лимфатическая система млекопитающих:

1 - легкие; 2 - лимфатическая система; 3 - венозная система; 4 - артериальная система; 5 - ткани.

В скелетных и сердечной мышцах гемоглобин называется миоглобином. Этот пигмент красного цвета играет важную роль в работе мышц, снабжая их кислородом, например, мышцу сердца во время систолы. Физико-химические свойства крови характеризуются скоростью оседания эритроцитов (СОЭ). У взрослых мужчин СОЭ составляет 5-9 мм, у женщин — 8-10 мм за 1 час. На величину СОЭ влияет физиологическое состояние организма — она ускоряется при беременности и ряде заболеваний.

Лейкоциты относятся к белым кровяным клеткам. У них имеется ядро и цитоплазма. Общее количество лейкоцитов, как уже отмечено выше, у взрослого человека натошак в 1 мкл крови колеблется от 6000 до 9000. Увеличение количества лейкоцитов называется лейкоцитозом, уменьшение — лейкопенией. Физиологический лейкоцитоз наблюдается во время беременности, после приёма пищи, при мышечной работе, сильных эмоциях, болевых ощущениях.

Второй вид лейкоцитоза характерен для воспалительных процессов и инфекционных заболеваний.

Лейкопения характеризует течение некоторых инфекционных заболеваний. Особо резкой она бывает при поражении костного мозга в результате лучевой болезни. Все лейкоциты обладают амёбовидной подвижностью. Своей цитоплазмой лейкоциты способны окружить инородное тело и с помощью специальных ферментов переварить его (фагоцитоз). Один лейкоцит может захватить до 15-20 бактерий. Лейкоциты способны выделять ряд важных для защиты организма веществ (антитела, вещества фагоцитарной реакции и заживления ран).

В зависимости от того, содержит ли цитоплазма зернистость или она однородна, лейкоциты делятся на две группы: гранулоциты и агранулоциты.

Гранулоциты составляют около 60% всех лейкоцитов крови, время их жизни равно примерно 2-м суткам. Они, в свою очередь, делятся на три вида.

Клетки окрашивающие щелочными красками - базофилами, клетки способные воспринимать те и другие краски называют нейтрофилами. Клетки, окрашивающиеся кислыми красками, называются эозинофилами. Клетки, окрашивающиеся щелочными красками — базофилами. Наконец, клетки, способные воспринимать те и другие краски называются нейтрофилами. Первые окрашиваются в розовый цвет, вторые — в синий, третьи — в розово-фиолетовый.

Увеличение количества эозинофилов называют эозинофилией. Это состояние наиболее часто сопутствует аллергическим реакциям.

Базофилы — продуцируют гепарин, препятствующий свёр-

тиванию крови.

Подавляющее большинство гранулоцитов приходится на долю нейтрофилов, которые в зависимости от формы ядра делятся на ряд форм. У юных нейтрофилов ядро круглое, у молодых — в виде подковы или палочки (палочкоядерные). С возрастом ядра клеток перешнуровывается и разделяются на несколько сегментов, образуя сегментоядерные нейтрофилы.

Нейтрофилы скапливаются в местах повреждения тканей или проникновения микробов, захватывают и переваривают их.

Агранулоциты (незернистые лейкоциты). К этим клеткам относятся лимфоциты и моноциты. Лимфоциты образуются во многих органах (лимфатических узлах, миндалинах, селезенке, вилочковой железе, костном мозге). Повышение их количества в крови называется лимфоцитозом, падение ниже нормальной величины — лимфопенией. Благодаря наличию на наружной поверхности мембраны специфических рецепторов, лимфоциты способны возбуждаться при встрече с чужеродными белками и точно их дифференцировать на собственные ткани и чужеродные. Эта способность основана на их антигенных различиях. Специальные формы Т-лимфоцитов посредством ферментов самостоятельно разрушают чужеродные белковые тела, жидкости, вирусы, клетки трансплантируемой ткани. Из-за этого качества они получили название киллеров, клеток-убийц. Лимфоциты являются центральным звеном иммунной системы. Моноциты также образуются в костном мозгу, лимфатических узлах, соединительной ткани, обладают амёбовидным движением и обладают самой высокой фагоцитарной активностью.

Лейкоцитарная формула. Количественные соотношения всех указанных видов лейкоцитов периферической крови называют лейкоцитарной формулой. Ее определяют на основании дифференциального подсчёта 200 лейкоцитов в окрашенном мазке крови и последующего вычисления их процентного содержания. В нормальных условиях лейкоцитарная формула довольно постоянна и характеризуется следующими процентными соотношениями: базофилы — 0-1, эозино-

филы — 0,5-5; палочкоядерные нейтрофилы — 1-6, сегментоядерные нейтрофилы — 47-72, лимфоциты — 19-37, моноциты — 3-11%. Отклонение лейкоцитарной формулы служит важным диагностическим признаком при различных заболеваниях.

Тромбоциты образуются в костном мозгу. Период пребывания их в кровотоке — от 5 до 22 дней. Число тромбоцитов возрастает при пищеварении, тяжелой мышечной работе, беременности.

Тромбоциты характеризуются подвижностью, а также способностью продуцировать и выделять ферменты, участвующие на всех этапах свертывания крови.

Остановка кровотечения (гемостаз) возникает в результате спазма кровеносных сосудов и появления закупоривающего сосуда кровяного сгустка. В гемостатической реакции млекопитающих и человека принимают участие окружающая сосуд ткань, стенки сосуда, плазменные факторы свертывания крови, все клетки крови и особенно тромбоциты. На сегодняшний день известно XIV факторов и белок С. Все эти факторы, вступая в сложные взаимоотношения, вызывают формирование кровяного сгустка, который уменьшает или полностью предотвращает кровопотерю. Наряду со свертывающей системой срабатывает противосвертывающий механизм, в результате в кровь рефлексорно выбрасывается гепарин и активаторы фибринолитического процесса. Свертывающая и противосвертывающая системы находятся в организме в постоянной взаимосвязи и взаимодействии, в результате чего кровь в сосудистом русле пребывает в жидком состоянии.

Процесс свертывания крови регулируется посредством нейрогуморальных механизмов с участием адреналина и норадреналина, которые выделяются в ответ на стрессорные воздействия и резко ускоряют свертывание крови, вызывая состояние, называемое гиперкоагуляцией. Процесс свертывания крови может регулироваться условно-рефлексорно через вегетативную нервную систему и эндокринные механизмы.

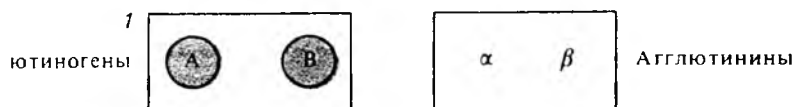
Плазма крови человека обладает способностью склеивать эритроциты, превращая их в крупные комочки видимые не-

вооруженным глазом. Эта реакция называется реакцией агглютинации. Такой процесс происходит, если специфические вещества плазмы названные агглютинидами, встречаются со специфическими веществами эритроцитов агглютиногенами. Агглютиниды плазмы — белки глобулиновой фракции, встречаются в двух модификациях — а и б. В двух модификациях встречаются и агглютиногены эритроцитов. Они соответственно обозначаются заглавными буквами алфавита: А и В. Агглютинация происходит, если в плазме крови реципиента имеется агглютинин α , а эритроциты крови донора содержат агглютиноген А. То же произойдет, если плазма крови реципиента имеет агглютинин β , а эритроциты переливаемой крови — агглютиноген В. Реакция агглютинации не произойдет при встрече разных агглютининов плазмы реципиента и агглютиногенов в эритроцитах донора.

По содержанию агглютининов в плазме и агглютиногенов в эритроцитах оказалось возможным разделить всех людей по крови на 4 группы. Их обозначают: I (O) — α , β ; II (A) — A, β ; III (B) — B, α ; IV (A, B) — O (рис. II.4.).

Таким образом, людей первой группы раньше считали универсальными донорами, т.е. их кровь могла быть перелита всем без исключения лицам, а людям, обладающим IV группой, можно было переливать кровь всех других групп. Однако, сравнительно недавно стало известно, что эта универсальность не абсолютна, т.к. у людей с кровью первой группы в довольно значительном проценте обнаружены иммунные анти-А- и анти- β -агглютинины. Переливание такой крови может привести к тяжелым последствиям и даже к смертельному исходу. Эти данные послужили основанием к переливанию одногруппной крови. Кроме вышеназванных агглютининов в крови человека открыт так называемый резус-фактор. Этот агглютинин получен при введении кроликам эритроцитов обезьян (Rhesus). Если взять плазму иммунизированного таким путём кролика и ввести в нее эритроциты человека, то в 85% случаев произойдет агглютинация.

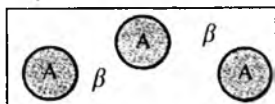
Содержащая резус-фактор кровь называется резус-положительной. У 15 % людей резус - фактор отсутствует, и они



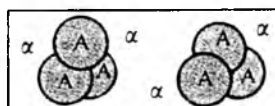
Одноименные
агглютиногены и агглютинины



Отсутствие агглютинации

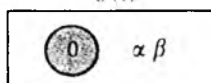


Наличие агглютинации

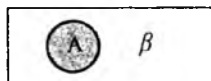


2

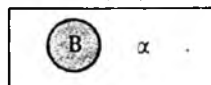
0 (I)



A (II)



B (III)



AB (IV)

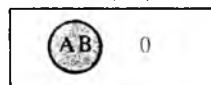


Рис. II.4. Групповые свойства крови:
1 — представление об агглютинации; 2 — группы крови (рас-
пределение агглютининов и агглютиногенов)

называются резус -отрицательными. Открытие резус-фактора в крови имеет практическое значение. Если ввести кровь человека, содержащую резус-фактор, человеку с отрицательной резус-реакцией, то в плазме последнего образуются вещества, способные гемолизировать эритроциты, содержащие резус-фактор. Поэтому повторное переливание крови, содержащей резус-фактор, опасно, т.к. оно может вызвать гемолиз эритроцитов введенной крови. Проверка крови на резус-фактор обязательна у беременных, которым назначено переливание крови.

Может случиться, что мать по крови будет относиться к резус-отрицательной группе людей, а ребенок унаследует от отца резус- положительный фактор. Благодаря тому, что резус-фактор плода может проходить через плаценту в кровь матери, он будет иммунизировать мать. Помимо этого, антирезус-гемолизин, образующийся в плазме матери, может переходить через плаценту в кровь плода и вызывать гемолиз эритроцитов последнего и, таким образом, явиться причиной его гибели.

Лимфа является производной крови. У высших животных лимфообразование является результатом разницы между гидростатическим давлением в кровеносных капиллярах и тканях. Под влиянием гидростатического давления крови в капиллярах происходит образование лимфы, в то время как увеличение онкотического давления препятствует лимфообразованию. Из-за большой разницы давления крови в артериальном и венозном концах капилляров процесс фильтрации лимфы происходит в артериальном конце, а возвращается лимфа в кровь — в венозном. Возврату лимфы способствует и повышенное онкотическое давление венозного конца капилляров.

Функции лимфы, как и крови, направлены на поддержание относительного постоянства внутренней среды, т.е. гомеостаза. С помощью лимфы осуществляется возврат белков из тканевых пространств в кровь, участие в перераспределении воды в организме, молокообразовании, пищеварении и обмене веществ. Посредством транспорта из лимфоидных органов макрофагов, лимфоцитов и антител, лимфа участвует в иммунных реакциях организма. Она играет решающую роль во всасывании и транспорте жиров и жирорастворимых ве-

и веществ к клетке. Функция лимфы состоит и в удалении из межклеточного пространства веществ, которые не реабсорбируются в кровеносные капилляры. Лимфа представляет собой прозрачную или опалесцирующую жидкость солёного вкуса, с щелочной реакцией ($\text{pH} = 7,35-9,0$). Находящаяся в тканях лимфа представляет собой депо жидкости, которая при необходимости используется для увеличения объёма циркулирующей крови. Лимфа содержит фибриноген и протромбин, поэтому она и свёртывается. Более продолжительное, чем у крови, свёртывание объясняется недостатком тромбоцитов. На пути от тканей к венам лимфа проходит через биологические фильтры — лимфатические узлы. Здесь происходит задержка инородных частиц, микроорганизмов и их обезвреживание. Экстремальные воздействия, такие как травмы, ожоги, обильные кровопотери сопровождаются интенсивным лимфообразованием. Его повышение происходит и под действием некоторых веществ (экстрактов из пиявок, пептидов, гистамина), называемых гистогенными. Механизм их действия основан на увеличении проницаемости стенки капилляров.

Возрастные особенности крови. Как показывают исследования, у новорожденных количество крови составляет около 15 % массы, у годовалых — 11%, 14-летних — 9%. Плотность крови у новорожденных равна 1060 — 1080, но мере роста устанавливается на свойственном взрослому человеку уровне (1055 - 1060). Скорость оседания эритроцитов у новорожденных составляет 1-2 мм в час. У новорожденных, по некоторым данным, свёртываемость крови бывает значительно замедлена.

Содержание минеральных солей. В крови с возрастом уровень натрия увеличивается, калия и кальция несколько снижается, содержание фосфора, цинка возрастает. Ребёнок в момент рождения имеет некоторый запас железа.

Форменные элементы крови. Содержание эритроцитов у новорожденных в среднем 6 млн. в 1 мкл, к 12 годам снижается до 4,98 млн. Встречаются незрелые формы эритроцитов (до 3,8-4 млн). Осмотическая стойкость эритроцитов у новорожденных выше. Содержание гемоглобина в 1 мкл у новорожденных повышено, к 5-6 месяцам оно снижается и в последу-

Основные количественные показатели системы крови организма взрослого человека

Общее количество крови у человека	6,5-7%
Объем плазмы	55-60%
Содержание белков в плазме	Около 7,2%
Сывороточный альбумин	4,0%
Сывороточный глобулин	2,8%
Фибриноген	0,4%
Содержание белков в лимфе	0,3-0,4%
Содержание белков в ликторе	0,02%
Содержание минеральных солей в крови	0,9-0,95%
Содержание глюкозы в крови	4,44-6,66 ммоль/л (80-120 мг%)
Онкотическое давление плазмы	25-30 мм рт. ст.
Осмотическое давление плазмы	Около 7.5 атм
Плотность крови	1,050-1.060 г/см ³
Число эритроцитов в крови у мужчин в 1 мм ³	4500000-5000000
Число эритроцитов в крови у женщин в 1 мм ³	4000000-4500000
Содержание гемоглобина у мужчин	7,7-8,1 ммоль/л (78-82 ед. по Сали)
Содержание гемоглобина у женщин	7,0-7,4 ммоль/л(70-75 ед. по Сали)
Число тромбоцитов в крови 1 мм ³	Около 300000
Скорость оседания эритроцитов:	
У мужчин	1-10 мм/ч
У женщин (у беременных до 45 мм/ч)	2-15 мм/ч
Число лейкоцитов в крови 1 мм ³	4000-9000
Базофилы	0-1%
Эозофилы	2-4%
Нейрофилы:	60%
Палочкоядерные	1-5%
Сегментоядерные	50-70%
Лимфоциты	20-40%
Моноциты	2-10%

юшем опять повышается. У ребенка первых дней жизни количество лейкоцитов больше, чем у взрослых. К 10-12 годам число лейкоцитов колеблется в пределах 6000-9000 тыс., что соответствует количеству лейкоцитов взрослых. В крови преобладают юные формы лейкоцитов. По мере роста содержание нейтрофилов нарастает, а лимфоцитов и моноцитов уменьшается.

Содержание тромбоцитов у детей разных возрастных групп довольно постоянно. Свертываемость крови в разные возрастные периоды существенно не меняется. Иммунные реакции, как и все функции организма, формируются и совершенствуются по мере роста и развития ребенка.

Гигиена системы крови. Для сохранения у детей и подростков нормального состава крови и предупреждения малокровия необходимо длительное пребывание учащихся на воздухе, правильное использование подвижных игр и занятий спортом. Не менее существенны регулирование продолжительности сна детей, забота о свежем воздухе в учебных и жилых помещениях. Для профилактики малокровия большое значение имеет правильно организованное питание. В рационе детей должны содержаться самые разнообразные продукты, обеспечивающие потребность детей в белках, жирах, углеводах, витаминах и минеральных солях.

Контрольные вопросы

1. Основные функции крови.
2. Состав плазмы крови и ее физико-химическая характеристика.
3. Количество жидкой части крови и ферментных элементов.
4. Количество эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов и их роль в организме.
5. Лейкоцитарная формула и ее значение для клиники.
6. Особенности свертывания крови.
7. Группы крови.
8. Возрастные особенности крови.
9. Гигиена системы крови.

ГЛАВА III СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Сердце и сосуды обеспечивают непрерывное движение крови в организме, связывают его различные функции и происходит его приспособляемость к окружающей среде. Движение крови в сердце и сосудах даёт возможность осуществлять её многообразные функции. У человека сердце состоит из левой и правой половин, подразделённых на предсердия и желудочки, которые сообщаются между собой через атрио-вентрикулярное отверстие, снабженное в левой половине двухстворчатым, а в правой — трёхстворчатым клапанами. Со стороны желудочков к клапанам прикрепляются сухожильные нити, что позволяет клапанам открываться только в сторону желудочков. Помимо клапанов отверстия имеют кольцевые мышцы, участвующие в замыкании отверстий. Эти клапаны получили название створчатых, или атриовентрикулярных.

От левого желудочка отходит аорта, являющаяся начальным отделом большого круга кровообращения, а от правого желудочка — лёгочная аорта, также представляющая собой начало, только малого, или лёгочного, круга кровообращения. Отверстия, которыми начинаются эти сосуды, закрыты полулунными клапанами, открывающимися только во время сокращения желудочков. Сердце состоит из трёх слоёв: эндокарда, миокарда и эпикарда. Миокард имеет наиболее эластичное строение мышечных волокон, которые являются функциональной единицей поперечно-полосатой скелетной мышечной ткани, существенно отличающейся от неё рядом признаков. Стенка левого желудочка толще, стенки правого. Такое различие в строении отражает функциональные особенности, т.е. те усилия, которые развиваются в мышцах каждого из желудочков (рис. III.1.).

В миокарде кроме сократительных или рабочих волокон имеются мышечные единицы, обладающие способностью к генерации спонтанной ритмической активности, т.е. распространению возбуждения по всем мышечным слоям, и коор-

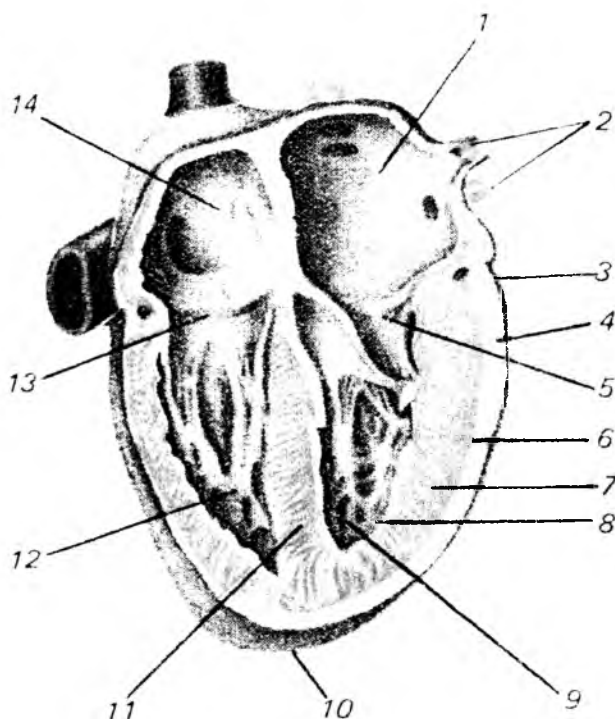


Рис. III.1. Сердце млекопитающих (поперечный разрез):

1 — левое предсердие; 2 — ветви левой легочной вены; 3 — париетальный листок перикарда; 4 — полость перикарды; 5 — митральный клапан; 6 — висцеральный листок перикарда (эпикард); 7 — миокард; 8 — эндокард; 9 — левый желудочек; 10 — верхушка; 11 — межжелудочковая перегородка; 12 — правый желудочек; 13 — трехстворчатый клапан; 14 — правое предсердие.

динации последовательности сокращения камер сердца. Эти специализированные волокна составляют проводящую систему сердца. Таким образом, в сердце проявляется закон «всё или ничего». По этому закону при действии раздражения сердце либо отвечает сокращением всех рабочих волокон, либо не отвечает совсем.

Основные части сердечной мышцы характеризуются автоматизмом, возбудимостью, проводимостью, сокращаемостью.

Сердце без всяких раздражений способно ритмично сокращаться. Это свойство называется автоматизмом. Сердце, извлечённое из тела, особенно холоднокровных животных, при создании необходимых условий, способно сокращаться в течение нескольких часов или даже суток. Ритмическое сокращение сердца проявляется уже на ранних стадиях эмбрионального развития (у человеческого эмбриона — на 18-20 сутки). Также ритмически сокращаются сердечные нити эмбриона в культуре ткани. Скопление возбудимой ткани в месте впадения полых вен в правое предсердие образует венозный узел, называемый синусно-предсердным, или узлом Кейтфлака. Он является главным центром автоматизма сердца первого порядка.

От узла возбуждение распространяется к рабочим нитям миокарда предсердий и достигает второго узла, способного генерировать импульсы атриовентрикулярного (предсердно-желудочного, или Ашоф-Тавайра) узла. Он расположен в толще сердечной перегородки на границе предсердий и желудочков. Этот узел является посмейкером второго порядка. Возбуждение через данный узел (в нормальных условиях) может проходить только в этом направлении. Прохождение возбуждения через предсердно-желудочный узел (импульсы) задерживается на 0,03-0,04 секунды, в течение которых возбуждение в системе желудочков завершится, и их волна будет находиться в фазе рефракторности.

Третий уровень, обеспечивающий ритмическую активность сердца, расположен в пучке Гиса и волокнах Пуркинье. Пучок Гиса образует две ножки, одна из которых идёт к левому, а другая — к правому желудочкам. Эти ножки заканчиваются тонкими проводящими нитями в виде волокон Пуркинье. Центры автоматизма, расположенные в проводящей системе желудочков, носят название посмейкеров третьего порядка. Перечисленные ритмоводители сердца находятся в соподчинённом положении. В сердце существует так назы-

ваемый градиент автоматизации убывающего возбуждения различных структур по мере удаления от синусно—предсердного узла.

Так, в синусно-предсердном узле число разрядов в среднем составляет 60-80 имп./мин, в предсердно-сосудистом — 50 имп./мин, в нитях пучка Гиса — 30-40 имп./мин, в волокнах Пуркинье — около 20 имп./мин. Это явление получило название закона градиента сердца (Гаскелл). Необходимым условием для обеспечения работы сердца является анатомическая целостность его проводящей системы. Так, при поперечной блокаде предсердия каждый из желудочков находится в разном ритме. Нарушение ритма ведёт к остановке сердца.

Под действием электрических, химических, термических и других раздражителей сердце способно переходить в состояние возбуждения. В основе пределов возбуждения лежит отрицательный электрический заряд в первоначально возбуждённом участке. Как у любой возбуждённой ткани, мембрана рабочих нитей сердца поляризована. Снаружи она заряжена положительно, а внутри — отрицательно. Это состояние возникает в результате разной концентрации Na^+ и K^+ по обе стороны мембраны, а также разной проницаемости мембраны для этих ионов. В покое мембрана кардиомиоцитов почти непроницаема для Na^+ и частично для K^+ . В результате процесса диффузии ионы K^+ , выходя из нитей, увеличивают положительный заряд её поверхности. Внутренняя сторона мембраны при этом становится отрицательной. В миокарде теплокровных разность потенциалов в состоянии покоя (потенциал покоя) составляет 60-80 мВ. При действии разных раздражителей, а также прихода возбуждения от посмейкеров сосудистой клетки, происходит поступление Na^+ в клетку. В этот момент на поверхности мембраны возникает отрицательный заряд и развивается реверсия потенциала амплитуды действия, которая составляет 100 мВ и более. Возникший потенциал деполяризует мембраны соседних клеток, и у них возникают собственные потенциалы действия. Таким образом происходит распространение возбуждения в целом органе. Возможность вызвать возбуждение сердца электрическим током нашла практическое применение в медицине.

Под действием электрических импульсов сердце начинает работать в заданном ритме.

На раздражение, нанесённое в период систолы, сердце не ответит, так как оно будет находиться в периоде абсолютной рефлексорной фазы. Период рефлексорности длится столько же времени, сколько продолжается систола. С началом расслабления возбудимость сердца начинает восстанавливаться и достигает фазы относительной рефлексорности. Нанесение в этот момент интенсивного стимула способно вызвать внеочередное сокращение экстрасистолы. При этом пауза, следующая за экстрасистолой, длится больше времени, чем обычно — так называемая компенсаторная пауза. После фазы относительной рефлексорности наступает период повышенной возбудимости. Период этот непродолжителен, и вскоре наступает восстановление уровня возбудимости.

Такое изменение возбудимости даёт возможность работать сердцу в режиме одиночного сокращения.

Известно, что в отличие от скелетной мышцы, сердечная мышца на допороговые раздражения вообще не отвечает, но как только сила раздражения достигает порогового уровня, возникает магистральное сокращение. Таким образом, подпороговое раздражение является одновременно магистральным. Эта особенность сокращения сердечной мышцы получило название закона «всё или ничего». Сокращение происходит с проникновением в нити ионов Ca^{+} . В результате потенциала действия, ионы Ca^{+} выходят из саркоплазматического ретикулума и поступают к сократительным белкам, где связываются тропонином (специфическим белком). В результате снимается тормозное действие актина на актиновые центры и появляется сокращающийся актомиозин, а также происходит расщепление АТФ, энергия которых идёт на скольжение актиновых нитей. Ключевым событием в сокращении служит поступление в нити ионов Ca^{+} во время потенциала действия. Кальций увеличивает длительность потенциала действия и, как следствие, продолжительность рефлексорного периода. Перемещение Ca^{+} из тканей в жидкость и является основой для регуляции силы сокращения. Увели-

чение ионов Ca^{2+} , поступающих из межклеточных пространств, приводит к полному разобщению возбуждения и сокращения миокарда, при этом потенциал действия остаётся в неизменном виде, сокращения же кардиомиоцитов не происходит. Безостановочное движение крови по сосудам обуславливается ритмичными сокращениями сердца, которые чередуются с его расслаблениями. Сокращение сердечной мышцы называется систолой, её расслабление — диастолой. При каждой систоле желудочков происходит выталкивание крови из левого желудочка в аорту, из правого желудочка — в лёгочную артерию, во время диастолы они заполняются кровью, поступающей из предсердий. В предсердия кровь поступает из вен. Период, включающий одно сокращение и последнее расслабление сердца, составляет сердечный цикл. Его общая продолжительность у человека равна примерно 0,8 с. Сердечный цикл имеет три фазы: систола предсердий, систола желудочков, общая пауза. Началом каждого цикла считается систола предсердий, длящаяся 0,1 с. Желудочки в этот момент расслаблены, створы клапанов свисают, и кровь свободно поступает из предсердий в желудочки. При сокращении предсердий кровь не может поступать в вены в результате захлопывания клапанов. По окончании систолы предсердий начинается систола желудочков, длительность которой 0,3 с. давление в полости желудочков начинает расти, а атрио-вентрикулярные клапаны быстро захлопываются. В результате возбуждения увеличивается напряжение мышечных волокон без изменения их длины, что ведёт к ещё большему увеличению давления крови. Стенка левого желудочка растягивается и ударяется о внутреннюю поверхность грудной клетки. Таким образом возникает сердечный толчок. Когда давление крови в желудочках превзойдёт давление в аорте и лёгочной артерии, полулунные клапаны открываются, их лепестки прижимаются к внутренним стенкам, наступает период изгнания, длящийся, примерно 0,25 с. Давление в полости желудочков продолжает нарастать, достигая примерно 130 мм рт.ст. в левом и 0,25 мм рт. ст. в правом. Кровь быстро изливается в аорту и лёгочную артерию, объём желудочков резко уменьшается. Это фаза быстрого изгнания. Затем выброс крови из сердца начинает замед-

ляться, сокращение миокарда желудочков слабеет, наступает фаза медленного изгнания, после которого полулунные клапаны закрываются. Наступает короткий период, во время которого уже закрылись аортальные и ещё не открылись атриовентрикулярные клапаны, происходит заполнение желудочков кровью, которая будет выброшена в следующем цикле, и наступает диастола всего сердца. Она продолжается до следующей систолы предсердий.

Движение клапанов и перемещение крови создают звуковые явления, которые называются тонами сердца. При сокращении сердца сначала слышен короткий звук низкого тона — первый тон сердца. Он появляется в начале систолы — систолический тон. Второй тон — более короткий, высокий звук. Возникает в результате захлопывания полулунных клапанов и ударов друг о друга их сторон в момент начинающейся диастолы желудочков — диастолический тон.

Левый и правый желудочки при каждом сокращении сердца человека изгоняют, соответственно, в аорту и лёгочную артерию примерно по 70–75 мл крови. Этот объём называется систолическим или ударным. Умножив систолический объём на число сокращений в 1 мин, получим объём крови, проходящий через сердце в 1 мин, примерно равный 4,5–5 л. В процессе работы сердца на поверхности клеток сердечной мышцы возникает отрицательный потенциал, который настолько велик, что может регистрироваться далеко за пределами сердца. Кривую отрицательной динамики разности потенциалов в двух точках электрического поля сердца в течение сердечного цикла называют электрокардиограммой, а метод исследования — электрокардиографией. Для регистрации электрокардиограммы у человека применяют три стандартных отведения.

Первое отведение — на правой и левой руке, второе — на правой руке и левой ноге, третье — на левой руке и правой ноге. Типичная ЭКГ состоит из трёх крупных зубков — Р, R, Т, обращённых вверх, и двух мелких — Q, S, направленных вниз.

Зубец Р отражает период возбуждения предсердий, его длительность равна, в среднем, 0,1 сек., сегмент PQ соот-

ветствует проведению возбуждения через предсердно-желудочный узел. Его продолжительность от 0,12 до 0,18 сек. Комплекс QRST обусловлен возникновением и распространением возбуждения в миокарде желудочков, поэтому его называют желудочным комплексом. Сегмент TP совпадает с периодом покоя сердца — общей паузой, или диастолой.

Сердце иннервируется парасимпатическими (блуждающими) и симпатическими нервами. Центр блуждающего нерва расположен в продолговатом мозге, а симпатические нервы отходят от шейного симпатического узла. Блуждающий нерв тормозит сердечную деятельность. При его раздражении в сердце происходит ряд изменений: ритм сокращений замедляется, амплитуда сокращений уменьшается, проводимость ухудшается и возбудимость снижается. При сильном раздражении блуждающего нерва сердце перестаёт сокращаться. Это свидетельствует о его двойном действии замедляющем и ослабляющем. Причём, если длительно раздражать блуждающий нерв, то угнетение деятельности сердца прекращается, и оно начинает нормально сокращаться, хотя раздражение блуждающего нерва продолжается. Всё это показывает, как условия работы сердца зависят от блуждающего нерва, его состояния в данный момент.

Регуляция деятельности сердца

Действие симпатических нервов на работу сердца противоположно влиянию блуждающего нерва. Под влиянием импульсов, поступающих через симпатические нервы, ритм сердечной деятельности учащается, амплитуда сокращений усиливается, проводимость улучшается, возбудимость увеличивается.

В обычных условиях в организме центры блуждающих и симпатических нервов находятся в состоянии непрерывного возбуждения, которое в них возникает под влиянием поступающих к ним импульсов. Рефлекторные воздействия на деятельность сердца генерируются под влиянием не только внешних воздействий, но и изменений, происходящих внутри организма. Кора головного мозга человека также оказывает своё влияние на деятельность сердца. В частности, были выработаны условные рефлексы на деятельность сердца. На дея-

тельность сердца также влияют гормоны и соли находящиеся в крови. Из гормонов наибольший интерес представляют адреналин и ацетилхолин. Действие адреналина подобно симпатической нервной системе, а ацетилхолина — парасимпатической, нервной системе, т.е. подобно действию блуждающего нерва. Установлено, что передача возбуждения от блуждающего нерва на сердце осуществляется с участием ацетилхолина, который образуется в окончаниях блуждающего нерва. Передача же возбуждения с симпатического нерва происходит при участии адреналиноподобного вещества — норадреналина, который образуется в окончаниях симпатического нерва.

Вещества, образующиеся в окончаниях нервов (ацетилхолин и норадреналин) и участвующие в передаче возбуждения, называются медиаторами.

На работу сердца действуют также и ионы некоторых солей. Так, увеличение концентрации ионов калия вызывает торможение работы сердца, а увеличение концентрации кальция, наоборот, — учащение и увеличение сердечной деятельности.

Гормон щитовидной железы — тироксин увеличивает частоту сердечных сокращений и повышает чувствительность сердца к симпатическим воздействиям. Ангиотензин и серотонин — увеличивают силу сокращений миокарда. Кровоснабжение сердца осуществляется специальными артериями, получившими название коронарных, или веночных артерий.

Кровь человека циркулирует в замкнутой системе, в которой кроме сердца принимают участие эластичные сосуды: артерии, вены, капилляры.

Замкнутая система характеризуется тем, что давление в ней относительно велико и постоянно, а кровь в ней возвращается к сердцу. У млекопитающих большой круг кровообращения начинается от левого желудочка аортой, которая ветвится на множество артерий, дающих начало регионарным сосудистым сетям. По мере ветвления количество артерий растёт, а диаметр уменьшается. В толще органов мельчайшие артерии (артериолы) формируют густое сплетение мелких сосудов с тонкими стенками — капиллярную сеть. Именно здесь происходит обмен веществ с кровью. Сливаясь с собой, капилляры образуют вены. Процесс

соединения заканчивается двумя большими венами — краниальной и каудальной, впадающими в правое предсердие.

Малый круг кровообращения начинается от правого желудочка лёгочной артерией, начиная разветвляться, проходит в сосудистые сети лёгких и заканчивается лёгочными венами, впадающими в левое предсердие. В итоге оба круга кровообращения замыкаются. Помимо большого и малого кругов кровообращения, в организме также существует система лимфатических сосудов. Лимфа из мелких сосудов попадает в регионарные лимфатические узлы и через них поступает в лимфатические стволы, а затем в грудной проток и правый лимфатический проток, впадающий в вены.

Кровяное давление

Величину кровяного давления в основном определяют два условия: энергия, которая сообщается сердцем крови, выбрасываемой в аорту при систоле, и сопротивлением артериальной сосудистой системы, которое приходится преодолевать току крови, оттекающей от аорты. Если при систоле сердца из левого желудочка в аорту выбрасывается больше крови, то при всех других неизменных условиях, это влечёт за собой повышение кровяного давления. Если количество поступающей в аорту крови не изменяется, то расширение артерий, артериол или капилляров вызывает падение кровяного давления, а их сужение — повышение давления крови. Повышение и понижение давления крови связаны с разными фазами работы сердца. Во время систолы кровь выбрасывается в аорту, давление возрастает и становится наивысшим. Например, в плечевой артерии человека оно равно 120 мм рт. ст., при диастоле давление резко падает и становится равным 70-80 мм рт. ст., при этом пульсовое давление будет равно их разности, т.е. 40-50 мм рт. ст. По мере удаления от сердца давление падает. В мелких венах и капиллярах оно составляет 30-40 мм рт. ст., а в крупных венах переходит в отрицательное. Это объясняется тем, что в мелких сосудах и капиллярах кровь встречает большое сопротивление и, чтобы преодолеть его, тратит большую часть давления, т.е. энергии, сообщён-

ной ей при систоле желудков.

Кровообращение в венозной части сердечно-сосудистой системы имеет свои особенности, которые обусловлены, в первую очередь, строением стенок вен. Стенки вен, по сравнению с артериями, очень тонки и легко поддаются сдавливанию. Давление крови в венах весьма низкое — 10-20 мм рт. ст., а в крупных венах, находящихся в грудной полости, давление отрицательное, т. е. ниже атмосферного. Такое падение давления имеет большое значение для движения крови по венам: между давлением крови в крупных и мелких сосудах создаётся значительная разница, что способствует поступлению крови из мелких вен в крупные, т.е. её продвижение к сердцу. Другой особенностью строения вен является наличие клапанов, которые открываются в сторону сердца — они имеют полулунную форму. Такое устройство препятствует обратному току крови. Эти две особенности — вялость стенок и клапаны, в сочетании с мышечными сокращениями, являются важнейшим механизмом, способствующим току крови по венам. Сокращение мышц давит на стенки вен, которые спадаются, и находящаяся в них кровь выдавливается и течёт по направлению к сердцу, так как клапаны препятствуют её обратному току. Вот почему утренняя зарядка, мышечные сокращения при работе, ходьба и т.д. способствуют улучшению венозного кровообращения.

Кровь, как и любая другая жидкость, течёт быстрее в том отделе сосудистой системы, где общий просвет сосудов наиболее узок. По мере расширения просвета скорость движения крови замедляется. Наиболее узкой частью сосудистой системы, если сравнивать сумму бросков различных отделов кровеносной системы, является аорта. Потому в аорте кровь течёт быстрее, чем в других сосудах. Скорость тока крови в аорте, в среднем, - 0,5 м/с, причём наивысшую скорость кровь имеет во время систолы — до 1м/с и наименьшую — во время диастолы — 0,16 м/с. В артериях скорость уменьшается и, в среднем, составляет 0,25 м/с. В капиллярах скорость резко падает, так как в сумме просветы капилляров во много раз больше, чем просвет аорты (по поперечной площади).

Скорость тока крови в капиллярах составляет 0,5 мм/с, скорость тока крови в венах доходит до 0,2 мм/с.

Кровообращение крови в капиллярах имеет для организма исключительное значение и обладает рядом особенностей. Это обусловлено тем, что через стенки капилляров происходит отдача кислорода в ткани и передача углекислого газа из тканей в кровь. Поступление питательных веществ из крови в ткани и обратная отдача в кровь веществ, также происходит через стенки капилляров, стенки которых лишены мышечного слоя и состоят из плоских клеток.

Диаметр плоских капилляров равен, в среднем, 0,008-0,1 мм. Через такой просвет может проходить только один эритроцит, и то, несколько сплюсываясь, что также создаёт условия для отдачи кислорода. Например, в покоей мышце открыта только изначальная часть капилляров (до 10%), и только по ним течёт кровь, остальные капилляры плотно закрыты. Когда же мышца начинает работать, открывается целая сеть капилляров; в этом случае обеспечивается усиленное поступление кислорода и питательных веществ и вывод продуктов распада. Просвет сосудов, как и сердца, регулируется нервными импульсами. Нервные импульсы могут вызывать либо расширение, либо сужение просветов сосудов.

Нервы, подходящие к сосудам, имеют двоякое назначение — сосудорасширяющие и сосудосужающие. Импульсы, поступающие по указанным нервам, генерируются в продолговатом мозге, в особом центре, называемом сосудодвигательным, который, в свою очередь, находится под влиянием высших отделов головного мозга.

Сосудодвигательный центр посылает импульсы к стенкам артерий, которые находятся в напряжённом состоянии, то есть имеют так называемый сосудистый тонус. Рецепторы, заложенные в стенке сосудов, реагируют на изменение давления и химического состава крови. Импульсы, возникающие в этих рецепторах, поступают в центральную нервную систему и вызывают рефлекторные изменения деятельности сердечно-сосудистой системы. Давление крови в сосудах можно определить с помощью сфигмоманометра Риво-Роччи. Для

этого вокруг руки человека закрепляют полую резиновую манжетку, соединённую с ртутным или пружинным манометром и резиновым баллоном для нагнетания воздуха. Закачивание в полую манжетку воздуха создаёт давление, которое сжимает артерию. Момент, когда сосуд перестаёт пропускать кровь, устанавливают по прекращению импульса в периферическом от манжетки конце артерии. В манжетку продолжают закачивать воздух, чтобы создать в ней давление, превышающее давление в артерии. Затем медленно выпускают воздух из манжетки до появления ритмичных шумов пульса, слышимых в стетоскопе. Величину давления в манжетке в этот момент регистрируют с помощью манометра. Эта величина соответствует максимальному, или систолическому, давлению. Далее продолжают выпускать воздух из манжетки до того момента, когда ритмичные колебания пульса сливаются и перестают прослушиваться. Давление в этот момент соответствует минимальному, или диастолическому, давлению. У взрослого человека максимальное давление соответствует 120 мм рт. ст. и минимальное — 80 мм рт. ст.

Возрастные особенности сердечно-сосудистой системы.

Сердце новорождённого и ребёнка первого года жизни имеет более округлую форму. У детей предсердия относительно велики, а устья крупных сосудов широки. Интенсивность роста и развития мышц и соединительной ткани сердца идёт не параллельно. В период от 7 до 12 лет особенно интенсивно растёт и развивается мышечная ткань. Рост и дифференцирование мышц и соединительной ткани продолжается до 28-30 лет. Масса сердца ребёнка, относительно массы тела, равна 0,63-0,8%, а у взрослого человека — 0,48-0,52%. В 12-14 лет масса сердца у девочек больше, чем у мальчиков, и увеличивается на 17,6 г/год, а у мальчиков — на 6,7 г/год. В 16 лет масса сердца у девочек имеет массу меньше, чем у мальчиков. Имеется своеобразие в кровоснабжении сердечной мышцы в этом возрасте. С возрастом количество артерий, входящих в сердечную мышцу, увеличивается, причём мышца левого желудочка получает больше сосудов, чем правого. В ранний

период жизни диаметр артерий и вен примерно одинаков, и их дифференцирование происходит с возрастом. Начиная с 5 лет, идёт непрерывный рост окружности сосудов. В период полового созревания мышца сердца начинает интенсивно расти, а диаметр сосудов увеличивается относительно медленно. Чрезвычайно важно отметить, что в период роста и развития, и в связи с изменением деятельности ребёнка, происходит образование новых сосудов. Интенсивная мышечная деятельность способствует расширению артериального русла поперечных плоскостей мускулатуры.

Вообще, функции того или иного органа приводят к развитию сосудистой сети, чем обеспечивается его более интенсивное кровоснабжение.

Своеобразное развитие сердечно-сосудистой системы обуславливает и возрастные особенности кровоснабжения. Систологический (ударный) объём крови, при одиночном сокращении сердца, у новорождённых составляет 2,5 мл, у ребёнка годовалого возраста — 10,2 мл, у 7-летнего — 23 мл, у 12-летнего — 41 мл, а у взрослого — 60 мл. Число сердечных сокращений у новорождённых достигает 140-160, постепенно число ударов уменьшается у 7-летнего — до 85-90, у взрослого — до 70. Большая частота сердечных сокращений у детей имеет важное значение в обеспечении минутного объёма крови, т.е. количества крови, выбрасываемого сердцем в минуту. Кровяное давление у детей также отличается от давления взрослого человека. У ребёнка годовалого возраста систолическое давление равно 85 мм рт. ст., у ребёнка 5 лет равно 90 мм рт. ст., у 10-летнего — 100 мм рт. ст. Развитие нервного аппарата сердца завершается к 7 годам.

Дошкольный и подростковый периоды жизни ребёнка являются периодами интенсивного роста тела и перестройки соотношения между ростом сердца и сосудов, поэтому этот возраст требует внимательного и дифференцированного подхода в дозировке физической нагрузки с тем, чтобы избежать образования функциональной перегрузки.

Гигиена сердечно-сосудистой системы

Сердце ребёнка и подростка может нормально совершенствоваться с возрастом, если из повседневной жизни исключаются чрезмерные физические и психические напряжения, не нарушающие нормальный ритм работы сердца, но при этом обеспечиваются допустимые физические нагрузки. Постоянная тренировка сердечной деятельности обеспечивает совершенствование сократительных и эластичных свойств мышечных клеток сердца. Оптимальная работа сердечно-сосудистой системы может быть достигнута специальными физическими упражнениями и умеренным физическим трудом, который желательно проводить на свежем воздухе. Гигиена органов кровообращения у детей предъявляет определенные требования к их одежде. Тесная одежда и узкие платья сдавливают грудную клетку. Узкие воротники нарушают кровоток в области шеи.

Основные количественные показатели системы кровоснабжения органов взрослого человека

Число сердечных сокращений (в покое).....	60-80 ударов/мин.
Систолический объём (в покое).....	65-70 мл.
Минутный объём (в покое).....	4,5-5 л.
Минутный объём (при работе)	до 30 л.
ЭКГ: - длительность интервалом (PQ).....	0,12-0,18 с;
- длительность интервалом QRS.....	0,06-0,09 с;
- длительность всего цикла	0,75-1,2 с.
Артериальное давление (в возрасте 16-45 лет):	
- максимальное	110-126 мм рт. ст.;
- минимальное.....	60-85 мм рт. ст.
Давление в капиллярах.....	30-10 мм рт. ст.
Средняя скорость тока крови:	
- в крупных артериях	0,5 м/с;
- в венах среднего размера	0,06-0,14 м/с;
- в полых венах.....	0,2 м/с;
- в капиллярах.....	$0,5 \times 10^{-3}$ м/с.
Скорость распространения пульсовой волны в артериях...	6-9 м/с.
Минимальное время полного кругооборота крови.....	20-23 с.

что нарушает мозговое кровоснабжение. Тугие пояса сдавливают кровеносные сосуды в полости живота и тем самым затрудняют кровоток в органах грудной полости. Очень тесная обувь неблагоприятно отражается на нижних конечностях.

Контрольные вопросы

1. Строение сердца и сосудов, и их участие в движении крови в организме.
2. Клапанный аппарат (атриовентрикулярные и полулунные клапаны). Тоны сердца.
3. Проводящая система сердца.
4. Причина безостановочного движения крови.
5. Кровяное давление (систолическое, диастолическое)
6. Движение крови по венозным сосудам.
7. Большой и малый круг кровообращения.
8. Регуляция деятельности сердца.

ГЛАВА IV

СИСТЕМА ДЫХАНИЯ

Дыханием называется обмен газов между организмом и внешней средой. Его сущность заключается в поглощении живым организмом O_2 и выделением CO_2 . Биологическое окисление, происходящее в организме, осуществляется с помощью ферментов, локализованных на внутренних мембранах и в митохондриях — энергетических центрах клетки. Современная физиология дыхания объединяет воедино внешнее (легочное) и внутреннее (клеточное) дыхание.

Перенос газов между клеткой и внешней средой складывается из двух процессов: диффузии и конвекции.

Диффузией называют движения частиц вещества, приводящее к выравниванию его концентрации в среде. Молекулы газа в силу диффузии перемещаются из области большего его парциального давления в область, где его парциальное давление ниже. В начале XX века Август Круг показал, что если транспорт кислорода происходит на расстояние больше 0,5 мм, диффузия не успевает покрывать расход этого газа. В этом случае оно дополняется несравненно более быстрым процессом — конвекцией — переносом O_2 (и CO_2) с потоком газовой смеси и (или) жидкости.

Только конвективный перенос газов, участвующих в дыхании, может обеспечить дыхание крупных организмов, величина которых измеряется подчас метрами. Дыхательная система человека обладает важнейшими структурно-физиологическими особенностями, отличающимися от систем дыхания других классов позвоночных.

1. Легочный газообмен осуществляется путем возвратно-поступательной вентиляции альвеол, заполненных газовой смесью относительно постоянного состава, что способствует поддержанию ряда постоянных констант организма.

2. Главную роль в вентиляции легких играет строго специализированная инспираторная мышца диафрагма, которая обеспечивает известную автономию функции дыхания.

3. Центральный дыхательный механизм представлен ря-

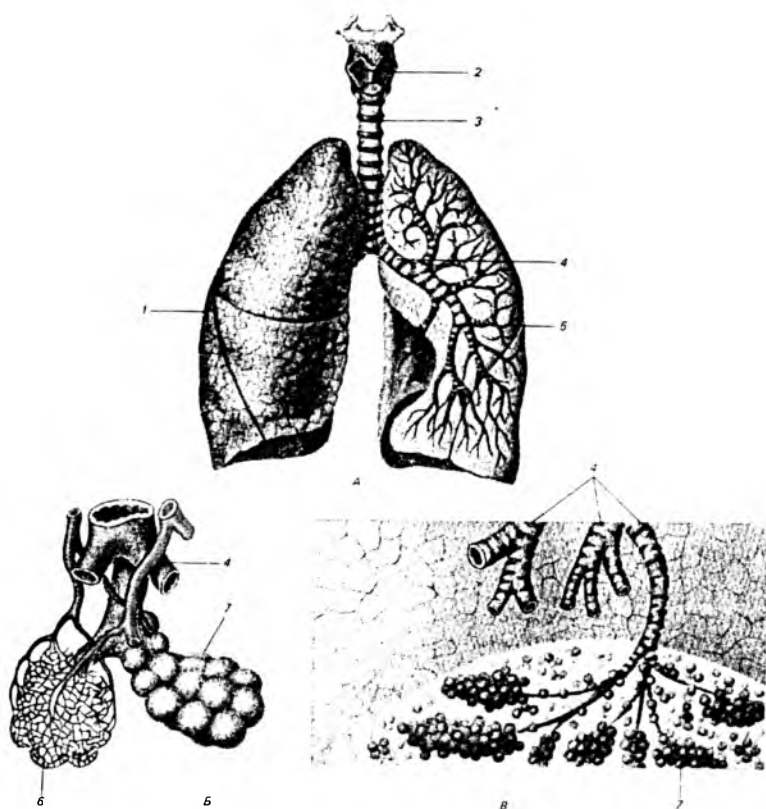


Рис. IV.1. Строение легких человека.

А — воздухоносные пути и легкие; Б — легочные альвеолы и их кровоснабжение; В — доляка легкого:

1 — легкое; 2 — гортань; 3 — трахея; 4 — бронхи; 5 — мелкие бронхи; 6 — капиллярная сеть; 7 — альвеолы.

дом специализированных популяций нейронов ствола мозга и, вместе с тем, подвержен модулирующим влияниям вышележащих нервных структур, что придает его функции значительную устойчивость в сочетании с подвижностью (мобильностью).

Обмен газов в легких млекопитающих поддерживается их вентиляцией за счет возвратно-поступательного перемещения воздуха в просвете дыхательных путей, которые происходят в процессе вдоха и выдоха.

Мышцы, осуществляющие дыхательный акт, подразделяют на инспираторные и экспираторные, способствующие соответственно увеличению и уменьшению объема грудной клетки, а также вспомогательные, которые включаются при форсированном дыхании.

Основной инспираторной мышцей служит диафрагма. При спокойном дыхании именно она обеспечивает весь объем легочной вентиляции. Диафрагма энергично работает с другим инспиратором — наружными межреберными мышцами. Роль межреберных мышц неоднозначна. Сокращение наружных межреберных и межхрящевых внутренних межреберных мышц, имея тенденцию к подниманию ребер и увеличению диаметра грудной клетки, помогает тем самым диафрагме выполнять инспираторную функцию. Напротив, задние участки внутренних межреберных мышц, при своем сокращении вызывают опускание ребер и способствуют выдоху. К экспираторным относятся и мышцы брюшной стенки. Их функция состоит в повышении внутрибрюшного давления, благодаря чему купол диафрагмы выпячивается в грудную полость и уменьшает ее объем. С момента рождения каждого млекопитающего легкие всегда находятся в более или менее растянутом состоянии. Это объясняется отрицательным давлением в плевральной щели, окружающей легкие. У плода до рождения легкие находятся в спавшемся состоянии, но после первого вдоха они заполняются воздухом и занимают всю плевральную полость. Затем, когда инспираторная мускулатура расслабляется, возросшая в ходе вдоха эластичная тяга легких возвращает их в исходное состояние и, за счет уменьшения объема, давление в них становится положительным, воздух из альвеол устремляется через воздухоносные пути наружу. Итак, дыхательный цикл включает две фазы: вдох (инспирацию) и выдох (экспирацию). Сопротивление дыханию зависит от просвета воздухоносных путей — особенно

голосовой щели, бронхов. Приводящие и отводящие мышцы голосовых связок, регулирующие ширину голосовой щели, управляются через посредство нижнего гортанного нерва группой нейронов, которые сосредоточены в продолговатом мозге. Бронхиальный тонус поддерживается парасимпатической и симпатической иннервацией. При спокойном дыхании человек вдыхает и выдыхает около 500см^3 воздуха (от 370 до 700см^3). Это дыхательный воздух. При максимально усиленном вдохе человек может вдохнуть еще 1500см^3 дополнительного воздуха. Этот объем воздуха несет название дополнительного воздуха.

После спокойного выдоха человек может при максимальном напряжении выдохнуть еще около 1500см^3 воздуха. Этот воздух получил название резервного; за счет дополнительного и резервного воздуха дыхание может быть значительно увеличено. При спокойном дыхании (от 12 до 16 раз в минуту) объем легочной вентиляции составляет 5-8 л/мин. Определение дыхательного, дополнительного и резервного воздуха имеет практическое значение, так как в своей совокупности они характеризуют жизненную емкость легких.

Жизненную емкость легких определяют газометром (спирометр), куда выдыхается после глубокого вдоха весь воздух, имеющийся в легких. У здоровых взрослых людей она равна 3,5 л, у людей хорошо тренированных физически она увеличена до 4,5-6 литров. В величину жизненной емкости легких не входит так называемый остаточный объем, удаляемый только при полном спадании легких. При спокойном дыхании из 500 мл дыхательного воздуха в альвеолы, где непосредственно происходит газообмен, поступает 350 мл, так как 150 мл воздуха приходится на дыхательные пути (трахея, бронхи) — так называемое вредное пространство. Поступивший при вдохе в альвеолу воздух перемешивается с остаточным и резервным воздухом ($1000+1500$). Таким образом, при спокойном дыхании обновляется примерно $1/7$ часть альвеолярного воздуха ($2500:350$), поэтому альвеолярный воздух существенно отличается по своему составу и от атмосферного и выдыхаемого воздуха.

Содержание кислорода и углекислого газа в атмосферном, альвеолярном, выдыхательном воздухе.

Воздух	Кислород (%)	Углекислота (%)
Вдыхаемый	20,92	0,03
Выдыхаемый	16,40	4,10
Альвеолярный	13,70	5,60

Газовый состав альвеолярного воздуха колеблется в весьма небольших пределах. Постоянство состава альвеолярного воздуха имеет существенное значение. Альвеолярный воздух составляет ту постоянную воздушную среду, с которой соприкасается кровь через тонкие стенки альвеол, эпителия и капилляров. Значительное число капилляров, расположенных в перегородках между альвеолами, обеспечивает весьма совершенный обмен между альвеолярным воздухом и кровью. Резкие колебания в составе альвеолярного воздуха неизбежно нарушили бы постоянство крови, оттекающей от легких к тканям и их стабильное функционирование. Кислород в клетки тканей проникает путем диффузии, обусловленной разностью его парциальных давлений по обе стороны, так называемого гематопаренхиматозного барьера. Так, среднее парциальное давление (P_{O_2}) в артериальной крови составляет около 100 мм рт. ст., а в клетках, где кислород непрерывно утилизируется, стремится к нулю. Недавно было доказано, что кислород диффундирует в ткани не только из капилляров, но частично из артериол. Перемещение тканевой жидкости, конвективные токи в ней могут способствовать транспорту кислорода между сосудами и клетками.

Напряжение кислорода в тканях в среднем составляет 20-40 мм рт. ст. Однако эта величина в различных участках живой ткани отнюдь не одинакова. Наибольшее значение P_{O_2} фиксируется вблизи артериального кольца кровеносного капилляра, наименьшая в самой удаленной от капилляра точке. Критическое P_{O_2} для клеток, интенсивно потребляющих кислород, составляет около 1 мм рт. ст. Отсюда следует, что дос-

тавка кислорода тканям должна гарантировать поддержание P_{O_2} не ниже критического уровня.

Перенос CO_2 из клеток тканей в кровь происходит, главным образом, путем диффузии, т.е. в силу разности напряжений CO_2 по обе стороны гематопаренхиматозного барьера. Среднее артериальное значение P_{CO_2} составляет 40 мм рт. ст., а в клетках оно достигает 60 мм рт. ст. Максимальное парциальное давление углекислого газа, и следовательно скорость его диффузного транспортирования, в значительной мере определяется темпами продуцирования CO_2 (т.е. интенсивностью окислительных процессов) в данном органе. По той же причине P_{CO_2} и P_{O_2} в различных венах не одинаково. Так, в крови, оттекающей от работающей мышцы, напряжение O_2 гораздо ниже, а напряженность CO_2 гораздо выше, чем, например, в крови, оттекающей от соединительных тканей.

Механизм регуляции дыхания осуществляется нервными центрами, расположенными в продолговатом мозгу. А центральный дыхательный механизм входит в состав ретикулярной формации ствола мозга. Ядра вентральной дыхательной группы содержат инспираторные и экспираторные нейроны. Активность центрального дыхательного механизма, в свою очередь, управляется стимулами, исходящими от хеморецепторов и механорецепторов дыхательной системы. Главная особенность работы этого механизма — линейное нарастание активности инспираторных нейронов на протяжении вдоха и резкий обрыв инспираторной активности, знаменующий окончание вдоха и переход к выдоху.

Этот процесс носит ритмический характер. В области бифуркации сонной артерии на уровне шеи расположено каротидное тело (каротидный клубочек). Оно обильно снабжается кровью и содержит сложно устроенный рецепторный аппарат, реагирующий на изменение газового состава артериальной крови: снижение напряжения кислорода (гипоксемия), повышение напряжения CO_2 (гиперкапия), увеличение концентрации ионов H (ацидоз). Все три фактора, вызывая возбуждение каротидных хеморецепторов, усиливают активность центрального дыхательного механизма. Главным стимулятором,

управляющим дыханием. служит концентрация CO_2 в артериальной крови и внеклеточной жидкости мозга. Чем сильнее возбуждение бульбарных хеморецепторных структур и артериальных хеморецепторов, тем выше вентиляция. Механорецепторы дыхательной системы выполняют двойную роль: во-первых они участвуют в регуляции параметров дыхательного цикла, глубины и длительности вдоха-выдоха; во-вторых, эти рецепторы служат и источником ряда рефлексов защитного характера — кашля. Участие высших отделов ЦНС в регуляции дыхания человека проявляется в неприятных условиях одышки, которая возникает у него при некоторых функциональных нагрузках на кардиореспираторную систему, например, при тяжелой мышечной работе. В условиях патологии одышка служит одним из показателей дыхательной недостаточности.

Возрастные особенности системы дыхания

У плода человека, начиная с 2-3 месячного возраста, появляются первые дыхательные движения, хотя воздухоносные пути эмбриона заполнены жидкостью, а легкие находятся в спавшемся состоянии. Постепенно эти движения становятся более регулярными, но незадолго до родов прекращаются. После рождения первый вдох (первый крик) происходит в момент пережатия пуповины — очевидно, вследствие резкой стимуляции хеморецепторов, благодаря быстрому накоплению в крови CO_2 и убыли O_2 . Большое значение при этом имеют тактильные и температурные раздражители, повышающие активность ЦНС, в том числе активность центрального дыхательного механизма. В первые дни жизни дыхание через нос затруднено, так как ребенок рождается с недоразвитой полостью носа. Только с 2 лет начинает увеличиваться гайморова полость, а лобные пазухи окончательно формируются к 15 годам. Наиболее интенсивный рост гортани наблюдается в возрасте 10-14 лет, когда проявляются и половые особенности ее развития. Рост легких с возрастом происходит, главным образом, за счет увеличения количества и объема альвеол, что имеет существенное значение для процессов газообмена.

Если у новорожденного диаметр альвеолы равен 0,07 мм, то у взрослых он доходит до 0,2 мм. Увеличение поверхности легких у подростков очень важно для осуществления эффективного газообмена в период бурного роста и развития организма. Поверхность легких, которая у новорожденных равна 6 м², к 17 годам увеличивается до 90 м², т.е. достигает уровня взрослого человека. Объем легких к 12 годам увеличивается в 10 раз, по сравнению с таковым у новорожденного ребенка, а в 17 лет нарастает до 20 раз. По мере роста у детей увеличивается диаметр грудной клетки. Его годовой прирост в возрасте 7-13 лет составляет в среднем 1,5-2 см, а в 14-17 лет увеличивается до 2,5-3,5 см в год. К 14-15 годам у девушек формируется грудной, а у юношей — брюшной тип дыхания. Новорожденный ребенок дышит до 60 раз в минуту. К 5-7 годам частота дыхания достигает 25 раз в минуту, в 13-14 лет — 18-20 раз и у взрослого — 14-16 дыханий в минуту. Минутный объем дыхания у детей с возрастом быстро нарастает и к 12 годам достигает значительно больших значений, чем у взрослых. Так, у новорожденного он равен 650-700 мл воздуха, к концу первого года жизни — 2600 мл, к 5 годам — 5800 мл, к 12 годам — 7000-9000 мл, а у взрослого человека он обычно равен 5000-6000 мл. С 13 до 17 лет жизненная емкость легких снижается и достигает величин, характерных для взрослого человека. У детей первых лет жизни можно отметить более высокую устойчивость к кислородному голоданию, чем у детей более старшего возраста и взрослых, что можно объяснить более низкой возбудимостью дыхательного центра, связанного с незрелостью функций нервной системы, а точнее, более высоким содержанием кислорода в альвеолярном воздухе. Важно отметить, что в период полового созревания организм подростков менее устойчив к кислородному голоданию, чем организм взрослого человека.

Гигиена системы дыхания

Как отмечено выше, органы дыхания играют важную роль в жизнедеятельности организма детей и подростков. Поэтому основная забота гигиенистов ложится на развитие легких при

помощи дыхательной гимнастики и других упражнений, в том числе в постановке голоса при обучении речи и пению. Для развития голосового аппарата особенно полезна декламация с правильными ударениями и модуляцией. Такая гимнастика голосового аппарата способствует также развитию грудной клетки и легких. В периоды, когда наступают возрастные изменения голоса, следует рекомендовать пение и тем самым раздражать свой голосовой аппарат. Для развития легких у детей и подростков особо необходима разработка мышц грудной клетки. Основными требованиями в этом направлении являются: правильное положение тела (особенно во время сидения за партой и дома при подготовке уроков), дыха-

Основные количественные показатели системы дыхания организма взрослого человека:

Число дыхания в покое	16-20 в мин
Жизненная емкость легких	3-5 л
Дыхательный объем вдоха	500-700 мл
Резервный объем вдоха	1,0-1,5 л
Остаточный воздух	0,8-1,7 л
Легочная вентиляция в покое	0,1-0,7 л
Легочная вентиляция при работе	0,83-1,67л (50-100 л/мин)
Внутриплевральное отрицательное давление при вдохе	1,2 кПа (9мм рт. ст.)
Тоже при выдохе	0,8 кПа (6 мм рт. ст.)
Содержание O_2 и CO_2 :	
- в атмосферном воздухе	20,94 и 0,03%
- в выдыхаемом воздухе	16,3 и около 4%
- в альвеолярном воздухе	14,2-14,6 и 5,2-5,7%
Парциальное давление O_2 в альвеолярном воздухе	Около 14,7 кПа (110 мм рт. ст.)
Парциальное давление CO_2 в альвеолярном воздухе	5,3 кПа (40 мм рт. ст.)
Напряжение O_2 в артериальной крови	Около 13,3 кПа (100 мм рт. ст.)
Напряжение O_2 в венозной крови	5,3-6,0 кПа (40-45 мм рт. ст.)
Напряжение CO_2 в артериальной крови	5,3 кПа (40 мм рт. ст.)
Напряжение CO_2 в венозной крови	Около 6,3 кПа (47 мм рт. ст.)
Коэффициент утилизации O_2 в покое	Около 40%
Коэффициент утилизации O_2 при работе	50-60%

тельная гимнастика и другие физические упражнения, развивающие мускулатуру, управляющую дыхательными движениями грудной клетки. Весьма полезны такие виды спорта, как плавание, гребля, катание на коньках и ходьба на лыжах, а также современные виды — серфинг и другие.

Контрольные вопросы

1. Особенности внешнего (легочного) и внутреннего (клеточного) дыхания.
2. Строение дыхательного аппарата. Роль диафрагмы, ребер, межреберных мышц в осуществлении актов вдоха и выдоха.
3. Величины дыхательного, дополнительного и резервного воздуха. Жизненная емкость легких.
4. Газовый состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха.
5. Механизмы, регулирующие вдох и выдох. Частота дыхания человека.
6. Возрастные особенности дыхания.

ГЛАВА V ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Нормальная жизнедеятельность организма человека возможна лишь при регулярном поступлении питательных веществ, которое осуществляется через пищеварительную систему. Питательные вещества являются как источником жизни, покрывающим расходы организма, так и строительным материалом, который используется в процессе роста организма и воспроизведения новых клеток, замещающих отмирающие. Пищеварительная система состоит из пищеварительной трубки и примыкающих к ней специфических железистых образований (слюнные и поджелудочная железы, печень), которые в целом обозначают термином желудочно-кишечный тракт (рис.V.1.).

Функции желудочно-кишечного тракта направлены на достижение конечного результата деятельности пищеварительной системы, которым является гидролиз пищевых веществ (белков, жиров, углеводов) до мономеров (аминокислот, моносахаридов, моноглицеридов и жирных кислот) и транспорт их из пищеварительного канала во внутреннюю среду организма. Физико-химические процессы, обеспечивающие указанный конечный результат, составляют сущность пищеварения и всасывания. Эти процессы реализуются при участии секреторной и моторной функций желудочно-кишечного тракта.

Секреторные клетки желудочно-кишечного тракта продуцируют пищеварительные ферменты, обеспечивающие гидролитическое расщепление белков, углеводов, жиров и нуклеиновых кислот. Процесс гидролиза начинается в просвете желудочно-кишечного тракта и заканчивается на мембране кишечных клеток, где происходит сопряжение процессов пищеварения и всасывания.

Моторная функция желудочно-кишечного тракта направлена на механическую обработку потребляемой пищи, перемешивание содержимого желудочно-кишечного тракта, обеспечивающее контакт перевариваемых веществ с гидролитическими ферментами, на продвижение содержимого работа желудочно-кишечного тракта тесно связана с его регуляцией, которая носит местный и центральный характер.

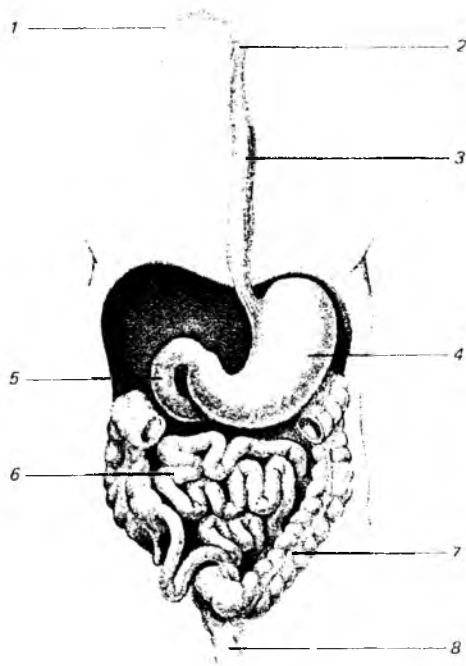


Рис. V.1. Желудочно-кишечный тракт человека: 1 — полость рта; 2 — глотка; 3 — пищевод; 4 — желудок; 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — тонкая кишка; 7 — толстая кишка; 8 — прямая кишка.желудочно-кишечного тракта по пищеварительному каналу и выведение наружу экскрементов.

Центральный уровень регуляции пищеварительной системы включает ряд структур ЦНС (спинового мозга и ствола мозга), которые входят в состав пищевого центра. Пищевой центр наряду с координацией деятельности желудочно-кишечного тракта осуществляет регуляцию пищевого поведения.

Формирование целенаправленного пищевого поведения происходит с участием гипоталамуса, лимбической системы и коры головного мозга. Разные уровни регуляции пищева-

нительной системы связаны эфферентными проводниками, относящимися к симпатическому и парасимпатическому отделам вегетативной нервной системы, которые проходят в блуждающих в чревных и тазовых нервах.

Центральная нервная система представляет собой комплекс связанных между собой микроганглионарных образований, располагающихся в толще клеток желудочно-кишечного тракта. Из них наибольшее значение в регуляции функций желудочно-кишечного тракта имеют межмышечные (миоэнтеральное, Ауэрба) и подслизистые (Мейснера) сплетения. В передаче регуляторных воздействий на эффекторные клетки желудочно-кишечного тракта принимают участие халинэргические и адренэргические нейроны. В пределах центральной нервной системы, в интрамуральных ганглиях, оканчиваются отростки холинэргических нейронов, относящихся к головному и тазовому отделам автономной нервной системы.

Адренэргические нервные волокна, проходящие в составе сосудистых сплетений, являются отростками нейронов, которые располагаются в вегетативных ганглиях пограничного симпатического ствола. В желудочно-кишечном тракте насчитывается более десяти пептидов, таких, как холистоксинин, гастриноосвобождающий пептид, соматостатин, водоактивный интестинальный пептид, вещество Р, энкефалин, нейротензин и др. Клетки энтеральной нервной системы могут являться возбуждающими или тормозными. Разбросанность эндокринных клеток по желудочно-кишечному тракту позволило обосновать всю их совокупность термином «диффузная эндокринная система».

Высвобождение гастроинтестинальных гормонов из соответствующих клеток происходит при действии на них других регуляторных пептидов, при механическом или химическом воздействиях на эндокринные клетки со стороны полости желудочно-кишечного тракта.

Регуляторные влияния на клетки-мишени осуществляютс­я двумя путями — эндокринным и паракринным. При эндокринном пути физиологически активное вещество, попа-

дая в артериальную кровь, приносится к клеткам- мишеням. При парокриновом пути вещество действует на клетку, находящуюся рядом с клеткой-мишенью.

Нервные и эндокринные элементы пищеварительной системы взаимосвязаны и объединяются в нейроэндокринные регуляторные контуры (цепы). При кооперативных (совместных) воздействиях нейрогенных или гормональных факторов на эффекторную клетку может проявляться потенцирование или ингибирование функциональных эффектов.

В настоящее время существуют три типа пищеварения: внутриклеточное, внеклеточное дистантное и мембранное (пристеночное или контактное). Внутриклеточное пищеварение у высших животных имеет ограниченное значение и выполняет защитные функции (фагоцитоз).

Внутриклеточное дистантное пищеварение. При данном типе пищеварения ферменты, синтезированные секреторными клетками, выделяются во внеклеточную среду, где и реализуется их гидролитический эффект в отношении пищевых веществ. Этот тип пищеварения особенно развит у высокоорганизованных животных и человека.

Мембранное (пристеночное, контактное) пищеварение осуществляется ферментами, локализованными на структурах мембраны кишечных клеток.

Человек и многие виды животных, в основном, обладают собственным пищеварением. При этой форме пищеварения секреторная функция желудочно-кишечного тракта осуществляется пищеварительными железами. Различают железы трубчатого типа (железы желудка и кишечника) и апенарные железы. Последние состоят из групп клеток, объединенных вокруг протока, в который выделяется секрет (слюнные железы, печень, поджелудочная железа). В результате поступления в клетку воды, неорганических и низкомолекулярных органических соединений, синтез из них секреторного продукта и выведение его из клетки, составляет секреторный цикл. В зависимости от временного соотношения фаз секреторного цикла, секреция может быть непрерывной или прерывистой. Секреция пищеварительных желез характеризуется адаптацией к

пищевому рациону. Она проявляется в изменении интенсивности продукции секрета каждой клеткой и изменением соотношения между различными гидролитическими ферментами.

Слюна является первым секретом, образующимся в ротовой полости из трех пар крупных слюнных желез: околоушных (серозных), подчелюстных (серозно-слизистых), а также многочисленных мелких желез, рассеянных на слизистой оболочке полости рта. Мелкие подъязычные железы постоянно вырабатывают секрет, увлажняющий полость рта, другие железы секретируют слюну при их стимуляции. За 1 сутки у человека вырабатывается 0,5-2 л. слюны. Она содержит гидролитический фермент альфа-амилазу, мукополисахариды, глюкотеины, белки, ионы, (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^- и др). Секретию слюнных желез возбуждает прием пищи и связанный с ним комплекс условно и безусловно-рефлекторных раздражителей. Слюнные железы иннервируются холинэргическими и адренэргическими волокнами вегетативной нервной системы.

Железы желудка продуцируют желудочный сок. Они располагаются в области дна и тела желудка, содержат клетки трех типов:

- обкладочные, продуцирующие HCl ;
- главные, вырабатывающие комплекс протеолитических ферментов;
- добавочные клетки, секретирующие слизь (муцин), бикарбонат, мукополисахариды и гастромукопротеин (внутренний фактор).

У человека объем суточной секреции желудочного сока составляет 2,0-3,0 л. Натощак реакция желудочного сока нейтральная или щелочная; после приема пищи — сильнокислая ($\text{pH} = 0,8-1,5$). В главных клетках желез желудка синтезируется пепсиноген-неактивный — предшественник пепсина, являющийся основным гидролитическим ферментом желудочного сока. В полости желудка от пепсиногена отщепляется ингибирующий белковый комплекс, превращая его в пепсин. Активация пепсиногена запускает выделение HCl , в последующем пепсин сам активирует свой профермент. В желудочном соке человека имеется также другой фермент гастриксин. У жвачных животных и

человека, питающихся молоком матери, обнаружен химозин (реннин) — фермент, створаживающий молоко.

Желудочная слизь (муцин) продуцируется добавочными клетками желудочных желез и играет важную роль в предотвращении повреждающего воздействия на слизистую оболочку желудка HCl и пепсина.

Хлористоводородная кислота (HCl) продуцируется обкладочными клетками. Концентрация ионов H^+ в желудочном соке составляет 150-170 ммоль/л. В регуляции желудочной секреции центральное место занимают ацетилхолин, гастрин и гистамин. Каждый из них возбуждает секреторные клетки. В процессе желудочной секреции выделяют три фазы — мозговую, желудочную и кишечную — в зависимости от места действия раздражителя. В мозговой фазе участвуют все факторы, сопровождающие прием пищи, о чем свидетельствуют работы И.П.Павлова. В желудочной фазе стимулы секреции возникают в самом желудке, когда секреция усиливается при растяжении желудка и действии на его слизистую оболочку продуктов гидролиза белка, некоторых аминокислот, а также экстрактивных веществ мяса и овощей.

Влияние на железы желудка, поступающее с кишечника, определяет их функционирование в третьей, кишечной фазе секреции. Последняя — вначале возрастает, а затем снижается. Стимуляция желудочных желез является, прежде всего, результатом поступления в кишечник содержимого желудка, недостаточно обработанного механически и химически. На желудочную секрецию в кишечной фазе может влиять и выделение из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки секретина. Он тормозит секрецию HCl, но усиливает секрецию пепсиногена. На секреторный процесс в желудке оказывает влияние также гастрин — высвобождающийся пептид, который усиливает секрецию HCl. Среди факторов, влияющих на желудочную секрецию существенное значение имеют эмоциональное возбуждение и стресс. Страх, тоска вызывают торможение, а раздражение и ярость — усиление секреторной функции желудка.

Поджелудочная железа

Ацинарные клетки поджелудочной железы продуцируют гидролитические ферменты, расщепляющие все компоненты пищевых веществ. Альфа-амилаза, липаза и нуклеаза секретируются в активном состоянии, а трипсиноген, химотрипсиноген, профосфолипаза и прокарбооксипептидазы А и В (все виды проферментов трипсиногена) активируются ферментом двенадцатиперстной кишки — энтерокиназой и превращаются в трипсин. Трипсин также активирует профосфолипазу А, проэластазу и прокарбооксипептидазы А и В. Ферментный состав сока поджелудочной железы зависит от вида пищи: при приеме углеводов возрастает преимущественно секреция амилазы, белков — трипсина и химотрипсина, при приеме жировой пищи отмечается секреция сока с повышенной липолитической активностью.

В сутки поджелудочная железа человека вырабатывает 1,5-2 л сока, его рН составляет в среднем 7,5-8,8. Основными стимуляторами экзокринных клеток поджелудочной железы являются ацетилхолин и гастроинтестинальные гормоны — холицистокинин и секретин. Холицистокинин высвобождается из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки под влиянием продуктов переваривания белка и жира, секретин — при действии на S-клетки двенадцатиперстной кишки HCl (рН-4,5). Холицистокинин является сильным стимулятором секреции ферментов поджелудочной железы и лишь незначительно усиливает секрецию бикарбоната. Секретин, наоборот, стимулирует преимущественно секрецию бикарбоната. Естественным стимулятором секреции поджелудочной железы является прием пищи. В формировании секреции поджелудочной железы участвуют холинэргические волокна блуждающего нерва. Поступление содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку обуславливает воздействие на ее слизистую оболочку HCl и продуктов переваривания жира и белка, что вызывает высвобождение секретина и холицистокинина. Эти гормоны и определяют механизмы секреции поджелудочной железы в кишечной фазе.

Желчеотделение — это процесс образования желчи печенью, который происходит непрерывно как путем фильтрации ряда

веществ (вода, глюкоза, электролиты) из крови в желчные капилляры, так и посредством активной секреции клетками печени (гепатоцитами) солей желчных кислот, HCO_3^- и Na^+ . Окончательное формирование состава желчи происходит в результате реабсорбции воды и минеральных солей в желчных капиллярах, протоках и желчном пузыре. У человека за сутки образуется 0,5–1,5 л желчи. Основными компонентами её являются желчные кислоты, пигменты, холестерин. Кроме того она содержит жирные кислоты, муцин, различные ионы (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^-) и другие вещества; pH печеночной желчи составляет 7,3–8,0 пузырной — 6,0–7,0. Первичные желчные кислоты (холевая, хенодезоксихолевая), образующиеся в гепатоцитах из холестерина, соединяются с глицином или таурином и выделяются в виде натриевой гликохолевой и калиевой солей, таурохолевой кислоты. В кишечнике под влиянием бактериальной флоры они превращаются во вторичные желчные кислоты — дезоксихолевую и метахолевую. До 90% желчных кислот активно реабсорбируется из кишечника в кровь и по портальным сосудам возвращается в печень. Таким образом осуществляется печеночно-кишечная циркуляция желчных кислот.

Желчные пигменты (билирубин и биливердин) представляют собой экскретируемые печенью продукты распада гемоглобина. У человека и плотоядных животных преобладает билирубин, определяющий золотисто-желтый цвет желчи. Процесс образования желчи усиливается в результате приема пищи. Желчеотделение является периодическим процессом, также связанным, в основном, с приемом пищи. Сильными возбудителями желчевыделения являются яичные желтки, молоко, мясо, жиры. Основным стимулятором сократительной активности желчного пузыря является холицистокинин. Кишечный сок продуцируется бруннеровскими железами, расположенными в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки, и либеркюновыми железами тонкой кишки. Общее количество кишечного сока за сутки у человека образуется до 2,5 л, pH которого составляет 7,2–7,5.

Клетки кишечного эпителия обновляются за сравнительно короткий срок. В течение примерно 24–36 часов они перемеща-

ются из крипт слизистой оболочки к вершине ворсинок, откуда и отторгаются через 3 суток после начала процесса.

Процедуры переваривания пищевых веществ стимулируют выделение сока, богатого ферментами.

Переваривание пищевых веществ

В желудочно-кишечном тракте пища подвергается физической (размельчение, набухание, растворение) и химической обработке. Последняя заключается в гидролизе питательных веществ до стадии мономеров. Гидролиз пищевых веществ осуществляется в определенной последовательности и в различных отделах желудочно-кишечного тракта имеет свои особенности.

В полости рта осуществляется начальный гидролиз полисахаридов (крахмала, гликогена) Альфа-амилаза слюны расщепляет глюкозидные связи гликогена и молекул амилозы и амилопектина, входящих в структуру крахмала, с образованием декстринов. Действие амилазы в полости рта кратковременно, однако гидролиз углеводов под ее воздействием продолжается в желудке за счет поступившей сюда слюны. Когда содержимое желудка под воздействием HCl приобретает кислую реакцию, амилаза инактивируется и прекращает свое действие.

В желудке происходит начальный гидролиз белков под воздействием протеолитических ферментов желудочного сока (пепсина, гастриксина, химозина) с образованием полипептидов. Здесь гидролизуется около 10% полипептидных связей. Указанные ферменты активны лишь в кислой среде, создаваемой HCl . Действие протеолитических ферментов реализуется, главным образом, в поверхностных слоях пищевой массы, прилежащих к стенке желудка. По мере переваривания пищевая масса сдвигается в пилорический отдел, откуда после частичной нейтрализации эвакуируется в двенадцатиперстную кишку. Здесь, и далее в тонкой кишке, химус (пища обработанная желудочным соком) подвергается действию ферментов поджелудочной железы и собственно кишечных ферментов, имеющих щелочную реакцию. У человека pH в двенадцатиперстной кишке колеблется в пределах 4,0-8,5; в тонкой кишке он сохраняется в диапазоне 6,5-7,5. Альфа-амилаза поджелудочной железы гид-

ролизует декстрины до мальтозы и изомальтозы. При этом образуется лишь небольшое количество глюкозы. Сахариды подвергаются дальнейшему гидролизу собственно кишечными карбогидразами до моносахаридов (глюкозы, галактозы, фруктозы). Эти ферменты, осуществляющие заключительный этап гидролиза углеводов, синтезируются непосредственно в кишечных клетках, локализованных в области щеточной каймы энтероцитов, и прочно связаны с ней. Из перечисленных кишечных ферментов лактоза имеется только у млекопитающих.

Протеолитические ферменты сока поджелудочной железы (трипсин, хемотрипсин, эластаза, карбоксипептидазы А и В) осуществляют в кишечнике дальнейшее переваривание белков.

Трипсин, хемотрипсин и эластаза, как и пепсин, являются эндоферментами. Они расщепляют, главным образом, внутренние белковые связи, в результате чего образуются более или менее крупные фрагменты (поли и олигопептиды). Экзоферменты (карбоксипептидазы А и В, аминопептидаза, дипептидазы) отщепляют от пептидной цепи концевые аминокислоты, в результате чего образуются свободные аминокислоты и малые пептиды, способные к всасыванию.

Начальные этапы гидролиза жиров (из которых основное значение имеют триглицериды) протекают в полости двенадцатиперстной кишки под действием липазы — сока поджелудочной железы. В процессе гидролитического расщепления жира большое значение имеет процесс эмульгирования. Он увеличивает поверхность жира, на которой реализуется ферментативная активность липазы при помощи желчи. В результате действия липазы эмульгированные жиры в форме моноглицеридов и жирных кислот постепенно переходят в мицеллярное состояние. Одновременно с расщеплением триглицеридов происходит гидролиз холестерина до холестерина и свободных жирных кислот под действием холистеразы при $\text{pH} = 6,6-8,0$.

Фосфолипиды, (преимущественно лецитин) расщепляются фосфолипазой А. Она гидролизует эфирную связь глицерина и жирной кислоты у второго атома углерода, превращая лецитин в изолецитин и жирную кислоту. Кроме указанных групп ферментов, участвующих в процессе переваривания пищевых веществ,

имеется ряд других — это щелочная фосфатаза, нуклеазы (РНКаза, ДНКаза), нуклеотидазы, нуклеозидазы и другие ферменты, расщепляющие полинуклеатиды и нуклеиновые кислоты.

Пищеварение в толстой кишке у человека практически отсутствует. Толстая кишка, в отличие от других отделов кишечника, богата микроорганизмами. Значение микробной флоры заключается в том, что она осуществляет разложение непереваренной пищи и компонентов непереваренных секретов, в результате чего образуются органические кислоты, газы (CO_2 , CH_4 , H_2S) и токсические вещества (фенол, скатол, индол, крезол). Часть этих веществ, поступающих в организм, обезвреживаются печенью. В толстой кишке всасываются некоторые витамины и аминокислоты продуцируемые микробами кишечной полости.

Выше было упомянуто наличие так называемого мембранного пищеварения, которое осуществляется в зоне щеточной каймы энтероцитов. Характерной особенностью кишечных клеток является наличие щеточной каймы, которая образована микроворсинками, выростами цитоплазмы, ограниченными мембраной. На апикальной поверхности каждого энтероцита находится около 3-4 тыс. микроворсинок, а на 1 мм^2 поверхности кишечника приходится до 50-100 млн микроворсинок. У человека и других млекопитающих высота микроворсинок составляет в среднем 1 мкм, диаметр — около 0,1 мкм. Внешняя поверхность плазматической мембраны энтероцитов покрыта гликокаликсом, который образует на апикальной поверхности кишечных клеток слой толщиной до 0,1 мкм. Гликокаликс состоит из множества мукополисахаридных нитей, связанных кальциевыми мостиками. В гликокаликсе абсорбирован целый ряд пищеварительных ферментов. Именно на внешней (апикальной) поверхности кишечных клеток, образующей щеточную кайму с гликокаликсом, осуществляется мембранное пищеварение.

Собственно кишечные ферменты мембраны энтероцитов осуществляют преимущественно заключительные стадии гидролиза белков, углеводов и, возможно, жиров. В результате мембранного гидролиза образуются преимущественно мономеры, которые и транспортируются в циркуляторное русло. Согласно

современным представлениям, усвоение пищевых веществ осуществляется в три этапа: полостное пищеварение, мембранное пищеварение и всасывание. Собственно кишечные ферменты располагаются в непосредственной близости от транспортных систем, участвующих в процессе всасывания веществ. Благодаря этому мембранное пищеварение обеспечивает сопряжение конечных этапов переваривания пищевых веществ и начальных этапов всасывания и является совокупностью процессов, обеспечивающих перенос веществ из просвета кишки в кровь и лимфу. Общая площадь всасывающей поверхности кишки человека составляет приблизительно 200 м^2 . Через эпителиальную поверхность кишки постоянно происходит переход веществ в двух направлениях: из просвета кишки в циркуляторное русло и, одновременно, из кровеносных капилляров в полость кишечника. Если преобладает транспорт из просвета кишки, результирующим эффектом двух противоположно направленных потоков является всасывание, если доминирует обратный путь — секреция (экскреция). Всасывание веществ осуществляется с участием различных видов транспорта.

Пассивный транспорт жидкостей и растворенных в них веществ происходит без затрат энергии. К этому виду транспорта относится диффузия, осмос и фильтрация. Движущей силой диффузии частиц растворяемого вещества является их концентрационный градиент. При осмосе происходит перемещение в соответствии с концентрационным градиентом частиц растворителя. Процесс фильтрации заключается в переносе раствора через пористую мембрану под действием гидростатического давления.

Активный транспорт веществ является однонаправленным и связан с затратами энергии, источником которой служат макроэргические фосфаты. При активном энергозависимом транспорте вещество может переноситься против градиента концентрации, в результате чего создается несимметричное распределение веществ по обе стороны клеточной мембраны. Предполагают наличие гипотетических транспортеров, располагающихся на клеточной мембране и переносящих транспортируемое вещество через мембрану.

Облегченная диффузия, как и прочая диффузия, осуще-

ствляется без затрат энергии по градиенту концентрации. Всасывание воды в тонкой и толстой кишке осуществляется путем диффузии, общее количество которой у человека за 1 сутки составляет 8-10 л., хлористого натрия — 1 моль.

Транспорт воды тесно связан с транспортом ионов Na^+ , и определяется им. Ионы натрия поступают в энтероциты пассивным путем, но с участием специфических транспортных систем. Транспорт Na^+ через базальную и латериальную мембраны энтероцита является активным и осуществляется за счет локализуемого здесь Na^+ , K^+ насоса. Абсорбция ионов Cl^- против градиента концентрации энергетически обеспечивается активным транспортом Na^+ . Активному транспорту Na^+ принадлежит решающая роль в обеспечении переноса воды. Создаваемый им осмотический градиент служит непосредственной движущей силой для молекул воды, которая может транспортироваться как через энтероциты, так и по межклеточным каналам. Из двухвалентных катионов, всасывающихся в кишечнике, наибольшее значение имеют Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cu^{2+} и Fe^{2+} . Кальций всасывается по всей длине желудочно-кишечного тракта. В двенадцатиперстной кишке всасываются ионы Mg^{2+} , Zn^{2+} и Se^{2+} и Cu^{2+} . Все они поступают в кровь пассивным путем. Fe^{2+} всасывается как активным, так и пассивным путем. В кишечнике могут всасываться различные моносахариды (глюкоза, фруктоза), а в период питания молоком матери — галактоза.

Поступление моносахаридов из просвета тонкой кишки в кровь может осуществляться различными путями. Однако глюкоза транспортируется сопряженно с Na^+ , движущей силой является контрационный градиент последнего. Этот процесс протекает с использованием энергии АТФ.

Основным механизмом поступления аминокислот в энтероцит является Na^+ -зависимый активный транспорт. Вместе с тем возможна и диффузия аминокислот по электрохимическому градиенту. Практически единственным видом продуктов гидролиза белка, всасывающихся в кровяное русло, у высших животных и человека являются аминокислоты. У новорожденных млекопитающих, когда ещё не функционируют механизмы расщепления белка, возможно усвоение ин-

тактного белка посредством пиноцитоза. Таким путем в организм новорожденного с молоком матери поступают антитела, обеспечивающие невосприимчивость к инфекциям. Всасывание жиров (в основном триглицеридов) после их гидролиза может происходить через мембрану энтероцита лишь после определенных физико-химических превращений.

Моноглицериды и жирные кислоты с участием желчных кислот образуют мицеллы. Желчные кислоты стабилизируют мицеллы и обеспечивают их транспорт из просвета кишечника к энтероцитам, в которые жиры проникают путем пассивной диффузии. В энтероцитах происходит обратный синтез (ресинтез) триглицеридов из моноглицеридов и жирных кислот. Ресинтезированные жиры транспортируются из энтероцитов в лимфу в виде хиломикронов. Кроме хиломикронов в энтероцитах синтезируются липопротеиды очень низкой плотности. Хиломикроны и липопротеиды очень низкой плотности переходят из энтероцитов в лимфатические сосуды и через грудной лимфатический проток попадают в кровь. С всасыванием жиров тесно связано всасывание жирорастворимых витаминов (А, Д, Е, К). Витамины, растворимые в воде, могут всасываться посредством диффузии.

Моторная функция. Двигательная (моторная) активность желудочно-кишечного тракта оказывает влияние на все этапы процесса пищеварения. Она обеспечивает механическую обработку пищи, смешивание ее с ферментами, смену пристеночного слоя химуса, транспорт и выделение экскрементов.

Ацетилхолин, выделяющийся в окончаниях холиэргических нервных волокон или введенный извне, оказывает возбуждающее влияние на гладкую мускулатуру желудочно-кишечного тракта. Адреналин и норадреналин вызывают, как правило, торможение сократительной активности желудка и кишечника. Имеется и целый ряд других биологически активных веществ (мотилин, гастрин, энкефалины, соматостатин) оказывающих влияние на моторику желудочно-кишечного тракта.

Необходимо отметить, что глотание, движение пищи на пищеводу, желудку и кишечнику осуществляется рефлекторно после раздражения пищей различных участков пищевари-

тельного тракта. Регуляция деятельности пищеварительной системы тесно связана с формированием пищевого поведения, в основе которого лежит чувство голода, мотивация которого направлена на устранение дискомфорта, связанного с недостатком питательных веществ в организме. Центром, где формируется чувство голода, является гипоталамус. В центральной зоне гипоталамуса находится центр насыщения. Гипоталамические центры голода и насыщения обладают высокой возбудимостью, реагируют на нервные и гуморальные раздражители и тесно связаны с лимбическими и ретикулярными структурами, а также с корой больших полушарий мозга. В возникновении чувства голода принимают участие нервные и гуморальные механизмы. В формировании ощущений, связанных с голодом, играет афферентная импульсация, поступающая в ЦНС от рецепторов желудочно-кишечного тракта.

Ощущение чувства голода связано с понижением содержания в крови глюкозы, аминокислот и межклеточных продуктов, липидного обмена. В противоположность чувству голода, после приема пищи наступает чувство насыщения, оно возникает в результате стимуляции обонятельных, вкусовых рецепторов и механорецепторов полости рта, глотки, пищевода, желудка и двенадцатиперстной кишки. Наступление насыщения объясняется повышением содержания в крови соответствующих веществ (глюкозы, аминокислот, продуктов обмена липидов), в противоположность понижению их содержания при формировании чувства голода. Важную роль в регуляции потребления пищи, возникновения чувства голода и насыщения играют, по-видимому, пептидные гормоны. Пептиды могут влиять на пищевое поведение, воздействуя непосредственно на структуры пищевого центра, или опосредованно, вовлекая в реализацию афферентные нервные пути, идущие от рецепторов желудочно-кишечного тракта.

Еще одно ощущение человека названо аппетитом. Он является частью чувства голода, но может быть самостоятельным, независимо от физиологических потребностей. Аппетит может появляться и в организме, например, в связи с привычкой принимать пищу в определенное время.

Недостаточное количество воды обуславливает чувство жажды. Адекватными стимулами для возникновения чувства жажды являются уменьшение объема клеток и снижение объема внеклеточной жидкости. Во фронтальной части гипоталамуса обнаружены осморорецепторы — клетки, чувствительные к повышению осмотического давления, которые участвуют в возникновении жажды за счет уменьшения объема внутриклеточной жидкости. Жажда может возникать при термическом воздействии на гипоталамус. В формировании чувства жажды играют рецепторные образования, заложенные в слизистой оболочке рта и гортани. Таким образом, жажда формируется с участием различных типов рецепторов, расположенных на периферии и в ЦНС. Основную роль в интеграции возникающей в них импульсации играет промежуточный мозг, в первую очередь гипоталамус.

Возрастные особенности системы пищеварения

У детей в первые месяцы жизни слюнные железы функционируют относительно слабо. С появлением первых молочных желез, т.е. с 5–6 месяцев деятельность слюнных желез увеличивается. В зависимости от характера пищи рефлекторно изменяется не только количество слюны, но и содержание ферментов в ней. Измельченная в ротовой полости пища поступает в пищевод, длина которого в 2 года составляет 14 см, а у взрослых — 27–32 см. В желудке поступающая из пищевода пища продолжает подвергаться перевариванию. Желудочные железы у детей морфологически достаточно зрелы. Первые пищеварительные акты — сосание, проглатывание и выделение пищеварительных соков — имеют безусловно-рефлекторный характер.

Сок желудочных желез в первые годы жизни обладает относительно низкой активностью соляной кислоты, так как она играет существенную роль в ферментном расщеплении пищи. Количество свободной и связанной соляной кислоты с возрастом нарастает. В желудочном соке у детей содержатся все ферменты, обнаруженные у взрослых: пепсин, химозин, липаза. Активность этих ферментов колеблется у детей разных возрастов, по мере роста детей она увеличивается.

Поджелудочная железа, хотя и готова к функционирова-

Основные количественные физиологические показатели пищеварительной системы взрослого человека.

Слюна:

- количество в сутки..... 500-2000 мл;
- плотность..... 1,002-1,020 г/см³;
- рН..... 5,6-7,6;
- вода..... 99,14-99,42%;
- амилаза..... 0,10 мг/мл.

Желудочный сок:

- количество в сутки..... 2000-3000 мл;
- плотность..... 1,004-1,010 г/см³;
- рН..... 1,9-1,8;
- вода..... 99,4%.

Соляная кислота:

- общая 46,0-118,3 Мэкв/л;
- свободная..... 0-115,0 Мэкв/л.

Липаза..... 7,0-8,4 ед/мл;

Лизоцим..... 7,57 (2,6-19,2) мкг/мл.

Панкреатический сок:

- количество в сутки..... 600 (0-700) мл;
- плотность..... 1,005-1,014 г/см³;
- рН..... 8 (6-9);
- вода..... 98,7 %.

Желчь пузырьная:

- количество в сутки..... 500-1200,0 мл;
- плотность..... 1,011-1,032 г/см³;
- рН..... 5,6-8,0;
- вода..... 85,92%.

Сок тонкой кишки:

- количество в сутки..... 1000 мл;
- рН..... 5,05-7,07;
- вода..... 97,5%.

Сок толстой кишки:

- количество в сутки..... 270 (0-1550) мл;
- рН..... 6,1-7,314;
- вода..... 86,4-93,9%.

нию со дня рождения, продолжает расти и развиваться до 11 лет. Внутрисекреторный аппарат поджелудочной железы развивается вплоть до 16 лет. Анатомическое положение печени, свойственное взрослым, устанавливается уже к 3-4 годам.

Длина кишечника у детей относительно больше, чем у взрослых: у грудного ребенка длина кишечника превышает длину тела в 6 раз, а у взрослых — в 4,5 раза. Особенно энергично кишечник растет в длину у детей от 1 года до 3 лет и от 10 до 15 лет. Особенности роста развития пищеварительного тракта у детей должны быть приняты во внимание при установлении частоты приема пищи, составлении пищевого рациона. Гигиена органов пищеварения складывается первоначально уходом за зубами путем полоскания водой после каждого приема еды, чтобы, по возможности, удалить все застрявшие между зубами частицы, чистить зубы щеткой, чтобы более основательно удалить все остатки пищи. Нельзя детям питаться слишком горячей или холодной пищей, так как это влечет повреждение эмали и постепенное разрушение зубов. По той же причине запрещается и использование зубов для разгрызания орехов. Необходимо своевременное пломбирование или удаление поврежденных зубов. Определенное внимание уделяется характеру пищи, из которой необходимо исключить рыбу, мелкие косточки которой могут поранить слизистую оболочку пищевода и вызвать ее воспаление. У детей часто наблюдается расстройство пищеварения. Чтобы избежать этого, необходимо постоянно учитывать как качество, так и количество принимаемой ребенком пищи, соблюдать режим питания, т.е. давать пищу всегда в одни и те же часы и через тот промежуток времени, за который она успевает эвакуироваться из желудка. При расстройствах пищеварения очень часто нарушается желчеобразовательная и желчевыделительная функции печени. Иногда, вследствие недостаточного развития мускулатуры кишечника, у детей могут наблюдаться запоры.

Контрольные вопросы

1. Роль пищеварения в жизнедеятельности человека.
2. Строение желудочно-кишечного тракта.
3. Регуляция деятельности органов пищеварения, понятие о пищевом центре.
4. Представление о фазных формах пищеварения (внутриклеточном, внеклеточном и мембранном (пристеночном или контактном)).
5. Роль пищеварительных желез, участвующих в гидролизе пищевых веществ.
6. Понятие о ферментах поджелудочной железы и печеночной желчи.
7. Особенности пищеварения в тонком и толстом кишечнике.
8. Активный и пассивный транспорт в желудочно-кишечном тракте.
9. Возрастные особенности пищеварительной функции.

ГЛАВА VI

СИСТЕМА ОБМЕНА ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ

Фундаментальной основой жизни является обмен веществ и энергии. Без этих процессов жизнь невозможна. Согласно современным представлениям богатые энергией питательные вещества усваиваются и химически преобразуются, а конечные продукты обмена веществ с более низким содержанием энергии выделяются из клетки. Нормальная жизнедеятельность внутренних компонентов требует затраты энергии. Использование химической энергии в организме называют энергетическим обменом; именно он служит показателем общего состояния и физиологической активности организма. Обменные процессы, в ходе которых специфические элементы организма синтезируются из поглощенных пищевых продуктов, называют анаболизмом; соответственно, те метаболические процессы, в ходе которых структурные элементы организма или поглощенные пищевые продукты подвергаются распаду, называют катаболизмом.

Единицей энергетического обмена, принятой в биологии является калория (кал). Ее определяют как количество энергии, необходимой для повышения температуры 1 г воды на 1°. При изучении энергетических процессов в организме животных и человека используют более крупную единицу — килокалорию (ккал) равную 1000 кал. На сегодня во всем мире принята единая система величин — международная система единиц (СИ), в которой при измерении энергии и мощности соответственно приняты джоуль (1 кал = 4,187 Дж) и ватт (1 Вт = 1 Дж/с).

Превращение и использование энергии

Организм получает из окружающей среды энергию, заключенную в химических связях молекул жиров, белков и углеводов. В данном случае происходит распад молекул до трех углеродных соединений, которые включаются в цикл Кребса (так называемый цикл лимонной кислоты) и окисляются дальше до CO_2 и H_2O . Все процессы, генерирующие энергию и требующие молекулярного кислорода, образуют систему аэроб-

ного обмена. Генерацию энергии без участия кислорода, как при гликолизе, при котором происходит расщепление глюкозы до молочной кислоты, называют анаэробным обменом. Накопление энергии происходит в высокоэнергетических фосфатных связях аденазинтрифосфата (АТФ).

АТФ служит также средством переноса энергии, так как диффундирует в те места, где требуется энергия. В свою очередь образование и распад АТФ сопряжены с процессами, требующими затраты энергии. При возникновении необходимости в энергии, путем гидролиза разрывается связь концевой фосфатной группы и высвобождается заключенная в ней химическая энергия. В этой форме она может быть использована клетками. Во время какой-либо работы, вырабатываемая клеткой энергия всегда выделяется в виде тепла. Отсюда коэффициент полезного действия (КПД) активной клетки может быть представлен той частью вырабатываемой энергии, которая затрачивается на внешнюю работу, и всегда является величиной меньше 100%.

$$КПД\% = \frac{\text{Внешняя работа}}{\text{Вырабатываемая энергия}} \cdot 100\%$$

Так, например, около 80% энергии при мышечном сокращении теряется в виде теплоты и только 20% превращается в механическую работу. При сгорании какого-либо вещества, например 1 моля глюкозы, выделяемое количество энергии составляет 2826 кДж (675 ккал). Жиры при сгорании высвобождают энергии 38,94 кДж/г (9,3 ккал/г), что в два с лишним раза больше, чем при окислении такого же количество углеводов или белков. При сгорании белка выделяется 2261 кДж/г (540 ккал/г), а при окислении в организме человека углеводов — 17,6 кДж/г (4,2 ккал/г).

Дыхательный коэффициент — это показатель, характеризующий использование пищевых продуктов в обмене веществ, его определяют делением объема выделенного CO_2 на количество потребленного кислорода за единицу времени, или:

$$DK = \frac{\bar{V} \text{CO}_2}{\bar{V} \text{O}_2}; \quad \text{где:}$$

$V \text{ CO}_2$ — объем выделенного углекислого газа (CO_2);

$V \text{ O}_2$ — объем потребленного кислорода (O_2).

В случае окисления глюкозы количество потребляемого кислорода и количество выделяемого углекислого газа равны, так что $DK=1$. В связи с тем, что в жирных кислотах на 1 атом углерода приходится меньше атомов кислорода, чем в углеводах, их окисление характеризуется значительно более низким дыхательным коэффициентом ($DK = 0,7$). При окислении белка DK составляет 0,81. При потреблении смешанной пищи у человека дыхательный коэффициент составляет 0,83-0,9. Передание способствует повышению DK . В периоды голодания DK может снижаться до величины 0,6. Энергия, затрачиваемая в покое, быстро переходит в теплоту, поэтому, измерив теплопродукцию можно определить интенсивность обмена. Интенсивность обмена можно определить прямым путем. Для этого используют данные о теплоемкости жидкости и общем ее объеме, протекающем через изолированную камеру за единицу времени, и разности температур поступающей и оттекающей оттуда жидкости (рис. VI.1.). В виду громоздкости этого аппарата, его применяют в основном на животных в специальных исследованиях. Энергетический обмен также можно оценить по количеству потребленного кислорода в связи с тем, что интенсивность его поглощения пропорциональна интенсивности обмена веществ. При определении интенсивности обмена веществ непрямые методы необходимо измерять поглощение кислорода в единицу времени. Для этого используют закрытые и открытые респираторные (дыхательные) системы. Принцип закрытых систем состоит в том, что испытуемый вдыхает определенное количество кислорода из заполненного воздухом не пропускаемого резервуара. При этом измеряют уменьшение объема или парциального давления кислорода. Принцип открытых респираторных систем состоит в том, что пути, по которым проходит вдыхаемый и выдыхаемый воздух, разделены. Обычно вдыхается атмосферный воздух, на пути выдыхаемого воздуха устанавливают прибор для измерения его объема и концентрации содержащихся в нем CO_2 и O_2 . По этим параметрам, как уже указывалось выше, можно вычислить, насколько уменьшилось

содержание кислорода. Одним из классических методов определения количества потребляемого кислорода на единицу открытой системы является метод Дугласа.

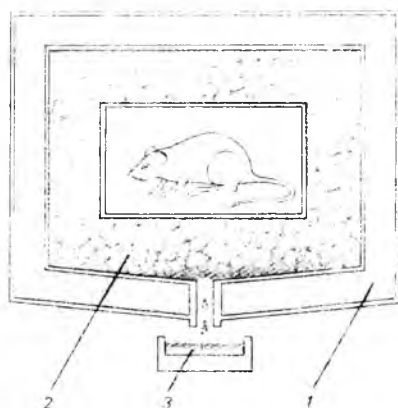


Рис. VI.1. Основной эксперимент, разработанный А.Лавуазье для определения интенсивности обмена веществ у мелких животных:

Вода (3), вытекающая из-под наружной оболочки камеры по мере таяния льда (2), является прямой мерой теплоты, выделяемой животным (1 – термоизоляция).

Энергетический обмен животного организма складывается из основного обмена и рабочей приставки к основному обмену. Исходной величиной уровня обменных процессов является основной обмен. Условиями для определения основного обмена являются:

- 1) утром;
- 2) в покое (лежа);
- 3) натощак, через 12 ч. после еды и при температурном комфорте (22-24°C), исключающем активность механизмов терморегуляции.

Несоблюдение этих факторов может изменить интенсивность основного обмена. И в этом случае основной обмен у здоровых людей может варьировать, что объясняется возрастом, полом, ростом, массой тела. Для человека массой 70 кг соответствующий показатель основного обмена составляет при-

мерно 7100 кДж/сутки (1700 ккал/сут.). Интенсивность обменных процессов при физической нагрузке существенно возрастает и зависит от величины этой нагрузки. Уровень обмена веществ, при относительном покое, составляет для мужчин примерно 9600 кДж/сут. (2300 ккал/сут.). Эта величина примерно соответствует суточному обмену веществ значительного количества населения, занятого «сидячей работой», т.е. тех людей; которые не затрачивают каких-либо значительных физических усилий. В условиях легкой работы интенсивность обменных процессов достигает 12000 кДж/сут., при умеренной работе — 22000, при умеренно тяжелой работе — 32000, при тяжелой работе — 42000 и еще более тяжелой — 52000 кДж/сут. У женщин общая масса тела в среднем меньше, чем у мужчин, поэтому предельная интенсивность обменных процессов у них соответственно ниже и составляет 15500 кДж/сут. (3700 ккал/сут.). В условиях умственной работы интенсивность обмена веществ также увеличивается, предположительно за счет рефлекторного увеличения мышечного тонуса.

Протекание жизненных процессов тесно связано с температурой. Теплообмен между организмом и внешней средой является неотъемлемым условием существования животных организмов. Нарушение соотношения скоростей этих процессов приводит к изменению температуры тела. Для ее поддержания на постоянном уровне (гомойотермия) животные обладают свойствами, названными М. Рубнером физической и химической регуляцией температуры тела.

Физическая терморегуляция осуществляется изменением теплопроводности покровных тканей тела, в результате чего, при одной и той же разнице температур тела и окружающей среды величина теплоотдачи меняется. Это достигается, главным образом, регуляцией кровотока кожи и испарением влаги с поверхности тела. При угрозе перегревания потоотделение использует затраты тепловой энергии организма на испарение пота (2400 кДж/л воды). Эта величина свидетельствует, что путем испарения трех литров воды можно эффективно отдать всю теплоту, выработанную человеком в покое за сутки.

Химическая терморегуляция — это реактивное повышение

теплопродукции организмом в ответ на действие низких температур среды. Химическая терморегуляция представляет у гомойотермных животных и человека то средство, с помощью которого резко (в 3-5 раз) увеличивается теплообразование в организме. Увеличение теплообразования достигается за счет терморегуляционной активности мышц (сократительный термогенез) и активации специальных источников тепла (несократительный термогенез). Важнейшим источником несократительного термогенеза является так называемая бурая жировая ткань, наличие которой установлено не только у млекопитающих малого размера, но также у зимоспящих животных и новорожденных, включая человека. У этих организмов отложения бурого жира обнаруживаются вокруг шеи и в межлопаточной области. Они составляют 5% относительно массы тела. Бурый жир окисляется в несколько раз быстрее белого жира. Таким образом, изменяя уровень химической и физической терморегуляции, организм может поддерживать температуру тела как интегральный показатель, отражающий соотношение теплопродукции и теплообмена с окружающей средой. В физиологии у гомойотермных организмов возникло понятие ядра — внутренних структур с устойчивой температурой. Ядро тела окружают термоизолирующие ткани — оболочка (рис. VI.2.).

Примечательно, что именно глубокие структуры организма в покое являются главным источником теплоты, которая переносится к периферии и рассеивается оболочкой человека.

Окружающая человека температура воспринимается периферическими терморесепторами, которые представлены в «оболочке» тела: коже, подкожных тканях, в том числе в кожных и подкожных сосудах. От них сигнал через определенные нервные структуры ЦНС передается центральным нейронам (термосенсорам), наибольшая плотность которых обнаружена в медиальной преоптической области гипоталамуса. Поэтому общепринято, что основной центральный механизм терморегуляции (так называемый центр терморегуляции) локализован в структурах гипоталамуса. Для холодовых терморесепторов максимальная частота разрядов обнаружена в пределах 20-33°C (средняя 26°C), для тепловых — в пределах 40-46°C (средняя 43°C).

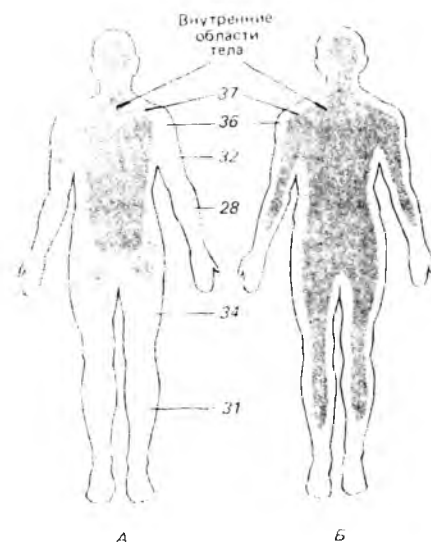


Рис. VI.2. Температура различных областей тела человека ($^{\circ}\text{C}$) при температуре среды 20°C (А) и 35°C (Б):

Различными цветами обозначены изотермы — зоны одинаковой температуры; «ядро» тела показано наиболее темным цветом.

У человека при перегревании организма летальная температура превышает нормальную на 6°C . Падение температуры до $24\text{--}26^{\circ}\text{C}$ также приводит к смерти из-за нарушения деятельности сердца.

Человек может до некоторой степени адаптироваться к перегреваниям путем повышения эффективности потоотделения, повышения чувства жажды при незначительных потерях воды и снижения порога потоотделения на перегревание. Адаптация к холоду достигается увеличением шерсти и изолирующих свойств меха у животных, накоплением подкожного жира, а также в фоновом повышении тканевого энергообмена (термогенеза за счет увеличения количества бетаадренорецепторов). Поддержание высокого уровня метаболизма тела в условиях холода — дорогостоящий механизм, особенно для мелких животных, у которых фоновый энерго-

обмен напряжен и связан с большим потреблением пищи.

Потребление пищевых веществ является одним из основных условий, обеспечивающих жизнедеятельность организма животных и человека. В их состав входят органические вещества, подавляющая часть которых относится к белкам, жирам и углеводам. Продукты их гидролиза — аминокислоты, жирные кислоты, глицерин и моносахариды — используются на жизнеобеспечение организма. Пищевые вещества взаимосвязаны общими путями их превращения, поэтому, как энергоносители, пищевые вещества могут взаимозаменяться в соответствии с энергетической ценностью. Общие затраты энергии должны покрываться за счет пищевых веществ, несущих в своих химических связях эквивалентный запас энергии. Если количество поступающей пищи недостаточно для покрытия затрат, то они компенсируются за счет внутренних резервов, главным образом за счет жира, а при избыточном поступлении пищевых веществ идет процесс запасаения жира независимо от состава пищи. Необходимо знать, что эти три источника энергии являются и пластическим материалом для животного организма. Поэтому исключение одного из этих источников на длительное время недопустимо. Питание должно быть построено рационально в количественном и полноценно в качественном отношениях. Основа рационального питания — сбалансированность, т.е. оптимальное соотношение компонентов пищи (аминокислот, полиненасыщенных жирных кислот, фосфатидов, стерина, жиров, сахаров, витаминов, минеральных солей, органических кислот и т.д.). Насчитывается около 60 пищевых веществ, требующих сбалансированности. Для человека и многих плацентарных животных сбалансированное питание должно включать белки, жиры и углеводы в весовой пропорции 1:1:4, из которых 15% суточной калорийности покрывается за счет белков. Доля жиров при указанном соотношении составляет примерно 30% суточной калорийности, причем 75-80% жира должны составлять животные жиры. Энергетическая доля углеводов при таком соотношении должна составлять 55%.

Характеристика белков, входящих в состав пищевого рациона, включает не только энергетическую ценность, но и спектр

аминокислот. У человека за 1 сутки деградации и синтезу подвергается около 400 г белков. Примерно $\frac{2}{3}$ свободных аминокислот, образовавшихся в результате деградации белка, используется на новый синтез белка, но $\frac{1}{3}$ безвозвратно окисляется в энергетических цепях и должна пополняться экзогенными аминокислотами из пищи. В организме высших животных и человека 10 из 20 аминокислот не синтезируются, а, следовательно, являются незаменимыми. Другие 10 аминокислот, заменимые, могут быть синтезированы в организме из незаменимых аминокислот, а также из продуктов обмена углеводов и липоидов. Белки, содержащие полный набор незаменимых аминокислот, носят название биологически полноценных белков. За сутки в организм взрослого человека должно поступать с пищей около 80-100 г белка (12 г на 1 кг массы тела) — белковый оптимум. Взрослый человек, выполняющий среднюю физическую нагрузку, должен получать 100-120 г белка в сутки, а при тяжелом физическом труде суточная норма животного белка возрастает до 150 г. О количестве белка, подвергшегося в организме разрушению, судят по количеству азота, выводимого из организма с мочой и потом. Это делается на том основании, что азот входит почти исключительно в состав белков (аминокислот). Состояние, при котором количество поступающего с пищей азота равно его количеству, выводимому из организма, называют азотистым равновесием. При расчетах азотистого баланса исходят из того факта, что в среднем в белке содержится примерно 16% азота, т.е. каждые 16 г азота соответствуют 100 г белка, а, следовательно, 1 г азота соответствует 6,25 г белка.

Состояние, при котором количество введенного с пищей азота меньше его количества, выведенного из организма, называют отрицательным азотистым балансом. Если же количество введенного с пищей азота больше его количества выведенного из организма, то это трактуется положительным азотистым балансом. Длительное белковое питание не может приводить к положительному азотистому балансу, так как избыток аминокислот тратится на энергетические нужды организма. Однако после длительного белкового голодания, во время беременности, когда идет рост плода, а также

у растущего организма может наблюдаться положительный белковый баланс.

Липоиды играют важную роль в жизнедеятельности организма. Фосфолипиды, например, составляют основной компонент клеточных мембран или являются источником синтеза стероидных гормонов (холестерина). Основным компонентом животной пищи является нейтральный жир, который запасается в жировой ткани. В среднем взрослому человеку требуется 70-80 г жиров в сутки. Свободные жирные кислоты после расщепления жиров используются, главным образом, в энергообмене. В жирах содержатся витамины А, D, Е, К.

В организме высших животных и человека до 60% энергообмена зависит от превращений углеводов, причем энергообмен мозга обеспечивается исключительно глюкозой. В организме углеводы депонируются в виде гликогена, главным образом, в печени и, отчасти, в мышцах, его запасы составляют около 400 г. Минимальные потребности в углеводах у человека составляют 100-150 г в сутки. Оптимальная же суточная доза углеводов для человека составляет около 500 г, она может довольно существенно колебаться.

Витамины относятся к разным типам соединений и выполняют катализирующую роль в обмене веществ, чаще всего являясь составной частью ферментных систем. Таким образом, витамины являются регуляторными веществами. Источниками витаминов служат продукты животного и растительного происхождения. С точки зрения физиологии питания витамины разделяются, как указано выше, на жирорастворимые и водорастворимые (витамины группы В, витамины С и Р). Носителями водорастворимых витаминов являются продукты питания растительного происхождения. Потребность в витаминах в настоящее время хорошо изучена: она колеблется от 2,25 до 200 мг/сут. Недостаточность суточной дозы одного или группы витаминов называется гиповитаминозом, а отсутствие — авитаминозом. Это приводит к нарушению обмена веществ, болезням, а в ряде случаев и к гибели человека. В последнее время установлено, что жирорастворимые витамины, особенно витамин Е, участвуют в ста-

билизации биологических мембран, а некоторые из них обладают антиоксидантной активностью (витамины Е, С, Р).

Определенную роль в жизнедеятельности организма играют также неорганические соединения и микроэлементы. Организм, прежде всего, нуждается в кислороде, углероде, водороде и азоте. На их долю приходится 96% массы тела; остальные 4% содержат семь элементов: натрий, кальций, фосфор, серу, калий, хлор, магний. Это так называемые микроэлементы.

Организму требуется еще 15 элементов, общее количество которых составляет менее 0,01% массы тела. Среди них встречаются почти все элементы, входящие в состав гемоглобина и тканевых цитохромов. В большинстве случаев это составные части ферментов, гормонов, витаминов или катализаторы их действия на ферментные процессы.

К неорганическим соединениям относится и вода, которая поступает в организм человека и животных в двух видах: свободном и связанном в составе пищевых продуктов. Взрослый человек в обычных условиях потребляет в сутки около 2,5 л воды. Кроме того, в организме образуется около 300 мл метаболической воды как одного из конечных продуктов энергообмена. В соответствии с потребностями человек в течение суток теряет около 1,5 л. воды в виде мочи, порядка 0,9 л путем испарения через кожу и легкие и примерно 0,1 л с калом. Таким образом, обмен воды в обычных условиях не превышает 5% от массы тела в сутки.

Возрастные особенности обмена веществ и энергии

Ребенок живет, двигается, занимается физическим и умственным трудом, и вся его деятельность сопровождается обменом энергии. Источником энергии организма, как уже указывалось выше, являются питательные вещества — белки, жиры и углеводы.

Суточная потребность белка на 1 кг массы у детей от 1,5 до 5 лет составляет 3,0-3,5 г, от 6 до 10 лет — 2,5 г, от 10 до 15 лет — 1,5-2,0 г, у взрослых — 1,5-1,8 г. У детей, как правило, имеет место положительный азотистый баланс.

Потребность организма ребенка в жире очень высока в груд-

ном возрасте. К 4 годам его потребность снижается и составляет 3,5-4,0 г на 1 кг массы, в дошкольном и школьном возрасте в рационе ребенка должно быть 2,0-2,5 г жира на 1 кг массы в сутки.

Углеводы являются обязательным компонентом пищи. В дошкольном и школьном возрасте количество потребляемых углеводов, в зависимости от индивидуальных особенностей, должно составлять от 8 до 15 г на 1 кг массы в сутки.

Потребность детей в воде относительно выше, чем у взрослых: трехмесячному ребенку требуется 150-170 г воды на 1 кг массы, в 2 года — 95 г, в 12-13 лет — 45г. Хотя относительное количество воды уменьшается, ее абсолютное количество возрастает. Если четырехлетнему ребенку в сутки требуется 950-1000 мл воды, то в 5 лет — 1500 мл.

Организм ребенка нуждается в минеральных элементах, которые поступают с пищевыми продуктами. Повышенная потребность в солях кальция и фосфора покрывается за счет молока и молочных продуктов. Эти соли принимают участие в процессах окостенения, особенно в присутствии витамина D.

Энергетические затраты организма ребенка относительно выше, чем у взрослых, что объясняется интенсивно протекающими процессами роста. В первые дни жизни основной обмен относительно высокий, затем постепенно снижается. С возрастом показатель основного обмена на 1 кг массы тела уменьшается, что видно из таблицы.

Приведенные данные представляют собой средние величины и колеблются в довольно широких пределах (А.А. Маркосян 1974).

Общий расход энергии у детей разных возрастов

Возраст	Общее количество килокалорий за 24 часа на 1 кг массы
1-3 мес.	110-120
6-12 мес.	90-100
2-6 лет	70-75
7-10 лет	60-70
11-15 лет	45-55
Взрослые	35-40

Гигиена питания школьников

Питание детей и подростков должно быть строго регламентировано. Для детей наиболее рациональным считается четырехразовое питание, при котором между приемами пищи должно проходить 3,5-4 часа. В количественном отношении суточный рацион должен распределяться следующим образом: на завтрак — 25% суточной калорийности, второй завтрак — 10-15%, обед — 40% и ужин — 20-25% суточной калорийности. Ужинать дети должны за 1,5-2 часа до сна. Прием пищи должен проходить в строго определенные часы, так как, как показал И.П. Павлов, у детей на это вырабатывается условный рефлекс, и выделяются пищеварительные соки. Все это весьма благоприятно сказывается на работе пищеварительного аппарата и на общем состоянии здоровья ребенка. На каждый прием пищи необходимо отводить достаточно времени, чтобы дети ели пищу не торопясь, хорошо пережевывая. Это способствует лучшему ее усвоению. Место, где готовится и принимается пища, должно содержаться в идеальной чистоте. Во время приема пищи не разрешается разговаривать, читать книги, газеты.

Учащиеся должны соблюдать правила личной гигиены как основы профилактики заразных желудочно-кишечных заболеваний. Перед едой должны мыть руки обязательно с мылом. Дежурные из числа учеников должны следить за чистотой рук, помещения и посуды. Продукты питания, поступающие в школу и другие детские учреждения, должны быть свежими и доброкачественными, не содержать болезнетворных микробов. Все поступившие в столовую продукты обязательно осматриваются санитарным врачом, и результаты осмотра фиксируются в специальном журнале. Врач и заведующий складом обязательно знакомятся с сопроводительными документами, из которых можно получить сведения о продуктах: дате их выпуска, условиях хранения, о сроках реализации. При малейшем подозрении на недоброкачественность того или иного продукта его следует отделить от остальных продуктов и подвергнуть дополнительному лабораторному исследованию, которое проводится санитарно-эпидемиологической станцией. Кулинарная обработка проводится при строгом соблюдении санитарно-ги-

гигиенических правил для предохранения продуктов питания от их возможного загрязнения и порчи.

Раздача готовой пищи производится немедленно после ее приготовления. Первые блюда в момент раздачи должны иметь температуру около $+70^{\circ}$, вторые — не ниже $+60^{\circ}$, холодные блюда и винегреты — от $+10^{\circ}$ до $+15^{\circ}$. Если часть пищи не будет реализована сразу, то перед повторной раздачей ее необходимо снова прокипятить. Педагог, работающий в школах, детских садах, должен быть знаком с санитарно-гигиеническими требованиями, предъявляемыми к продуктам питания, помещениям пищеблоков и посуде.

Основные количественные физиологические показатели системы обмена веществ и энергии

Усвояемость смешанной пищи	82-90%
Норма белка в питании при легкой работе	80-100 г/сут.
Калорический коэффициент 1г белка	около 17 кДж (4,1 ккал)
Калорический коэффициент 1г жира	38 кДж (9,3ккал)
Калорический коэффициент 1г углеводов	17 кДж/сут (4,1ккал)
Аскорбиновая кислота	25-50 мг
Витамин В ₁	Около 1мг
Никотиновая кислота	50 мг
Каротин	1 мг

Контрольные вопросы

1. Понятие о системе обмена веществ и энергии.
2. Превращение и использование энергии в организме человека.
3. Какое количество энергии образуется при сгорании белка, жира, углеводов?
4. Основной и рабочий обмен у человека в покое и при физических нагрузках разной интенсивности.
5. Характеристика химической и физической терморегуляции.
6. Суточная потребность человека в белках, жирах, углеводах.
7. Гигиена питания школьников, студентов.

ГЛАВА VII

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИДКОСТЕЙ ТЕЛА И ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Вода в организме взрослого человека составляет около 60% массы тела, у мужчин по сравнению с женщинами ее процентное содержание больше из-за меньшего количества жира. Из общего объема воды, принимаемого за 100%, внутри клеток находится 55%, во внеклеточной жидкости — 45%. Последняя включает воду, содержащуюся в плазме крови, межклеточной жидкости, в костях и плотной соединительной ткани. Часть воды находится в спинномозговой и внутриглазной жидкостях, а также в секретах, выделяемых железами в просвет желудочно-кишечного тракта. Общая концентрация растворенных веществ, определяющих осмоларность жидкостей (или ее осмотическое давление), практически одинакова в клетках и окружающей их внеклеточной жидкости. Однако эти жидкости принципиально отличаются друг от друга по концентрации отдельных ионов, что имеет исключительно большое значение. Так, во внеклеточных жидкостях в наибольшей концентрации содержатся ионы натрия, хлора, кальция, внутри клеток — калия, магния, фосфатов и органических кислот. В плазме крови часть ионов связана с белками, часть свободна. Во внеклеточной жидкости содержание белка мало, поэтому в ней ниже концентрация ионов, связанных с белками (Ca^{2+} , Mg^{2+}). Внутри клеток кальций связан, он находится в эндоплазматической сети и митохондриях. Кальций играет важнейшую роль в регуляции функции клетки.

Поддержание равновесного состояния жидкостей организма позвоночных осуществляется специальными органами — почками. Почки позвоночных построены по единому принципу: структуры, приспособленные для процесса ультрафильтрации, соединены с системой канальцев, которые обеспечивают реабсорбцию большинства компонентов профильтровавшейся жидкости и секрецию ряда веществ в мочу. Нефрон в почке у представителей всех позвоночных обыч-

Таблица VII. 1.

Объем жидкостных фаз тела у взрослого человека (в % от массы тела)

Жидкостные фазы тела	Мужчины	Женщины
Общее содержание воды	60,6	50,2
Внутриклеточная жидкость	33,0	27,5
Внеклеточная жидкость:		
- межклеточная жидкость	27,0	22,5
- в плазме крови	12,0	10,0
- в плотной соединительной ткани	4,5	3,7
- в костях	4,5	3,7
Жидкость желудочно-кишечного тракта, спинномозговая, внутриглазная	1,5	1,3

но начинается с мальпигиева тельца. От полости клубочка отходит шеечный сегмент, образующий внешнюю часть бауменовоу капсулы, переходит в проксимальный сегмент нефрона. Отличительной особенностью его клеток являются многочисленные микроворсинки, образующие щеточную кайму. За ним следует промежуточный отдел — тонкий отдел петли Генле. Это конечная часть нефрона, которая соединяется с системой собирательных трубок. В работе почки большую роль играет кровоток.

У человека кровоток в пересчете на 100 г ткани составляет для почки — 430 мл/мин., для коронарной системы сердца — 66, головного мозга — 53 мл/мин. Иными словами, почки человека, масса которых составляет около 0,5% массы тела, в условиях покоя получают 25% крови, выбрасываемой левым желудочком, и расходуют до 10% потребляемого организмом кислорода. Так как клубочковая фильтрация осуществляется из артериальной крови, возрастание объема фильтрации зависит от увеличения кровоснабжения почек. В целом, почки играют важнейшую роль в поддержании постоянства основных физико-химических констант крови, регуляции ее объема, артериального давления, состава органических компонентов. Выполнение почкой этих разнообразных функций обеспечивают четыре процесса, лежащие в

основе ее деятельности: ультрафильтрация жидкости в почечных клубочках; реабсорбция (обратное всасывание) из канальцев ценных для организма веществ; секреция (поступление из крови околоканальцевых капилляров в просвет канальца) ряда веществ, подлежащих удалению из организма; синтез новых веществ, которые либо поступают в кровь, либо удаляются почкой (рис. VII.1.).

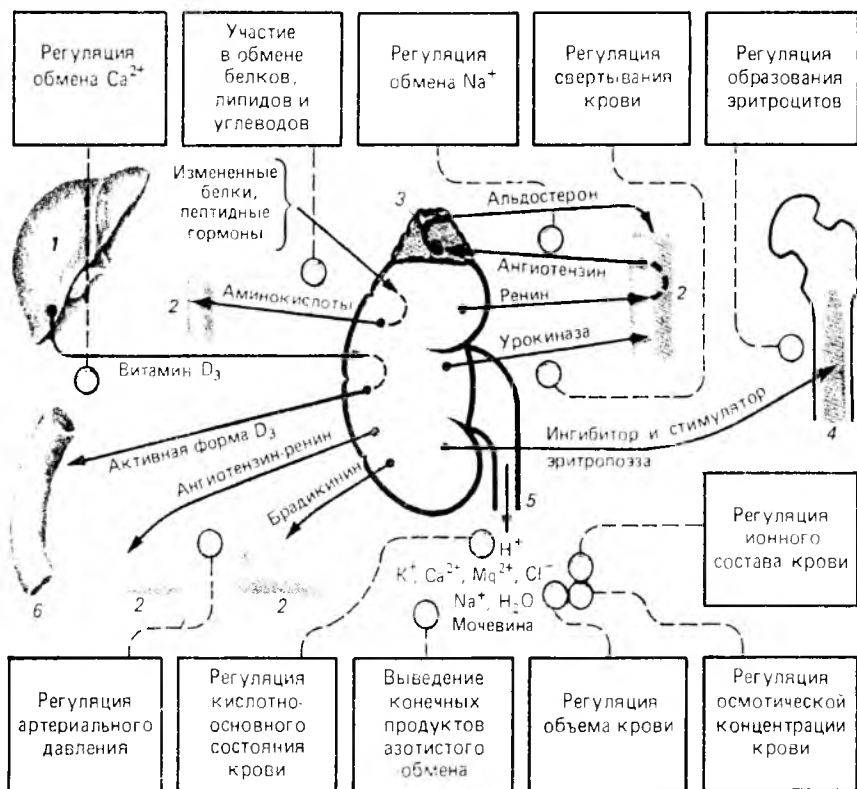


Рис. VII.1. Функции почки у млекопитающих (обозначены в квадратах):

1 — печень; 2 — артерия; 3 — надпочечник; 4 — костный мозг; 5 — мочеточник; 6 — кишечник.

Почка млекопитающих структурно состоит из двух слоев: внешнего — коркового и лежащего под ним мозгового слоя, содержащего наружную и внутреннюю часть. Функциональной единицей почки является нефрон, в почке у человека их насчитывается около 1млн. Каждый нефрон начинается с двустенной капсулы Шумлянского-Баумена, внутри которой находится клубочек капилляров. Внешний листок капсулы Шумлянского-Баумена переходит в проксимальный сегмент нефрона, состоящий из извитой и прямой частей. В состав нефрона входят толстая восходящая ветвь петли Генле, дистальный извитой каналец и связующий каналец, который соединен с собирательной трубкой. Функция каждого из перечисленных отделов нефрона различна. В почке человека и млекопитающих существует несколько типов нефронов, отличающихся по расположению клубочков. Нефроны разных типов различаются по длине и структуре петли Генле и по участию в процессе осмотического концентрирования мочи. Помимо участия в мочеобразовании, почка играет важную роль в качестве инкреторного органа, в котором образуется ряд физиологически активных веществ, в частности, ренин, образующийся в юкстагломерулярном аппарате, располагающемся в области артериальных сосудов клубочка. Мочеобразование тесно связано с кровоснабжением почки. Установлено, что в 1 мин. через сосуды обеих почек у человека проходит около 1200 мл крови, т.е. около 20-25% крови, выбрасываемой сердцем в аорту. Через сосуды коры почки протекает 91-93% крови, поступающей в почку, остальное ее количество снабжает мозговое вещество почки. Кровоток в коре почки в норме составляет 4-5 мл/г ткани. Артерии почки отходят от брюшного отдела аорты, что обуславливает высокое давление в клубочке, содержащем разветвленную капиллярную сеть. Кровь от клубочка оттекает по выносящей артериоле, которая вновь распадается на капилляры вокруг проксимальных и дистальных канальцев, и, в конечном счете, по венам почки кровь поступает в нижнюю полую вену.

Образование мочи в почке начинается с ультрафильтра-

ции плазмы крови в почечных клубочках. Жидкость проходит через клубочковый фильтр из просвета кровеносных капилляров в полость капсулы клубочка. Фильтрующая мембрана состоит из трех слоев: эндотелия капилляров, базальной мембраны и внутреннего листка капсулы Шумлянско-Баумена, которая образована эпителиальными клетками-подоцитами. Они имеют очень тонкие периферические участки, в просвет сосуда выступает лишь область клетки, где находится ядро. Эндотелий капилляров ограничивает прохождение через клубочковый фильтр форменных элементов и белков, но свободно пропускает низкомолекулярные вещества, растворенные в плазме крови. Следующий барьер гломерулярного фильтра — базальная мембрана, ограничивающая прохождение молекул размером 3,4 нм. Последним барьером на пути фильтруемых веществ служат подоциты. Они ограничивают прохождение альбуминов и других молекул с большой молекулярной массой. Этим сохраняются белки в крови и образование практически безбелковой первичной мочи. Основная сила, обеспечивающая возможность ультрафильтрации в почечных клубочках, определяется разностью между гидростатическим давлением крови в капиллярах клубочка и противодействующими ему факторами — онкотическим давлением белков плазмы крови и гидростатическим давлением жидкости в капсуле клубочка. В почке у человека из каждого 1 литра плазмы крови образуется 190- 200 мл ультрафильтрата. Эта величина получила название фильтрационной фракции, она представляет собой долю фильтруемой жидкости из общего объема плазмы крови, притекающей к почечным клубочкам. Особое значение для ультрафильтрации имеет связывание с белками двухвалентных катионов, около 40% ионов Ca^{2+} и 25% ионов Mg^{2+} от общего их содержания в плазме. Эти соли свободно проходят через гломерулярный фильтр. Расчет скорости клубочковой фильтрации производят разными методами. В учебниках по физиологии человека можно встретить инулиновый метод, принцип которого заключается в том, что введенный в кровь этот препарат свободно растворяется в воде и фильтруется в почеч-

ных клубочках в той же концентрации. В почечных канальцах его количество не меняется, он не всасывается в кровь и не добавляется клетками канальцев из крови в первичную мочу. Определив количество этого вещества, выделенного почкой в единицу времени, можно рассчитать, какой объем крови очистился от данного вещества. Объем клубочковой фильтрации рассчитывается по количеству профильтровавшегося за одну минуту инулина, равного произведению скорости клубочковой фильтрации на концентрацию в плазме крови. Количество инулина, выделяемого с мочой, равно произведению концентрации инулина в моче на объем выделяемой мочи. Инулин не реабсорбируется и не секретируется, а только фильтруется.

Обычно объем выделяемой мочи рассчитывают на поверхность тела или его массу. У человека величину объема клубочковой фильтрации относят к стандартной поверхности тела человека массой около 70 кг — 1,73 м². В норме у мужчин в обеих почках клубочковая фильтрация составляет 125 мл/мин, у женщин эта величина равна 110 мл/мин. Следующим весьма важным процессом считается канальцевая реабсорбция. Известно, что в почках человека за 1 сутки образуется около 180 л ультрафильтрата, объем выделенной мочи составляет от 1 до 1,5 литров, остальная жидкость реабсорбируется в почечных канальцах. В просвет почечного канальца поступают все растворенные в плазме крови низкомолекулярные вещества, а также очень небольшое количество белков. Поэтому основное назначение системы, обеспечивающей обратное всасывание в канальцах, состоит в том, чтобы вернуть в кровь все жизненно важные вещества в необходимых количествах, и экскретировать конечные продукты обмена веществ, токсические и чужеродные соединения и физиологически ценные вещества, если они имеются в избытке. Различные отделы почечных канальцев отличаются по способности всасывать вещества из просвета нефрона. Анализируя жидкость из отдельных частей нефрона, удалось установить функциональное значение и особенности работы всех отделов канальцев почки. В прокси-

мальном сегменте нефрона из ультрафильтрата в обычных условиях полностью реабсорбируется глюкоза, аминокислоты, витамины, небольшое количество белка, пептиды, ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , мочевины, вода и многие другие вещества. В последующих отделах нефрона органические вещества не всасываются, в них реабсорбируются только ионы и вода. В проксимальном сегменте нефрона у млекопитающих всасывается около 60-70% профильтровавшихся ионов Na^+ и Cl^- , более 20% HCO_3^- и других веществ, доля которых не так велика в общей концентрации веществ, растворенных в плазме крови. В этом отделе вслед за всасываемыми веществами всасывается вода благодаря высокой осмотической проницаемости этого отдела нефрона. Клетки эпителия почечных канальцев, в одном случае обращенные в просвет канальца, называются апикальными.

У плазматических мембран боковых частей и основания клетки, называемых базолатеральными, свойства во многих отношениях отличны от первых. В базолатеральных мембранах содержится Na , K -АТФ-аза, а также Ca -АТФ-аза, переносчики некоторых органических веществ. Это создает условия для всасывания органических и неорганических веществ из клетки в межклеточную жидкость и, в конечном счете, в сосудистое русло. Наличие в апикальной мембране натриевых канальцев, а в базолатеральных мембранах натриевых насосов обеспечивает возможность направленного потока ионов Na^+ из просвета в клетку канальца, а из клетки (с помощью насоса) — в межклеточное пространство. Таким образом, клетка функционально является ассиметричной, обеспечивая поток веществ из просвета канальца в кровь. Из плазмы крови в канальцы почек поступает 990 мМоль/л глюкозы в сутки, а реабсорбируется около 989,8 мМоль/л, т.е. моча оказывается практически свободной от глюкозы. При повышении содержания глюкозы в плазме крови с 5 до 10 мМоль/л, она появляется в моче, что обусловлено недостаточностью количества переносчиков глюкозы. Когда они полностью насыщаются глюкозой, достигается максимальная реабсорбция, а избыток глюкозы начи-

нает экскретироваться с мочой. Энергетическим источником для переноса глюкозы через апикальную мембрану служит меньшая концентрация Na^+ в цитоплазме клетки, удаляемого с помощью Na, K-ATФ-азы , локализованной на базальной плазматической мембране клетки. Такой перенос получил название вторично-активного транспорта, когда перенос веществ, при их всасывании из просвета канальцев в кровь, происходит против электрохимического градиента за счет энергии клеточного метаболизма. Наиболее ярким примером является транспорт ионов Na^+ , который осуществляется при участии ферментов Na, K-ATФ-азы , расходующей энергию АТФ. После освобождения от связи с переносчиком глюкоза поступает в цитоплазму, достигает базальной плазматической мембраны и перемещается через нее с помощью механизма облегченной диффузии. Кроме глюкозы в просвет нефрона с ультрафильтратом поступают неэлектролиты и электролиты. Перенос белка обеспечивается так называемым способом пиноцитоза. Молекулы профильтрованного белка абсорбируются на поверхностной мембране клетки, мембрана впячивается внутрь клетки с образованием пиноцитозной вакуоли.

Эта вакуоль движется в сторону базальной части клетки, в околядерной области, где локализован пластический комплекс (аппарат Гольджи), она может сливаться с лизосомами, в которых высока активность ряда ферментов. В лизосомах захваченные белки в результате ферментативного гидролиза расщепляются до аминокислот и удаляются в кровь через базальную плазматическую мембрану. Недавно были получены данные, что в почечных канальцах могут реабсорбироваться дипептиды и трипептиды в неизмененном виде. Пептидные гормоны, фильтруемые в почечных клубочках, частично гидролизуются и возвращаются в кровь в виде аминокислот, а частично экскретируются с мочой. Выделение с мочой слабых кислот и оснований зависит от их ультрафильтрации в клубочках, реабсорбции и секреции в проксимальных канальцах. Многие слабые кислоты с большой скоростью экскретируются со щелочной мочой, а сла-

ные основания, напротив, с кислотой. Всасывание профильтровавшихся в клубочках ионов Na^+ , Cl^- и HCO_3^- требует наибольших энергозатрат в клетках нефрона. Транспорт натрия является первично-активным, т.е. именно на его перенос расходуется энергия клеточного обмена. Ведущую роль в этом процессе играет Na, K-ATФ-аза .

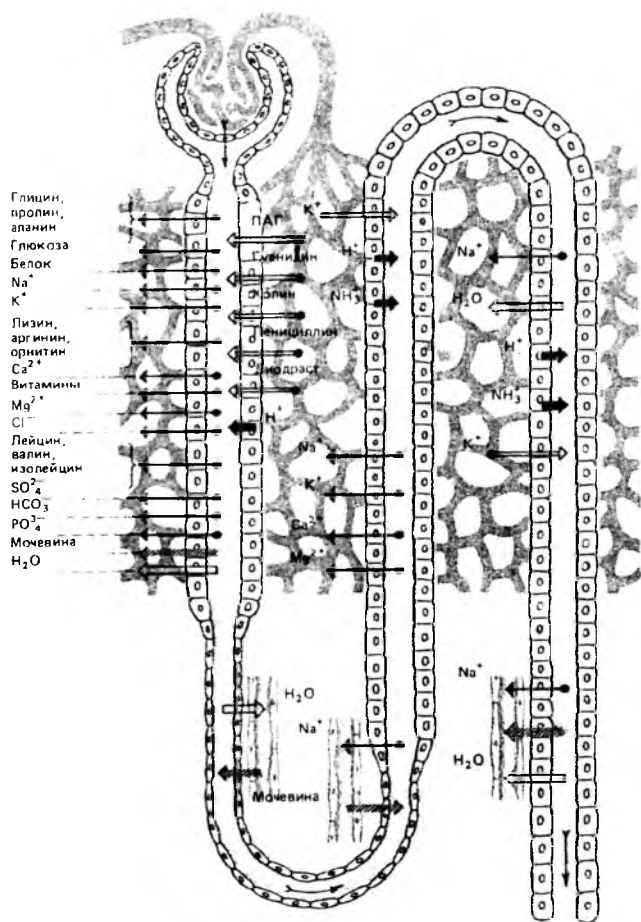


Рис. VII.2. Место реабсорбции и секреции веществ в различных частях почечного канальца.

В проксимальном канальце у млекопитающих реабсорбируется около 2/3 профильтровавшегося натрия. Обратное всасывание Na^+ в этом канальце происходит против небольшого градиента, а его концентрация в канальцевой жидкости остается такой же, как и в плазме крови. В проксимальном канальце реабсорбируются все остальные ионы. Из-за высокой проницаемости стенок этого канальца для воды жидкость в просвете нефрона остается изоосмотичной плазме крови. Реабсорбция натрия регулируется афферентными нервными волокнами, подходящими к почке, и некоторыми гормонами. Визопрессин усиливает всасывание натрия в клетках толстого восходящего отдела петли Генле. Другим стимулятором реабсорбции натрия является альдостерон, который увеличивает транспорт натрия в клетках дистальных почечных канальцев. Уменьшение реабсорбции натрия достигается под влиянием так называемого натрийуретического гормона, выработка которого возрастает при увеличении объема циркулирующей крови, повышении объема внеклеточной жидкости в организме. Механизм такого действия гормона обусловлен несколькими факторами: один из них выделяется в предсердии, другой в гипоталамической области; ряд натрийуретических веществ выделен из некоторых других органов. В настоящее время значение каждого из них в реальных процессах регуляции обмена натрия еще не ясно.

Начальные отделы нефрона непроницаемы для неэлектролитов и ионов Cl^- , последующие части проксимального канальца обладают высокой проницаемостью для ионов Cl^- . В почечных канальцах реабсорбируются калий, кальций, магний, фосфаты, сульфаты, микроэлементы. Почки являются важнейшим аффекторным органом в системе гомеостаза. Регуляцию реабсорбции ионов Ca^{2+} осуществляет ряд гормонов. При уменьшении концентрации кальция в крови паращитовидные железы выделяют паратгормон, который способствует нормализации уровня Ca^{2+} в крови за счет увеличения его реабсорбции в почечных канальцах и повышению реабсорбции в кости. При гиперкальциемии стимулируется выделение в кровь гормона щитовидной железы — тиреокальцийтонина, который снижает концентрацию кальция в кро-

ви и способствует увеличению его экскреции почкой. В почках также функционирует механизм, который носит термин «экскреция». Под ним понимается процесс переноса вещества через клетки из крови в просвет канальца в неизменном виде, что увеличивает скорость экскреции вещества почкой.

В почке у млекопитающих секретируются органические кислоты (парааминогиппуровая кислота — ПАГ, мочева́я кислота), органические основания (холин, гуанидин) и неорганические вещества (калий). В почках образуются некоторые вещества, выделяемые в мочу, а также поступающие в кровь. Например, гиппуровая кислота, синтезируемая в клетках канальцев из бензойной кислоты и гликокола. В клетках канальцев также образуется аммиак и поступает преимущественно в мочу. Почки являются основным эффекторным органом системы осморегуляции. Они обеспечивают выделение избытка воды в виде гипотонической мочи или экономят воду и экскретируют в мочу, гипертоническую по отношению к плазме крови, при обезвоживании. При избыточном содержании воды в организме концентрация растворенных в крови осмотически активных веществ снижается, и ее осмотическое давление падает. Это уменьшает активность центральных осморецепторов, расположенных в области супраоптического ядра гипоталамуса, периферических осморецепторов, имеющих во внутренних органах. Уменьшение активности осморецепторов снижает секрецию антидиуретического гормона (АДГ) и приводит к возрастанию выделения воды почкой. При обезвоживании организма, при введении в сосудистое русло гипертонического раствора хлористого натрия в плазме крови увеличивается концентрация осмотически активных веществ, возбуждаются осморецепторы, стимулируются нейроны супраоптического ядра, усиливается секреция АДГ, возрастает реабсорбция воды в канальцах, уменьшается мочеотделение и выделяется осмотически концентрированная моча.

Помимо информации от осморецепторов и натриорецепторов уровень секреции АДГ зависит и от активности волюморецепторов, реагирующих на изменение объема внутрисосудистой и внеклеточной жидкости. Ведущее значение в

регуляции секреции АДГ имеют те волюморорецепторы, которые реагируют на изменение напряжения сосудистой стенки. В первую очередь, это рецепторы левого предсердия, импульсы от которых передаются в ЦНС по афферентным волокнам блуждающего нерва. При увеличении кровенаполнения левого предсердия активируются волюморорецепторы и угнетается выделение АДГ, тем самым усиливается мочеотделение. В предсердии вырабатывается гормон, увеличивающий выделение ионов Na^+ почкой и получивший название атриальный натрийуретический пептид. Ещё одним фактором стимуляции волюморорецепторов является изменение расположенного на эфферентной артериоле образования, так называемого юкстогломерулярного аппарата, вызывающего уменьшение секреции фермента ренина, благодаря чему снижается образование в крови специального вещества ангиотензина-I. После отщепления от него двух аминокислот образуется ангиотензин-II, который вызывает ряд эффектов и, в том числе, стимулирует секрецию альдостерона. Это приводит к снижению реабсорбции натрия в канальцах. Активация волюморегулирующего рефлекса снижает секрецию вазопрессина, тем самым уменьшает реабсорбцию воды и повышает ее выделение почкой. Наряду с этим почки участвуют в регуляции кислотно-основного равновесия, путем кислотовыделительной функции или путем повышения концентрации HCO_3^- в плазме крови и, в конечном итоге, удерживают pH на уровне 7,36. Почка также экскрегирует некоторые конечные продукты обмена, креатинин, частично мочевины. В моче обнаружены производные гормонов коры надпочечников, эстрагены, АДГ, котехоламины, различные витамины, ферменты и др. Цвет мочи зависит от величины диуреза и экскреции пигментов, он изменяется от светло-желтого до оранжевого. Регуляция деятельности почки осуществляется ЦНС при участии эфферентных нервных волокон или эндокринных желез. Гормоны играют важнейшую роль в изменении процесса мочеобразования. Скорость мочеобразования может изменяться условно-рефлекторным путем. Показано, что многократное введение воды в организм собаки в сочетании с условным раз-

дражителем также приводило к образованию условного рефлекса, при котором усиливалось мочеотделение.

Адренэргические волокна, активируя аденилатциклазу с образованием ц—АМФ в клетках канальцев, стимулируют транспорт натрия, холинэргические волокна активируют реабсорбцию глюкозы и секрецию органических кислот.

Моча, образовавшаяся в почках, накапливается в мочевом пузыре и затем удаляется из организма. По мере поступления мочи пузырь растягивается, напряжение стенок остается постоянным и давление внутри не растет, но когда объем мочи в полости мочевого пузыря достигает критического значения, давление круто нарастает напряжение его гладкомышечных стенок, возрастает давление в полости пузыря и происходит мочеиспускание. Этот акт является произвольным, что обеспечивает переход мочи по мочеиспускательному каналу наружу. Регуляция процесса, мочеиспускания осуществляется в нервных центрах различного уровня. Импульсы от мочевого пузыря поступают по афферентным нервам в крестцовые отделы спинного мозга, где располагается рефлекторный центр мочеиспускания. Он контролируется высшими отделами головного мозга — тормозящие влияния исходят из коры головного мозга и среднего мозга, возбуждающие — из варолиева моста и заднего гипоталамуса. Импульсы от этих образований приводят к изменению мышечной активности, открытию шейки мочевого пузыря и происходит фаза опорожнения мочевого пузыря. Когда пузырь опустошается, моча более не раздражает мышцы мочевого пузыря, и сфинктер закрывается.

Возрастные особенности деятельности почек

Почки детей имеют четкие отличия от почек взрослых. Процессы образование мочи, протекающие в почке, формируются не одновременно: фильтрация в клубочках — к началу второго года жизни, секреция в канальцах и обратное всасывание (реабсорбция) — к пятому-шестому месяцам жизни. Созревание морфологических структур почки в основном завершается к 5-7 годам.

Почки с возрастом продолжают расти и развиваться, но наиболее интенсивно эти процессы протекают на первом году жизни, и в период полового созревания, к 20 годам. У годовалых детей объем мочевого пузыря равен 200мл, у 10 летних — 600мл, а у 12 летних — 1000мл. У детей всех возрастов мочеиспускание происходит чаще, чем у взрослых, и мочи выделяется относительно больше. Это обстоятельство обуславливается интенсивностью водного обмена и пищевого режима, в котором содержится большее количество углеводов и воды. Низкая плотность мочи у растущих детей колеблется в пределах 1,010-1,025 г/см³, в 15-16 лет становится равной величинам, свойственным моче взрослых. В течение первого года жизни мочеиспускание непроизвольное. В дальнейшем, по мере созревания центральных нервных механизмов и взросления, акт мочеиспускания становится произвольным.

Потовые железы представляют собой, трубчатые образования и располагаются в подкожной клетчатке. Количество потовых желез колеблется в пределах от 2000000 до 3500000. Функциональное значение потовых желез заключается в том, что они участвуют в удалении из организма конечных продуктов обмена веществ, способствуют терморегуляции организма и играют роль в сохранении постоянства осмотического давления и реакции крови. Количество потовых желез на единицу поверхности тела у детей примерно в 10 раз больше, чем у взрослых. Это обусловлено тем, что по мере роста поверхность тела увеличивается, а количество потовых желез остается неизменным. У новорожденных часть потовых желез морфологически недоразвита, и полного развития большинство потовых желез достигает к 7 годам жизни ребенка. Количество функционирующих потовых желез с возрастом увеличивается. Существует и определенная прямая зависимость между климатическими условиями и числом действующих потовых желез. Чем выше температура климатического пояса проживания, тем больше количество функционирующих потовых желез.

Гигиенические мероприятия применительно к выделительным органам заключается в предупреждении переохлаждения ребенка, и особенно поясничной и тазовой областей.

Профилактика простудных и различных инфекционных заболеваний, способных поражать почки.

Основные количественные показатели выделительной системы и жидкостей взрослого человека

Общее содержание воды (% от массы тела)	60,0	50,2
Внутриклеточная жидкость	33,0	27,5
Внеклеточная жидкость	27,0	22,5
Межклеточная жидкость	12,0	10,0
Плазма крови	4,5	3,7
Внеклеточная жидкость:		
- плотной соединительной ткани	4,5	3,7
- кости	4,5	3,7
Жидкость желудочно-кишечного тракта, спинномозговая жидкость, внутриглазная	1,5	1,3

Моча

Суточное количество 1-1,5л.
 Плотность 1010-1025г/см³.
 Количество мочевины 1,5-2%.
 Суточное выделение мочевины....333-500 мМоль (20-30г).
 Суточное выделение мочевой кислоты....3,0-5,9 мМоль (0,5-1 г).
 Суточное выделение аммиака....17,6-70,5 мМоль (0,3-1,2г).
 Суточное выделение хлоридов....282-451 мМоль (10-16г).

Контрольные вопросы

1. Количество жидкости в организме взрослого человека и ее распределение между внутренними внеклеточными пространствами.
2. Механизм поддержания равновесного состояния жидкостей организма человека.
3. Почка, строение клубочкового и канальцевого аппарата.
4. Интенсивность кровотока в почке.
5. Расчет клубочковой фильтрации.
6. Количество ультрафильтрата реабсорбируемого канальцами.
7. Транспорт минеральных элементов в канальцах.
8. Понятие о канальцевой секреции.
9. Гормональная регуляция почечной деятельности.

ГЛАВА VIII

ГОРМОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ФУНКЦИИ

Эндокринные железы и выделяемые гормоны находятся в тесном взаимодействии с нервной системой, образуя общий интеграционный механизм регуляции. Регулирующее влияние ЦНС на физиологическую деятельность желез внутренней секреции осуществляется через гипоталамус. Гипоталамус имеет тесные связи с другими отделами ЦНС, благодаря этому в него поступает информация от всего организма. Сигнализация от экстра- и интерорецепторов, поступающая в ЦНС через гипоталамус, передается к эндокринным железам. Причём, нейросекреторные клетки гипоталамуса трансформируют афферентные нервные стимулы в гуморальные факторы с физиологической активностью (в частности в рилизинг-гормоны). Гипоталамические рилизинг-гормоны оказывают влияние на функцию клеток гипофиза, вырабатывающих ряд гормонов, которые в свою очередь влияют на синтез и секрецию гормонов ряда периферических эндокринных желез, влияющих на органы или ткани-мишени (рис. VIII. 1.). Все уровни этой системы взаимодействий тесно связаны между собой системой обратных связей, кроме того, хорошо известно, что различные гормоны оказывают влияние и на функцию разных отделов ЦНС. Важную роль в регуляции функции эндокринных желез играют медиаторы симпатических и парасимпатических нервных волокон, т.е. существует двойной контроль за деятельностью желез внутренней секреции. Однако ряд желез, таких, например, как паращитовидная, поджелудочная и другие, регулируются другим путем, за счет влияния уровня гормонов антагонистов, а также путем изменения концентрации тех метаболитов (веществ), уровень которых регулируется этими гормонами. Кроме того, часть гормонов, вырабатываемых в гипоталамусе, таких как антидиуретический гормон (АДГ) и окситоцин, оказывают непосредственное влияние на органы и ткани-мишени. Ряд гормонов также оказывает влияние не на эндокринные железы, а непосредственно на органы — ткани-мишени (гормон роста, проклатин).

Таблица VIII.1.

Гипофизотропные гормоны гипоталамуса

Сокращенное название	Полное название	Действует на клетки гипофиза, вырабатывающие
<i>Релизинг-гормоны, либерины</i>		
ТРГ	Тиреотропин-релизинг-гормон, тиролиберин (трипептид)	ТТГ
ЛГ-РГ (ГТГ)	Релизинг-гормон лютеинизирующего гормона, люлиберин (декапептид) (гонадотропин-релизинг-гормон)	ЛГ, ФСГ, ГТГ
КРГ (КРФ)	Кортикотропин-релизинг-гормон (фактор), кортиколиберин	АКТГ
ГР-РГ	Релизинг-гормон гормона роста, соматолиберин	ГР
ПРЛ-РГ	Релизинг-гормон (фактор) пролактина, пролактолиберин	ПРЛ
МСТ-РГ	Релизинг-гормон (фактор) меланоцитостимулирующего гормона, меланолиберин	МСГ
<i>Ингибирующие гормоны, статины</i>		
ГР-ИГ(СИФ)	Ингибирующий фактор гормона роста, соматостатин (тетрадекапептид)	ГР
ПРЛ-ИГ(ПИФ)	Ингибирующий гормон (фактор) пролактина, пролактостатин	ПРЛ
МСТ-ИГ	Ингибирующий гормон (фактор) меланоцитостимулирующего, гормона, меланостатин	МСТ

Методами изучения функций желез внутренней секреции являются давно используемые методы удаления или разрушения органа, который, по предположению, выполняет эндокринную функцию, и прослеживание последствий такой операции. Устанавливают симптомы недостаточности гор-

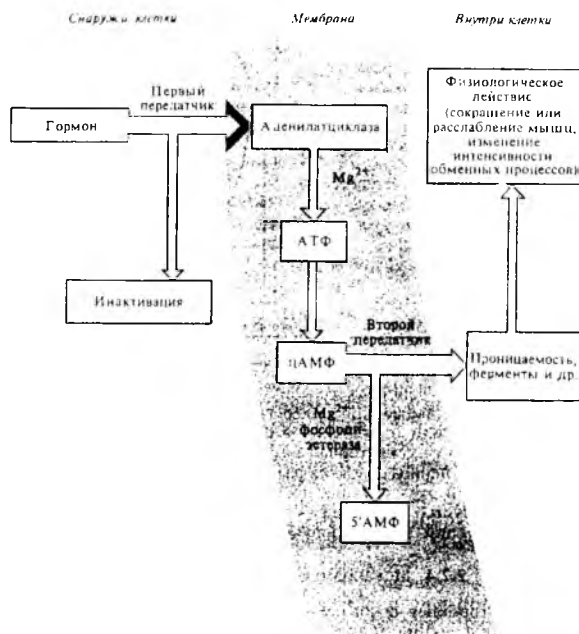


Рис. VIII. 1. Механизм действия белковых и полипептидных гормонов

монов и затем, путем введения экстрактов железы или ее ткани, т.е. путем так называемой заместительной терапии, демонстрируют восстановление нормальных функций. Таким образом доказывается выработка в органе гормона с определенным физиологическим действием. Большое значение имеет определение содержания гормона в ткани железы и в крови. В настоящее время используют радиоиммунологический метод, в котором используют иммуноглобулины (антитела), которые специфически связывают исследуемый гормон. Связывание гормона высоко специфично, что позволяет анализировать малые количества гормонов. Радиоиммунологический анализ весьма точен и чувствителен, причем в течение одного рабочего дня возможно обработать несколько сотен проб. На ранних этапах эволюции возникли нейросекреторные клетки, которые способны вырабатывать гормоны, называемые

также нейрогормонами. В гипоталамусе всех позвоночных животных и человека расположен ряд скоплений нейросекреторных клеток, в которых вырабатываются две основные группы гормонов: пептидные, содержащие от 3 до 14 аминокислотных остатков, и моноаминовые — дофамин, норадреналин и серотонин. Для разных скоплений нейросекреторных клеток имеются различные нейрогемальные области — нейрогипофиз (задняя доля гипофиза) и срединное возвышение. Их важнейшей чертой является богатая васкуляризация зоны расположения нейросекреторных клеток и нейрогемальных органов, где происходит поступление в кровь значительной части нейрогормонов. В нейросекреторных клетках кроме гормонов синтезируется белок-носитель — нейрофизин. В нейросекреторных клетках гипоталамуса образуются элементарные нейросекреторные гранулы, которые с тиском аксоплазмы перемещаются в отростки клеток. В окончаниях происходит отщепление гормона от нейрофизина и переход его в кровь. Функция эффекторных нейросекреторных клеток контролируется большим числом интернейронов. Интернейроны головного мозга, иннервирующие нейросекреторные клетки гипоталамуса, собирают афферентные импульсы, которые идут от экстра- и интерорецепторов и сигнализируют об изменениях во внешней и внутренней среде.

Гипоталамус тесно связан с гипофизом, составляя с ним так называемую гипоталамо-гипофизарную систему, которую можно разделить на две основные части: гипоталамо-заднегипофизарную (нейрогипофизарную), в которой вырабатываются висцеротропные и нейротропные гормоны (вазопрессин и окситоцин), и гипоталамо-переднегипофизарную систему, в которой вырабатываются гипофизотропные факторы — либерины и статины. Кроме того, проводящие нейросекрет волокна обнаружены и в других областях — переднем, среднем и продолговатом мозгу. Недавно открыта группа нейрорегуляторных пептидов — энкефалины, эндорфины, нейротензин, вещество Р и др., составляющие дополнительную гормональную систему в пределах гипоталамо-гипофизарного комплекса. Однако данные об ее функциональном значении ещё пока неясны.

Гипоталамо - заднегипофизарная система состоит из круп-

ных нейросекреторных клеток, которые у высших позвоночных располагаются в двух основных ядрах: супраоптических и паравентрикулярных. Волокна, проводящие нейросекрет и составляющие гипоталамо-гипофизарный тракт, оканчиваются в нейрогемальном органе — нейрогипофизе, или задней доле гипофиза. В клетках этих ядер происходит выработка висцеротропных гормонов (ранее их называли нейрогипофизарными) — вазопрессина, или антидиуретического гормона (АДГ), и окситоцина. Вазопрессин — ведущий фактор регуляции осмолярной функции почек. Он уменьшает мочеотделение и повышает осмотическую концентрацию мочи. Окситоцин оказывает влияние на гладкую мускулатуру матки и других органов, стимулирует родовую деятельность. Он также вызывает сокращение миоэпителиальных клеток в молочной железе, стимулируя выделение молока. Стимулом для секреции АДГ является возбуждение осморецепторов. Усиление секреции окситоцина происходит при растяжении матки во время акта родов. Акт сосания также способствует выделению окситоцина. Гипоталамо-переднегипофизарная система осуществляет связь между Гипоталамусом и гипофизом. В мелких нейросекреторных клетках гипоталамуса, располагающихся в так называемой гипофизотропной зоне, происходит выработка пептидных гормонов, которые регулируют функцию железистых клеток аденогипофиза. Гормоны, стимулирующие синтез и высвобождение гормонов гипофиза, называют релизинг-гормонами, или либеринами, а тормозящие эти процессы — ингибирующими гормонами или статинами. Гормоны из гипофизарной зоны поступают в аденогипофиз через воротные вены гипофиза.

Функция железистых клеток гипофиза находится под регулирующим влиянием шести релизинг-гормонов и трех ингибирующих гормонов гипоталамуса. Своё название они получили от названий тех гормонов, которые они регулируют. Так, гормон, влияющий на тиреотропные клетки гипофиза, называют тиреотропин-релизинг-гормоном, или тиреолиберином. Все гормоны являются малыми пептидами. Два гормона гипоталамуса, стимулирующий и ингибирующий, вырабатываются в основном в тех случаях, когда соответствующий гормон ги-

пофиза действует не на периферическую эндокринную железу, а на орган или ткань-мишень. Очевидно, для четкого регулирования необходимых уровней гормонов, вырабатываемых в гипофизе (пролактин, гормон роста, меланоцитостимулирующий гормон), необходимы два гипоталамических реагирующих фактора. Среди гормонов гипоталамуса недавно открыта группа пептидов, обладающих морфиноподобным действием. Они названы энкефалинами и эндорфинами. По-видимому, эти соединения играют роль в регуляции поведения, а также в осуществлении вегетативных интегративных процессов. В гипоталамусе обнаружены и другие пептиды — вещества Р., нейро-тензин, ВИП (вазоактивный кишечный интестинальный пептид.), и др. Но их функции в мозгу пока не выяснены. Гипоталамические гормоны тесно связаны с гипофизом — нижним мозговым придатком. Его задняя доля представляет собой компактное образование, в котором оканчиваются нейросекреторные волокна, подходящие от клеток супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса и содержащие окситоцин и вазопрессин. В аденогипофизе различают переднюю долю и промежуточную долю. У большинства млекопитающих промежуточная доля слабо развита.

В гипофизе большинства позвоночных и человека вырабатывается семь гормонов. Четыре из них действуют на периферические эндокринные железы и называются тропными гормонами, и три гормона — эффекторные — влияют непосредственно на органы и ткани-мишени. При удалении гипофиза в организме развиваются симптомы гормональной недостаточности, так как гормоны аденогипофиза в этом случае не оказывают стимулирующего влияния на ряд эндокринных желез и функций. Из тропных гормонов аденогипофиза определенную роль для развития и функции коры надпочечника (в основном двух ее слоев — сетчатой и пучковой зон) играет АКТГ. Он стимулирует выработку и секрецию минералокортикоидов. В отсутствии АКТГ кора надпочечников подвергается атрофии.

Концентрация АКТГ в крови в обычных условиях невелика (0-5 г/мл.). При стрессе уже через несколько минут увеличивается скорость секреции АКТГ и его содержание в крови, кото-

рый кроме своего непосредственного влияния усиливает липолиз в жировой ткани и усиливает пигментацию кожи. Синтез и секреция АКТГ регулируется кортикотропин-релизинг-гормоном гипоталамуса. А гормоны коры надпочечника, на основании механизма обратной связи, также включаются в регуляцию секреции АКТГ. Тиреотропный гормон (ТТГ) стимулирует рост и развитие щитовидной железы, регулирует выработку и выделение гормонов щитовидной железы — тираксина (T_4) и трийодтиронина (T_3). Тиреотропный гормон, циркулирующий в плазме, связан с гамма-глобулином.

Гонадотропные гормоны (ГТГ) у высших позвоночных представлены двумя гормонами с несколько различающиеся сферой действия. Фолликулинстимулирующий гормон у самок стимулирует развитие фолликулов в яичниках, а у самцов этот гормон необходим для развития семенных канальцев и дифференциации спермиев. Лютеинизирующий гормон участвует в овуляции, образовании желтого тела, стимулирует секрецию половых гормонов стероидогенной тканью яичников и семенников. Введение гипофизэктомированным животным гонадотропных гормонов вызывает у них возобновление развития атрофированных гонад и развитие вторичных половых признаков.

Следовательно, основными эффектами гонадотропных гормонов являются стимуляция развития и созревания половых клеток, стимуляция стероидогенной ткани гонад, вырабатывающей половые стероиды. Развитие вторичных половых признаков зависит именно от влияния этих гормонов. ФСГ и ЛГ самцов идентичны этим гормонам у самок, хотя эти гормоны не обладают половой специфичностью. Кроме выше-названных гормонов гипофизом вырабатываются так называемые эффекторные гормоны.

Гормон роста (ГР, соматотропный гормон, СТГ) — белок. Он отличается высокой видоспецифичностью, поэтому при необходимости замещающей терапии должен вводиться гормон того же вида. ГР играет ряд эффектов — он стимулирует общий рост тканей, и, кроме того, вызывает ряд метаболических эффектов. ГР стимулирует рост кости в длину.

Когда у взрослых людей происходит чрезмерная выработка гормона роста, у них наблюдается разрастание мягких тканей, деформация и утолщение костей. Это заболевание называется акромегалией. Напротив, при недостаточности ГР — у ребенка рост прекращается по достижении 1м. При такой гипопизарной карликовости пропорции тела нормальны.

Метаболические эффекты многообразны. Весьма важно влияние ГР на белковый обмен и прежде всего усиление им синтеза белков. ГР обладает анаболическим действием и оказывает также влияние на обмен жиров и углеводов. Секреция ГР регулируется релизинг-гормоном (ГР-РГ) и ингибирующим гормоном — соматостинном. Уровень ГР регулируются высшими центрами мозга, расположенными в области лимбической системы.

Пролактин (ПРЛ) — белковый гормон, у млекопитающих стимулирует рост молочных желез и секрецию молока. ПРЛ стимулирует синтез белков молока и других его компонентов, а также ускоряет молокоотдачу.

Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ) стимулирует биосинтез конечного пигмента меланина, а также увеличивает размеры и количество пигментных клеток.

Функция желез контролируемых гормонами аденогипофиза. К ним, в частности, относится щитовидная железа, клетки которой способны поглощать йод из окружающей среды и в комбинации с аминокислотой тирозином синтезировать тиреоидные гормоны. Пути биосинтеза тиреоидных гормонов у всех позвоночных сходны. В щитовидной железе под действием тиреотропного гормона вырабатываются два гормона: тетраiodтиранин, или тираксин, (T_4) и трийодтиранин (T_3). Отличительной особенностью тиреоидных гормонов является содержание йода, извлекаемого из поступающей пищи и воды. Трийодтиранин и тетраiodтиранин обладают примерно одинаковым действием, но активность T_3 почти в пять раз выше, чем T_4 . Тиреоидные гормоны обладают широким спектром действия на различные обменные процессы, на рост и развитие, они участвуют также в адаптационных реакциях. Более выраженное влияние тиреоидные гор-

моны оказывают на энергетический обмен (рис. VIII.2.). В отсутствие тиреоидных гормонов скорость обменных процессов снижается; при их избытке основной обмен в покое может повышаться почти вдвое по сравнению с нормой. Калоригенный эффект наиболее четко выражен у высших позвоночных и проявляется на всех клетках растущего организма, но особенно на клетках нервной системы. Тетрайодтаронии стимулирует общий рост тела, поэтому его недостаток может привести к карликовости. Тиреоидэктомия сопровождается задержкой развития половых желез, что свидетельствует о необходимости тиреоидных гормонов для нормальной половой функции. Тиреоидные гормоны действуют совместно с другими гормонами, прежде всего с глюкокортикоидами.

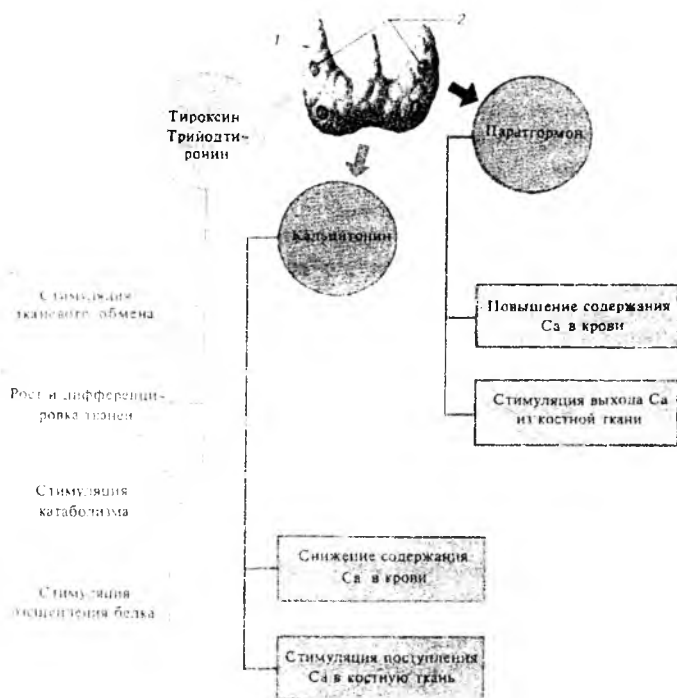


Рис. VIII.2. Гормоны щитовидной (1) и паращитовидной (2) желез и их функции.

Секреция тиреоидных гормонов регулируется тиреотропным гормоном (ТТГ), уровень которого, в свою очередь, зависит в значительной степени от стимуляции ТРГ. Функция щитовидной железы, как и других эндокринных желез, находящихся под влиянием гипоталамо-гипофизарной системы. Тироксин тормозит секрецию как ТТГ, так, очевидно, и ТРГ. Возможно, что накапливающиеся в щитовидной железе тиреоидные гормоны могут подавлять свое собственное образование и выведение T_4 в кровь.

При заболевании щитовидной железы синдром токсического зоба рассматривается как тяжелое патологическое состояние. Гипотиреоидное состояние, как правило, возникает в результате разрастания ткани щитовидной железы. Это происходит потому, что T_3 и T_4 из-за их малого количества не включаются в цепь регуляции обратной связи. В данном случае продолжается выработка ТТГ, который и приводит к дальнейшему увеличению щитовидной железы. Нарушение секреции тиреоидных гормонов часто связано с недостаточным количеством йода в пище (эндемический зоб). Синдром полного отсутствия у детей тиреоидных гормонов называют кретинизмом. В этом случае происходит задержка роста у детей, физическая и умственная отсталость у взрослых.

Канальцитонин вырабатывается С-клетками щитовидной железы млекопитающих, являющихся гомологом ульtimoбронхиальных желез других позвоночных.

Следующей железой, которая реагирует на тропные гормоны гипофиза, является кора надпочечников и ее гормоны кортикостероиды. Надпочечник — это парный орган, располагается над почкой и состоит из двух частей, различающихся по строению и функции — коры и мозгового вещества.

Кора надпочечников у млекопитающих состоит из трех слоев: клубочковой зоны, лежащей снаружи, пучковой зоны и сетчатой, прилежащей к мозговому веществу. Надпочечники имеют обильное кровоснабжение.

Из коры надпочечников выделено около 5 различных стероидов. Основным субстратом для синтеза стероидных гормонов является холестерин, поступающий в клетки с кровью.

В коре надпочечника вырабатываются гормоны, называемые кортикостероидами или кортикоидами. Они разделяются на две основные группы: глюкокортикоиды, выделяемые пучковой и сетчатой зонами, и минералокортикоиды обнаруживающиеся в наружной клубочковой зоне. У человека только три кортикоида секретируются в виде гормонов. Это кортизол, гидрокортизон и альдостерон, а также, в меньшей степени, кортиностерон. В крови гормоны находятся связанном состоянии с белком носителем — транскортином. Кортикоиды обладают широким спектром действия. Удаление обоих надпочечников приводит к смерти животного. Основным действием глюкокортикоидов является влияние на углеводный обмен: минералокортикоиды (альдостерон) связаны с балансом электролитов.

Влияние глюкокортикоидов весьма разнообразно и выявляется у животных весьма четко после удаления надпочечников и введения альдостерона. Так, синтез глюкозы из аминокислот — глюконеогенез — находится под регулирующим влиянием кортизола. Глюкоза вырабатывается в результате введения кортизола, восполняет запасы гликогена в печени, истощенные после удаления коры надпочечника. Глюкокортикоиды тормозят синтез белков в периферических тканях и усиливают их обмен. Аминокислоты, поступающие в печень в результате обмена белков, служат субстратом для глюконеогенеза. В отсутствие глюкокортикоидов нарушаются метаболизм и выделение жирных кислот из жировой ткани, т.е. липолиз. Благодаря повышению кровотока в клубочках и усилению клубочковой фильтрации кортизол обеспечивает экскрецию воды. Он обладает также специфическим влиянием на экскрецию мочи — снижает проницаемость для воды дистальных отделов нефрона. В головном мозгу обнаружены многочисленные рецепторы глюкокортикоидов, благодаря их числу эти гормоны оказывают разнообразное действие на функцию ЦНС и органы чувств. Глюкокортикоиды оказывают значительное влияние на клеточный и гуморальный иммунитет, а кортизол обладает четким противовоспалительным действием, в связи с чем его применяют при лечении ревматических заболеваний. Секреция глюкокортикоидов регулируется релизинг-гормоном КРГ, образованным в гипофи-

зотропной зоне гипоталамуса, он поступает в гипофиз и вызывает выделение АКТГ. Последний доставляется кровью к коре надпочечника, где он стимулирует синтез и секрецию глюкокортикоидов. Введение глюкокортикоидов в гипофизотропную зону вызывает снижение секреции АКТГ. Видимо, последний способен ингибировать свою собственную выработку через так называемую короткую цепь обратной связи.

Изменение концентрации глюкокортикоидов особенно отчетливо выступает при предъявлении к организму особых требований — стресс. Автор теории стресса Г.Салье выделяет три его фазы: тревоги, резистентности и истощения. Стресс-реакция может пройти бесследно, если это воздействие не очень сильное. При его повторении возможна адаптация к этому стимулу. В некоторых случаях реакция на стресс-фактор может оказаться столь интенсивной, что произойдет опустошение всех запасов глюкокортикоидов в коре надпочечников и ее разрушение. В этом случае введение глюкокортикоидов облегчает ситуацию. При недостаточности функции коры надпочечников, снижения выработки кортикостероидов развивается тяжелое состояние — бронзовая, или аддисонова болезнь. Она характеризуется бронзовой окраской кожи, ослаблением деятельности сердечной мышцы, повышенной утомляемостью, восприимчивостью к инфекциям.

Половые гормоны и репродуктивная система

Созревание половых клеток, а также выработка половых гормонов осуществляется в гонадах. В осуществлении функции размножения принимает участие ряд гормонов, однако основное значение имеют половые гормоны, которые относятся к стероидам. Их можно разделить на три основные группы: эстрогены, гистогены и андрогены. Гормоны первых двух групп называют также женскими половыми гормонами, важнейшими из них являются эстрадиол, эстрон и прогестерон. Третья группа — мужские половые гормоны. Из них наиболее важным является тестостерон.

Эстрогены и гистогены образуются в женской гонаде и плаценте, а андрогены — в так называемых клетках Лейдига в мужской гонаде. В яичнике половые гормоны образуются в

оболочках фолликула. Небольшие количества андрогенов вырабатываются у особей женского пола: они образуются в яичнике и в коре надпочечников. В семенниках также вырабатываются небольшие количества эстрогенов и гистогенов. Гормоны, образующиеся в гонадах, способствуют эмбриональной дифференцировке (у млекопитающих), последующему развитию половых органов. Половые гормоны у млекопитающих индуцируют изменения в эндометрии матки, предшествующие имплантации яйцеклетки и обеспечивающие нормальное протекание беременности (прогестерон). Совместно с другими гормонами половые стероиды вызывают изменения молочных желез, необходимые для секреции молока. Половые гормоны оказывают значительное влияние на ЦНС и половое поведение, они являются важным звеном в механизме саморегуляции гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы. В крови половые гормоны находятся, в основном, в связанном со специфическими белками состоянии. В период полового созревания усиливается эндокринная активность гонад у девочек и мальчиков. Под влиянием эстрогенов и гистогенов у девочек и андрогенов у мальчиков происходит развитие и созревание половых органов. Тестостерон необходим также для осуществления сперматогенеза. Во взаимодействии с другими гормонами половые стероиды влияют на рост костей. Концентрация половых стероидов существенно меняется на протяжении менструального цикла у женщин. Под влиянием ФСГ в начале менструального цикла происходит созревание первичного фолликула, увеличивается концентрация эстрадиола. В середине цикла уровень ЛГ резко повышается, что приводит к разрыву фолликула, овуляции и превращению фолликула в желтое тело. Во время овуляции происходит также повышение уровня ФСГ. Желтое тело под влиянием ЛГ вырабатывает прогестерон, концентрация которого резко повышается сразу же после овуляции. У женщин кровотечение во время овуляции отсутствует. Кровотечение связано с разрушением части эндометрия матки. Оно возникает через две недели после овуляции и происходит при резком снижении уровня половых гормонов (рис. VIII.3.). После оплодотворения яйцо перемещается в

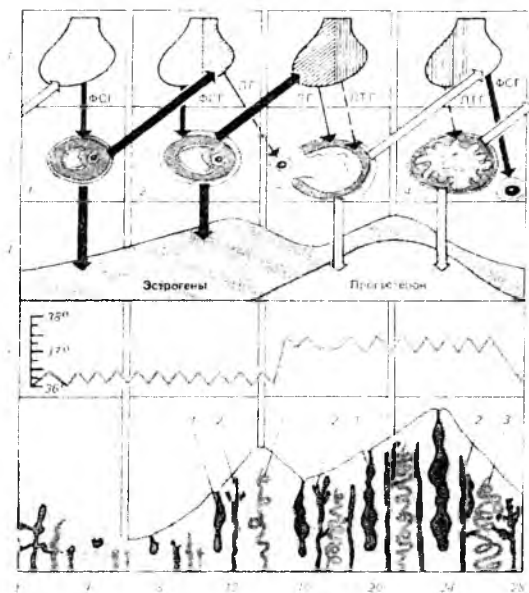


Рис. VIII.3. Схема 28-дневного менструального цикла:

I-циклические изменения и последовательность секреции гормонов гипофиза: не заштрихованное изображение гипофиза соответствует превосходящей, по сравнению с другими гормонами, секреции ФСГ, косая штриховка — секреции ЛГ, прямая штриховка — секреции ЛТГ; II-циклические изменения в яичнике: 1, 2 — фаза созревания фолликула, 3, 4 — овуляция, фаза желтого тела и начало созревания нового фолликула; III-циклические изменения выделения гормонов созревающим фолликулом и желтым телом; IV-двухфазная кривая базальной температуры: в фазе созревания фолликула она не превышает 37°C , с момента овуляции и в фазе желтого тела базальная температура выше 37°C ; V- циклические изменения в эндометрии соответственно фазам менструального цикла: 1- железы (изменение их размера и секреции), 2- вены, 3-артерии (увеличение их длины и извилистости). Стрелками показано взаимодействие гормонов гипофиза и яичника.

матку, и развивающаяся бластоциста внедряется в ее стенку. Для имплантации яйца необходимы прогестерон и эстрогены.

После этого часть блистоцисты (трофобласт) вместе с прилегающим участком эндометрия матки образует плаценту, благодаря чему обеспечивается связь кровоснабжения матери и плода. В одной из оболочек — хорионе — вырабатываются собственные гормоны — хорионический гонадотропин и плацентарный лактогенный гормон (ПЛГ). Роль хорионического гонадотропина (ХГ) состоит в поддержании функциональной активности желтого тела и усилении секреций прогестерона на ранних этапах беременности. Физиологическая роль ПЛГ состоит во влиянии на процессы метаболизма при беременности. Причем, вырабатываемые плацентой собственные гормоны белковой природы — ХГ, ПЛГ и реланин (образуются в материнской части плаценты), поддерживают гомеостатические механизмы, а также тонус гладкой мускулатуры матки. Высокий уровень прогестерона при беременности препятствует разрушению эндометрия. Плацента прекращает свое существование во время родов. При родах обычно происходит падение уровня прогестерона, а релаксин вызывает разрыхление лонного сочленения.

Фактором, влияющим на начало родов, является также усиление секреции глюкокортикоидов плодом в конце беременности. С наступлением половой зрелости формируется молочная железа. Секреция молока начинается после родов, и его выделение стимулируется сосанием.

У мужчин уровень половых гормонов довольно постоянен. Повышение уровня тестостерона тормозит секрецию ЛГ, по-видимому, путем торможения выделения соответствующего релизинг-гормона в гипофизотропной зоне.

Фолликулинстимулирующий гормон регулирует дифференцировку клеток семенников и образование первичных сперматогониев. В этих клетках находятся рецепторы ФСГ, которые способствуют выработке андрогенсвязывающего белка (АСБ). Комплекс тестостерона с этим белком оказывает влияние на сперматогенез. При нарушении развития гамет возникает бесплодие. При хромосомных аномалиях, развитие зачатков мужской и женский гонад приводит к истинному гермофрадитизму.

Репродуктивные функции являются продолжением процессов, происходящих в половых железах, они обуславливают

формирование половых мотиваций, полового поведения, полового акта, процесса оплодотворения, беременности, родов, лактации, последующего выращивания потомства. Взаимодействие этих процессов и их регуляция, как уже описано выше, обеспечивается системой нейроэндокринного комплекса.

У мужчин половой железой является яичко с придатком. В малом тазу расположены семенные пузырьки, протоки которых открываются в мочеиспускательный канал, который проходит в губчатом теле полового члена; в него впадают протоки луковично-уретральных желез, оканчивающиеся наружном отверстии. У человека в половом члене различают тело, корень и головку. Головка имеет вид конусообразной изогнутой пластинки, на ее верхушке открывается мочеиспускательный канал.

Источниками кровоснабжения полового члена являются ветви внутренней половой (срамной) и уретральных артерий. Все они соединены между собой анастомозами. Соматическая иннервация обеспечивается ветвями полового нерва и тыльным нервом полового члена. Симпатическая иннервация происходит, в основном, из нижнего брызжеечного сплетения, парасимпатическая — из тазового нерва.

Половыми железами женщин являются яичники. Они расположены в полости малого таза у боковых стенок. В яичнике различают маточный и трубный полюсы. Трубный полюс приподнят кверху и обращен к воронке маточной (фаллопиевой) трубы. Яичник соединен подвижно с маткой и стенкой таза при помощи связок. Созревшие в яичнике яйца через прорыв в его стенке попадают в общую полость тела и оттуда выводятся через яйцеводы. Фолликулы в яичнике позвоночных содержат одну крупную яйцеклетку, окруженную мелкими фолликулярными клетками, которые служат для питания яйцеклетки и образования яйцевой оболочки. Внутри фолликулы у млекопитающих образует полость, наполненная серозной жидкостью. В момент созревания яйцеклетки фолликула лопается и яйцеклетка попадает в полость тела, на месте же фолликулы образуется эндокринная структура — желтое тело.

Оплодотворение яйцеклетки обычно происходит в маточной (фаллопиевой) трубе, осуществляющей транспортиров-

ку яйцеклетки и сперматозоидов, создание благоприятных условий для оплодотворения и развития яйцеклетки в ранние сроки беременности и продвижение зародыша первых дней развития в матку. Матка имеет грушевидную форму, обращенную узким концом во влагалище.

Полость матки рожавшей женщины на фронтальном разрезе имеет треугольную форму (рис. VIII.4.). В верхних углах этого треугольника находятся отверстия, открывающиеся в маточные трубы, в нижнем углу — перешеек, ведущий в полость канала шейки матки, который в нижнем ее конце открывается во влагалище.

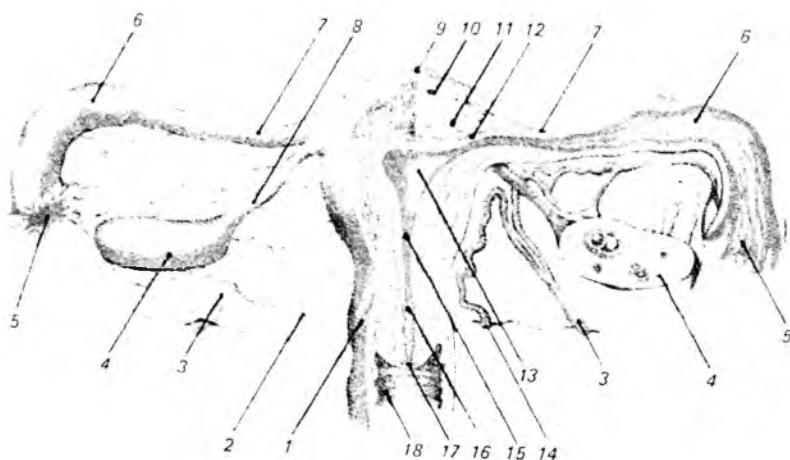


Рис. VIII.4. Матка, маточные трубы, яичники (вид сзади, правая половина матки, маточные трубы и яичник вскрыты):

1 — шейка матки; 2 — широкая связка матки; 3 — круглая связка матки; 4 — яичник; 5 — воронка маточной трубы; 6 — ампула маточной трубы; 7 — перешеек маточной трубы; 8 — собственная связка яичника; 9 — дно матки; 10 — периметрий; 11 — миометрий; 12 — эндометрий; 13 — полость матки; 14 — маточная артерия; 15 — перешеек матки; 16 — канал шейки матки; 17 — отверстие матки; 18 — влагалище.

Влагалище — мышечно-эластическая трубка, расположенная в малом тазу. Влагалище участвует в процессе совокупления и оплодотворения, в родах составляет часть родового канала. Длина влагалища зрелой женщины колеблется от 7 до 9 см, ширина — 2-3 см, задняя стенка на 1,5-2 см длиннее передней. Влагалище может менять свою форму, диаметр и глубину при сокращении мышц тазового дна, матки и мышечных элементов связочного аппарата. В период полового возбуждения происходит резкое кровенаполнение вен влагалища, удлинение ее верхних частей, увеличение транссудации в просвет влагалища. После полового сношения слизистая оболочка влагалища способна всасывать плазму спермы и вырабатываемые семенными пузырьками простагландины.

Большие половые губы — это парные параллельно расположенные валики кожи, в которых заложены венозные сплетения и пучки эластических волокон. Малые половые губы располагаются внутри от больших половых губ, они ограничивают с боков половую щель.

В переднем углу половой щели между малыми половыми губами располагается клитор, в толще которого лежит пещеристое тело. Несколько сзади от клитора, между ним и влагалищем, расположено наружное отверстие мочеиспускательного канала. В функциональном отношении вульва является по преимуществу органом полового чувства. Во время полового возбуждения клитор набухает вследствие усиления притока артериальной крови и ослабления оттока венозной. В этот момент из желез преддверия выделяется богатый муциновый секрет, увлажняющий вход во влагалище. После полового созревания у человека становится возможным осуществление половой функции. Созревание у лиц женского пола наступает в возрасте 16-18 лет, мужского пола — 18-20 лет.

Половое влечение, как доминирующая мотивация, вызывает в организме значительные сдвиги. В этом случае повышается острота зрения и слуха, чувствительность рецепторов эрогенных зон.

Половой акт (коитус, половое сношение, половое сближение, соитие) — физический процесс, начинающийся с мо-

мента введения во влагалище полового члена и заканчивающийся эякуляцией и оргазмом. В половом акте принято различать ряд фаз — возбуждение, плато, оргазм и спад. У мужчин эти фазы по длительности и интенсивности проходят стереотипно, у женщин они более разнообразны.

Выше мы описали гормональную природу полового цикла, поэтому ниже изложим особенности репродуктивного процесса у женщин. Половой цикл у женщин принято называть менструальным циклом. Условно его определяют от первого дня наступившей менструации до первого дня следующей менструации. Длительность менструального цикла у женщин детородного возраста (18-45 лет) колеблется в пределах от 21 до 35 суток, но нормальным, менструальный цикл считается, когда продолжается 28 суток, так как при этом наблюдается строгая периодичность циклических изменений. После полового акта почти всегда наступает оплодотворение, т.е. слияние сперматозоида с яйцеклеткой, приводящее к образованию зиготы, способной расти, развиваться и давать начало новому организму. Во время оплодотворения ядерный материал мужской и женской половых клеток объединяется, что приводит к смешиванию отцовских и материнских генов, восстановлению диплоидного набора хромосом.

У человека во время коитуса эякулят вводится во влагалище в объеме 2-5 мл и содержит в 1 мл от 30 до 100 млн. сперматозоидов. Однако верхней части маточной трубы достигает лишь около 100 сперматозоидов. Их транспорт длится 5-30 часов. У человека в женских половых путях сперматозоиды сохраняют способность к оплодотворению на протяжении двух суток. На верхней головке сперматозоида имеются специальные органеллы — акросомы. Погрузившись в плазму, головка сперматозоида ориентируется в глубь яйцеклетки и претерпевает сложные изменения. Ядро сперматозоида и яйцеклетки преобразуется в пронуклеусы, которые сближаются в центре яйцеклетки и сливаются, образуя единое ядро зиготы. На этом завершается процесс оплодотворения. Образовавшаяся после оплодотворения зигота постепенно продвигается по направлению к матке и входит в нее через несколько суток. Дальней-

ший физиологический процесс, при котором из оплодотворенной яйцеклетки в организме развивается плод называют беременностью. В эмбриональном развитии организма млекопитающих выделяют три периода: зародышевый, во время которого образуется бластоциста, происходит закладка зародышевых листков и плодных оболочек, предплодный, являющийся переходным от зародышевого к плодному и характеризующийся закладкой всех органов, и плодный, начинающийся от конца первой трети беременности и завершающийся родами. В этом периоде продолжается рост и развитие всех органов, а также формирование плода в особь, сходную с родительским организмом. Во время беременности связь плода с материнским организмом осуществляется плацентой.

Во время зародышевого периода оплодотворенная яйцеклетка, продвигаясь по маточной трубе в сторону тела матки, делится митотическим путем на дочерние мало дифференцированные клетки — бластомеры. Таким образом, одноклеточный зародыш — зигота превращается в многоклеточный зародыш — морулу, состоящую из 8-12 клеток. В моруле различают два слоя клеток: светлые и темные. Светлые клетки, образующие наружный слой, играют роль в питании зародыша и носят название трофобласты. Из темных, центральных клеток (внутренней клеточной массы) эмбриобласта развивается сам зародыш. После попадания зародыша из маточной трубы в полость матки, размножение его клеток резко ускоряется, и он приобретает вид полого пузырька — бластоцисты. Ферменты, выделяющиеся зародышем, разрушают прилежащий участок слизистой оболочки матки. зародыш целиком погружается в ее толщу, где и продолжает развиваться. Бластоциста увеличивается в размере, ее оболочка разрывается и образуется желточный пузырь. Он содержит белковую жидкость, которая возникает из секрета слизистой оболочки матки. Параллельно с этим начинается образование плодных оболочек — амниона (водной), аллантаиса (мочевой) и хориона (сосудистой).

Амнион образует околоплодный пузырь. Функцией его эпителия является секреция околоплодных вод, определяющих важнейшие условия развития плода, а также выведение

продуктов его обмена. Вторая оболочка — аллантоис — представляет собой пузырь, облегающий амнион. Третья оболочка — хорион — вместе с аллантоисом составляет аллаптохорион, который тесно связан со слизистой оболочкой матки, образуя детское место, или плаценту. Плацента обеспечивает связь плода с организмом матери. При ее посредстве осуществляется обмен веществами между матерью и плодом;

при этом выполняются функции газообмена, трофическая, эндокринная, выделительная, защитная. Плацента обладает антигенными и иммуногенными свойствами.

Обмен газов между кровью матери и плода происходит путем их диффузии через ворсинки хориона.

Питание плода через хорион происходит строго избирательно. Оно осуществляется в результате ферментного расщепления белков, углеводов, жиров и синтеза питательных веществ в соответствии с потребностями развивающегося организма. В плаценте содержится целый ряд минеральных веществ и микроэлементов. Плацента содержит также большое количество витаминов, которые поступают к плоду. В плаценте имеются факторы свертывания крови, что способствует прекращению кровотечений после родов. Плацента обладает эндокринной функцией. В ней происходят процессы синтеза, секреции и превращения гормонов, определяющих развитие приспособительных изменений в организме матери, необходимых для роста и развития плода, осуществления родового акта и лактационной функции. Плацента обладает способностью регулировать проникновение различных веществ из крови матери в плаценту и в обратном направлении. Эта совокупность морфологических и функциональных особенностей получила название плацентарного барьера. Через плаценту проникают алкоголь, наркотики, никотин, ртуть, мышьяк, гемолитические яды, многие токсические вещества и, возможно, возбудители инфекционных заболеваний — вирусы, микробы. Плацентарный барьер ограничивает проникновение к плоду многих лекарственных веществ. Плод в утробе матери находится в течение 10 лунных или акушерских месяцев (один лунный месяц содержит 28 суток).

В конце 9 месяца плод приобретает признаки зрелости, «старческий» вид утрачивается, кожа становится розовой. Доношенный плод имеет длину не менее 47 см и массу не менее 2500 г. Артериальное давление при рождении составляет 80/45 мм рт. ст.

У зрелого плода структура дыхательной системы такая же, как у взрослого человека. У зрелого плода регистрируются биотоки головного мозга, что свидетельствует о включении коры больших полушарий мозга в регуляцию рефлекторной деятельности. Слух и болевая чувствительность недостаточны, зрение ограничивается светоощущением, осязание и термочувствительность развиты хорошо.

Роды, это физиологический процесс изгнания из матки через родовые пути плода по достижении его жизнеспособности, а также плаценты с околоплодными оболочками и околоплодными водами. В возникновении родов наибольшая роль принадлежит нейрогуморальной и гормональной системе матери и плодоплацентарному комплексу. Комплекс нейрогуморальных и эндокринных изменений, происходящих в материнском организме перед родами, составляет родовую доминанту. В течении родов выделяют три периода: раскрытие шейки матки, изгнание плода, послеродовый период. В первом периоде после раскрытия шейки матки под влиянием повышенного внутриматочного давления разрывается оболочка плодного пузыря, плодные воды вытекают, увлажняя поверхность родовых путей. Во втором периоде происходит изгнание плода из матки. Оно осуществляется за счет потуг — одновременного ритмического сокращения мышц матки и брюшного пресса. После рождения ребенка перевязывают и перерезают пуповину, отделяя, тем самым, новорожденного от последа.

Третий, завершающий, период родов — последовый. В нем происходит отслоение плаценты и выделение последа. После рождения плода функциональная активность последа угасает, и он выделяется из полости матки, отсюда и его название. Продолжительность родов у первородящих женщин составляет 15-20, у повторно рождающих — 10-12 часов. Сразу после рождения ребенка в материнском организме происходит ряд пре-

образований и, в первую очередь, образование и выделение молока из молочной железы. Молочная железа представляет собой сложно организованный орган, состоящий из ряда тканей, среди которых: секреторная (паренхимотозная, железистая), тесно связанная с протоковыводящей системой, миоэпителиальная, гладкомышечная, соединительная и жировая, кровеносные и лимфатические сосуды и нервы с их окончаниями. Процесс образования секрета молочной железы сразу же после родов принято называть лактогенезом, а во время установившейся лактации — лактопоезом. Молочная железа обладает очень высокой биосинтетической активностью. В результате синтетической деятельности секреторных клеток из простых исходных веществ создается сложный по своему составу секреторный продукт — молоко. Процесс секретобразования в молочной железе носит циклический характер. В регуляции секреции молока принимают участие гормоны аденогипофиза — пролактин-кортикостерон, соматотропин, тиротропин, гормон яичников, инсулин и др. В обеспечение секреторнообразовательной деятельности молочной железы включаются многие системы организма: нервная, эндокринная, кровеносная, пищеварительная и др. Общая молочная продуктивность зависит от массы тела матери. В целом объем секретлируемого молока у млекопитающих рассчитан на обеспечение пищей новорожденного потомства. В составе молока содержится более 100 различных веществ, в том числе 30 жирных кислот, 20 аминокислот, около 40 различных минеральных веществ, 17 витаминов, десятки ферментов, различные углеводы, газы, вода. Ряд соединений, такие как казеин и лактоза, ни в каких других природных продуктах не встречаются.

Эндокринные железы, функционирующие без прямого регуляторного влияния гормонов гипофиза

Ряд эндокринных желез синтезирует и выделяет гормоны без четкого регуляторного влияния гормонов гипофиза. К этим гормонам относятся адреналин и норадреналин, вырабатываемые в мозговом веществе надпочечника, минералокортикоид альдостерон, синтезируемый в клубочковой зоне коры

надпочечника, паратгормон, образующийся в паращитовидных железах, кальцитонин, вырабатываемый в ульtimoбронхиальных железах, а также гормоны поджелудочной железы — инсулин и глюкагон.

Адреналин и норадреналин относятся к основным гормонам, вырабатываемым в симпато-адреналовой системе. Эти гормоны вырабатываются, в мозговом веществе надпочечника и в симпатических нервных окончаниях. У человека адреналин составляет около 80% от общей продукции этих гормонов. Адреналин и норадреналин, выделяемые мозговым веществом надпочечника и окончаниями симпатических нервных волокон, плохо проникают через гематоэнцефалический барьер. Однако многие катехоламины образуются в мозге. Норадреналин, образующийся в головном мозге, не поступает в системный кровоток в значительных количествах, в связи с его захватом нервными окончаниями. Эффекты этих гормонов сложны и многообразны, причем, на одни органы-мишени адреналин и норадреналин действуют сходным образом, на другие — по-разному. Секретция катехоламинов, как и глюкокортикоидов, усиливается при различных стрессорных ситуациях.

Гормоны, регулирующие водно-солевое равновесие, делятся на две основные группы: гормоны, регулирующие концентрацию ионов Na^+ , K^+ и H^+ (альдостерон, ангиотензин и ренин), и гормоны, влияющие на равновесие кальция и фосфатов (паратгормон и кальцитонин).

Альдостерон, регулирующий концентрацию Na^+ и K^+ , вырабатывается в клубочковой зоне высших позвоночных. Непосредственное влияние на функцию клеток, вырабатывающих альдостерон, оказывают изменения концентрации Na^+ и K^+ в плазме. Регуляция секреции альдостерона опосредуется системой ренин-ангиотензин. Ренин образуется юстогломерулярными клетками, расположенными в стенках афферентных сосудов почки. Под влиянием ренина из циркулирующего в плазме пептида ангиотензина-I образуется ангиотензин-II, который доставляется кровью к коре надпочечников и усиливает секрецию альдостерона. Поддержание гомеостаза

кальция и фосфора необходимо для нормальной жизнедеятельности организма благодаря их важнейшей роли во многих процессах. Ионы кальция влияют на проницаемость клеточных мембран, активность ряда ферментов, необходимых в процессе оплодотворения, при синаптической передаче, определяют возбудимость нервно-мышечной системы и т.д. Фосфаты входят в состав фосфолипидов, ферментов, нуклеиновых кислот. В регуляции содержания кальция и фосфатов принимают участие два гормона: паратгормон и кальцитонин наряду с витамином D_3 .

Паратгормон образуется паращитовидными железами, которые обнаружены у всех позвоночных. Это парные образования, тесно примыкающие к щитовидной железе.

Кальцитонин образуется парными ультимобронхиальными железами. У млекопитающих ткань этой железы вкраплена в щитовидную железу и получила название С-клеток (светлые клетки щитовидной железы). Кальцитонин не поступает в полость фолликула железы, как тиреоидные гормоны, а выводится в кровь.

Паратгормон и кальцитонин — важнейшие системы регуляции содержания Ca^{2+} в крови. Активность паращитовидной и ультимобронхиальной желез регулируется непосредственно уровнем Ca^{2+} . При его повышении усиливается выработка кальцитонина, снижение уровня Ca^{2+} усиливает секрецию паратгормона клетками паращитовидной железы. Постоянный уровень кальция особенно важен для функции возбудимых структур.

В эндокринной части поджелудочной железы (островки Лангерганса) вырабатываются два разных гормона: инсулин и глюкагон. Клетки, синтезирующие инсулин называют бета (или В) клетками; клетки, вырабатывающие глюкагон — альфа (или А) клетками. Кроме них определен третий тип клеток — дельта-клетки, в которых синтезируется соматостатин. У всех позвоночных в островках Лангерганса синтезируются инсулин и глюкагон, основная функция которых состоит в регуляции метаболических процессов; от этих гормонов в значительной степени зависит уровень глюкозы в крови, необходимый для нормальной жизнедеятельности организма. Инсулин представляет собою белко-

вый гормон с молекулярной массой около 6000 Да (Дальтон). В настоящее время инсулин обнаружен у многих беспозвоночных животных, что свидетельствует, по-видимому, не только о его древности, но и о важной роли в регуляции метаболических процессов. Глюкагон — полипептид с молекулярной массой около 3500 Да. Кроме альфа-клеток островков Лангерганса глюкагон вырабатывается также в слизистой оболочке кишечника (энтероглюкагон). Гормоны островковых клеток оказывают значительное воздействие на метаболические процессы. Инсулин является анаболическим гормоном с широким спектром действия. Его роль состоит в повышении синтеза углеводов, жиров, белков. Он стимулирует метаболизм глюкозы. Под влиянием инсулина увеличивается проницаемость для глюкозы клеток миокарда, скелетных мышц, что усиливает ток глюкозы внутрь клеток и ее обмен. В печени он снижает глюконеогенез, влияет на обмен жиров, стимулирует накопление жира в форме триглицеридов. Действие глюкагона на метаболические процессы осуществляется в печени и реализуется через аденилатциклазу и ц-АМФ. Основной эффект гормона состоит в усилении глюкогенолиза в печени, глюкагон является синэргистом адреналина. Регуляция эндокринной железы осуществляется симпатической и парасимпатической нервной системой. Присутствие в желудочно-кишечном тракте глюкозы вызывает выброс энтероглюкагона. Соматостатин, вырабатываемый дельта-клетками, оказывает ингибирующее влияние на выделение глюкагона. Симпатическая стимуляция усиливает секрецию глюкагона. При гипогликемии, т.е. резком снижении уровня глюкозы (норма около 80-120 мг%) наблюдается учащение сердцебиения, голод, возбуждение. При уровне глюкозы выше 180г/100мг% она выводится с мочей, что происходит при недостаточной функции инсулина. Это является одним из проявлений сахарного диабета. Это заболевание возникает в результате недостаточной выработки инсулина бета-клетками поджелудочной железы. В желудочно-кишечном тракте выделяется много веществ, принимающих участие в пищеварении. Среди них имеется ряд гормонов пептидной природы. Наиболее изученными являются гастрин, секретин, холицистокинин (панкреозимин). В желудочно-кишечном тракте, как указы-

валось выше, вырабатывается глюкагон (энтероглюкагон). Основной функцией этих гормонов является влияние на моторику и секрецию различных отделов пищеварительного тракта. Гастрин стимулирует секрецию соляной кислоты железами фундального отдела желудка. Секретин и холицистокинин стимулируют эндокринную функцию поджелудочной железы, секретин вызывает выделение панкреатического сока, а холицистокинин — секрецию ферментов.

К органам с нечетко выраженной или видоизмененной эндокринной функцией относится тимус (вилочковая железа). В вилочковой железе из стволовых клеток костного мозга образуются Т-лимфоциты, которые затем мигрируют в периферические лимфоидные клетки. Из тимуса был выделен ряд полипептидов — тимозин, тимопоэтин, тимусный гуморальный фактор, которые высвобождаются в плазму и, по видимому, играют роль в клеточных иммунных реакциях. Эпифиз (шишковидная железа) представляет собой верхний придаток мозга и относится к промежуточному мозгу.

В эпифизе вырабатываются серотонин, мелатонин и другие гормоны. Установлено, что мелатонин тормозит выделение ЛГ и РГ и, таким образом, секрецию гонадотропина и активность гонад.

Возрастные особенности эндокринной системы

Железы внутренней секреции морфологически и функционально созревают по мере роста и развития организма. У каждой железы есть своеобразный ход развития, например, у новорожденных детей щитовидная железа довольно развита. Ее масса может достигать 4,85 г. Особенно интенсивно железа растет к концу первого года жизни, когда ее масса удваивается. Тироксин повышает возбудимость ЦНС и приводит к резко выраженной эмоциональности. Поэтому возбудимые и эмоциональные дети должны привлечь внимание учителей и школьных врачей. У таких детей изменяется функциональное состояние вегетативной нервной системы, вследствие чего учащается сердцебиение, усиливается потливость. Понижение деятельности щитовидной железы приводит к сниже-

нию обмена веществ и расхода энергии, к замедлению общего роста, нарушению роста ногтей и волос. В тяжелых случаях наступает заболевание микседема, или слизистой отек. При нарушении функции паращитовидных желез увеличивается содержание кальция в костях и снижается его уровень в крови. Особенно сильно действие этого гормона выражено в молодом возрасте. Разрушение зубов у детей и подростков часто связывается с недостатком паратормона. Надпочечные железы, по некоторым данным, растут медленно в первые годы жизни. Усиление их роста наблюдается в 6 лет и в промежутке от 10 до 15 лет. До 3 лет в надпочечнике ребенка корковое вещество преобладает над мозговым. Затем развитие коры надпочечников несколько тормозится и достигает зрелости в подростковом возрасте. Функция надпочечниковых желез и их гормонов такая же, как у взрослого человека. Гипофиз, как и другие железы, имеют два этапа резкого повышения массы: это в возрасте 1-4 лет и в период полового созревания. Для возрастной физиологии особое значение имеет соматотропный гормон. При его недостатке, который сочетается с целым рядом других факторов, можно наблюдать отрицательное влияние на ростовые процессы. Гормон инсулин свое действие начинает оказывать уже в раннем возрасте, но инсулярный аппарат полностью сформировывается к подростковому возрасту. Вилочковая или зобная железа считается вполне сформированной к моменту рождения, а ее масса достигает 13-14 г. После 15 лет ее масса начинает уменьшаться. Имеются указания, что вилочковая железа влияет на рост организма и его минеральный обмен. Эпифиз имеет массу 0,2 г и развивается до 4-х лет. Начиная с этого возраста наблюдается его инволюция. Отмечается тормозящее влияние эпифиза на процессы полового созревания.

Половые гормоны в определенном возрасте способствуют половому созреванию. Половое созревание девочек начинается примерно в 9 лет, когда усиливается рост внутренних половых органов; матки, маточных труб, яичников и влагалища, в 10 лет начинается увеличение молочных желез. Процесс развития молочных желез занимает 3-4 года и завер-

шается к 14-15 годам. В 11 лет начинается оволосение лобка, к 16 годам заканчивается оволосение подмышечных впадин. В возрасте 12-13 лет начинаются менструации, но только к 15-16 годам функция яичников приобретает характер, типичный для взрослой женщины; в ней образуется достаточное количество половых гормонов; регулярно, каждые 28 дней, созревает и выделяется яйцеклетка. В период полового созревания заметные изменения происходят в строении скелета, прежде всего, костей таза, которые растут в ширину. Таким образом, период полового созревания нормально развивающихся здоровых девушек завершается к 16-17 годам.

Половое созревание мальчиков начинается на 1,5-2 года позже, чем девочек и, соответственно, позже заканчивается. Первым признаком начавшегося полового созревания в 11-12 лет является увеличение размеров наружных половых органов и половых желез яичек, рост которых заканчивается в 16-17 лет. В 13-14 лет начинается огрубение голоса, которое заканчивается, в среднем, к 16 годам. Оволосение лобка начинается в 12 лет и продолжается до 17-18 лет, когда окончательно формируется специфический мужской тип оволосения лобка, распространяющегося конусообразно до области пупка. Оволосение лица и подмышечных впадин приходится на возраст 14-15 лет. Зрелые мужские половые клетки — сперматозоиды образуются в яичках уже в возрасте 13-14 лет. В период полового созревания появляются поллюции — самопроизвольное извержение семени, происходящее обычно во время сна. В период полового созревания у мальчиков, кроме названных изменений, происходит интенсивное развитие мускулатуры, обуславливающее большую, чем у девочек, мышечную силу. Период полового созревания характеризуется также значительным ускорением темпа роста, обусловленного стимулирующим действием половых гормонов на рост костей скелета. Оно отмечается на первых этапах полового развития. В 11-13 лет у девочек и в 13-15 лет у мальчиков происходит скачок роста. Темпы роста подростков тесно связаны с половым развитием, т.е. с влиянием половых гормонов и достигают 8-10 см в год. К концу полового созревания годовой прирост длины тела уменьшается и составляет всего 1,5-2 см.

Кастрация, сделанная в детском возрасте, приостанавливает развитие половых органов, а половое влечение даже не появляется.

Из гигиенических мероприятий особое место занимает постоянное обследование и диспансеризация детей на предмет отклонений от нормального развития и роста. При наступлении половой зрелости и появлении менструаций девочки должны соблюдать гигиену половых органов. Во время, и в первые три дня после них нельзя поднимать тяжести, стирать белье, а также длительно сидеть в одной и той же позе. При болях в нижнем отделе живота и обильных кровяных выделениях необходимо обратиться к врачу.

Контрольные вопросы:

1. Роль эндокринных желез в жизнедеятельности организма.
2. Понятие о нейросекреции.
3. Роль релизинг-гормонов в деятельности эндокринной системы.
4. Гипоталамические гормоны и их связь с нейрогипофизом.
5. Строение и функции гипофиза.
6. Гормоны щитовидной железы и их влияние на организм человека.
7. Основные гормоны надпочечных желез.
8. Половые гормоны и репродуктивная функция организма.
9. Мужские половые органы.
10. Плацента, ее строение и функции.
11. Гормоны, регулирующие водно-солевой обмен.
12. Инсулин и его роль в организме.

ГЛАВА IX ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВОВ И МЫШЦ

Универсальным свойством живой клетки является возбудимость. В качестве внешних воздействий, вызывающих возбуждение, могут выступать механические, химические, звуковые и световые влияния. Для каждой возбудимой клетки весь набор внешних и внутренних воздействий-раздражителей делится на две неравные части: адекватные и неадекватные раздражители. Адекватными называются такие раздражители, которые действуют на данную биологическую структуру в естественных условиях, к восприятию которых она специально приспособлена в процессе эволюции. Так, например, адекватным раздражителем для фоторецепторов сетчатки глаза является видимая часть спектра, для барорецепторов сосудов — изменение давления крови, для скелетных мышц — нервный импульс и др. Неадекватными называются такие раздражители, для восприятия которых данная структура специально не приспособлена. Например, для скелетной мышцы адекватным раздражителем является нервный импульс, но она может сокращаться и при механическом ударе или быстром согревании. Для нервных клеток многоклеточных организмов адекватными раздражителями являются электрические токи и некоторые химические агенты, продуцируемые другими клетками. Раздражители, воздействуя на клетки с определенной силой, вызывают специализированные формы ответной реакции, а именно: у мышечной ткани — сокращение, у нервной — проведение электрического импульса, у секреторной — синтез и выделение биологически активного вещества. Возбудимость тканей различна. Мерой возбудимости является порог раздражения — минимальная сила раздражителя, способная вызвать возбуждение (реобазис). В электрофизиологических исследованиях пользуются понятием «хронаксия» — минимальное время, в течение которого ток, равный удвоенной реобазисе, действует на ткань и вызывает возбуждение.

Раздражители, сила которых меньше пороговой, называ-

ются под пороговыми, а раздражители по силе превышающие порог раздражения — сверхпороговыми. Раздражителем живой клетки может быть любое изменение внешней среды или внутреннего состояния организма, если оно достаточно велико, возникло достаточно быстро и продолжается достаточно долго. В физиологическом эксперименте в качестве раздражителя чаще всего используется электрический ток, потому что он, во-первых, не оставляет в тканях необратимых явлений, во-вторых, легко дозируется по силе и длительности и, в-третьих, по своей природе близок к электрическим процессам, которые возникают в возбуждаемых тканях. Возбудимым клеткам, при отсутствии достаточных раздражителей, свойственно состояние физиологического покоя, которое, конечно, не равно полной бездеятельности, ибо сопряжено с текущим метаболизмом.

Нервная клетка у человека и животных имеет характерные отростки, отходящие от тела, в котором находится плотное ядро. Различают два вида этих отростков: дендриты и аксоны. У позвоночных мультиполярные клетки являются основным видом нейрона. Нейрон, как и все прочие клетки, снаружи покрыт непрерывной оболочкой — плазматической мембраной, плазмалеммой. Она отделяет цитоплазму клетки с включенными в неё многочисленными органоидами от внеклеточной жидкости. С помощью аксонов и дендритов нейроны контактируют между собой и с другими клетками, например, мышечными. Эти контакты имеют особое строение и называются синапсами. Существуют различные типы синапсов (по структуре, функции, способу передачи сигнала, местоположению в системе и т.д.). Чрезвычайно широко распространены так называемые химические синапсы, в которых передача осуществляется с помощью специального химического агента — локального передатчика — медиатора, выбрасываемого пресинаптическим нервным окончанием, и действующего на постсинаптическую клетку. Наряду с нервными имеются так называемые глиальные клетки, к которым относятся олигодендроциты, астроциты, швановские клетки и др. Особую роль глиальные клетки играют в форми-

ровании так называемых миелиновых оболочек аксонов. Эти клетки окутывают аксоны многослойными миелиновыми «муфтами» так, что большая часть аксона оказывается покрытой ими, а открытыми остаются участки между муфтами — перехваты Ранвье.

Функция нервных клеток заключается в передаче информации с помощью нервных импульсов. Возникновение и распространение нервного импульса, а также его синаптическая передача тесно связаны с электрическими явлениями на плазматической мембране нейрона. Возбудимость нервных клеток, их способность генерировать потенциал (СП) связаны со свойствами их поверхностной мембраны, в которой имеются полые каналы с потенциал зависимыми воротами. В покое мембрана этих клеток имеет закрытые каналы для Na^+ и открытые для K^+ . Непрерывно работающий ионный насос (натрий-калиевый) потребляет энергию АТФ. Его основными компонентами являются: фермент — мембранная Na, K, АТФ-аза , создающая и поддерживающая высокую концентрацию K и низкую — Na . В этой ситуации небольшая утечка K^+ формирует поляризацию мембраны (+ снаружи, - внутри — это мембранный потенциал покоя (МПП). При электрическом раздражении открываются каналы для Na^+ (в некоторых клетках — Ca^{2+}) и после входа ионов через мембрану внутрь клетки поляризация клетки меняется. Это потенциал действия (ПД). ПД краток: его длительность составляет несколько миллисекунд. Прекращение ПД связано с закрытием (инактивацией) натриевых каналов и с открытием дополнительных каналов для K^+ , выход ионов которого возвращает мембранный потенциал к некоторой величине. Во время ПД электровозбудимость отсутствует (состояние рефракторности). После ПД в клетке остается некоторый избыток Na^+ , который устраняется работой ионного насоса, откачивающего из клетки Na^+ в обмен на наружный K^+ . Возникнув в какой либо точке, ПД распространяется по нервному или мышечному волокну за счёт раздражающего действия локального тока, возникающего между возбужденным и соседним участками. Скорость распространения возбужде-

ния зависит от соотношения значений локального тока и электровозбудимости мембраны. Скорость эта тем больше, чем тоньше волокно (проводник). Нервные волокна обладают возбудимостью, проводимостью, рефракторностью, лабильностью. Возбудимость нервной ткани выше, чем мышечной, но у различных волокон она различна. Так, возбудимость толстых миелиновых волокон значительно выше, чем безмиелиновых. Проведение возбуждения по нервным волокнам подчиняется определенным законам.

Закон физиологической целостности заключается в том, что проведение возбуждения по нервному волокну возможно только в том случае, если сохранена не только его анатомическая, но и физиологическая целостность. Воздействие на нервное волокно наркотическими веществами, его охлаждение или перевязка приводят к нарушению физиологической, или функциональной целостности возбудимой мембраны оеевого цилиндра. Проведение возбуждения по такому волокну нарушается.

Закон двухстороннего проведения возбуждения. При нанесении раздражения на нервное волокно возбуждение распространяется по нему в обе стороны от места раздражения, т.е. центробежно и центростремительно.

Закон изолированного проведения возбуждения. Возбуждение по нервным волокнам, входящим в состав смешанных нервов, распространяется изолированно, т.е. не переходит с одного нервного волокна на другое.

Скорость проведения возбуждения у различных нервных волокон различна и зависит, в основном, от их диаметра и гистологического строения, в частности, от наличия миелиновой оболочки. Нервные волокна по скорости проведения возбуждения, длительности различных фаз потенциала действия и строению делятся на три основных типа: А, В, С. Волокна типа А, в свою очередь, делятся на 4 подгруппы: А-альфа, А-бета, А-гамма, А-дельта. Они покрыты миелиновой оболочкой, имеют диаметр 1-22 мкм и скорость проведения возбуждения 5-120 м/с.

К волокнам типа А относятся: двигательные волокна, ин-

нервирующие скелетные мышцы; афферентные волокна от мышечных рецепторов прикосновения и давления, от температурных, тепловых и болевых рецепторов; эфферентные нервные волокна к мышечным веретенам.

К волокнам типа В относятся миелиновые волокна вегетативной нервной системы. Диаметр их 1-3,5 мкм. Скорость проведения возбуждения 3-18 м/с. К этому типу нервных волокон относятся, в основном, преганглионарные волокна вегетативной нервной системы.

К волокнам типа С относятся безмиелиновые нервные волокна диаметром 0,5-2 мкм, со скоростью проведения возбуждения 0,5-3 м/с. Это, в основном, постганглионарные волокна вегетативной нервной системы, а также афферентные волокна от некоторых тепловых рецепторов, рецепторов давления, боли.

Механизм проведения возбуждения по нервным волокнам.

При распространении возбуждения по безмиелиновому нервному волокну (тип С) местные электрические токи, возникающие между возбужденным участком, заряженным электроотрицательно, и не возбужденным, заряженным электроположительно, вызывают последовательную деполяризацию мембраны до критического уровня с последующей генерацией потенциала действия в каждой точке мембраны на всем протяжении нервного волокна. Такое проведение возбуждения называется непрерывным. Наличие миелиновой оболочки, обладающей высоким сопротивлением, а также участков мембраны, не имеющих ее (узелки перехвата), создает условия для «скачкообразного» или сальтаторного проведения возбуждения по миелиновым нервным волокнам типа А и В. Местные электрические токи возникают между соседними узелками перехвата, так как возбужденная мембрана узелка перехвата становится электроотрицательной по отношению к поверхности соседнего невозбужденного узелка перехвата. Местные токи деполяризуют мембрану невозбужденного узелка перехвата до критического уровня и возникновения потенциала действия. Таким образом, возбуждение как бы перепрыгивает через участки нервного волокна, по-

крытые миелином, от одного перехвата узла к другому. Скорость сальтаторного проведения возбуждения может достигать 150 м/с. Вместе с тем, оно более экономично, чем непрерывные возбуждения в безмиелиновых нервных волокнах. Нервные волокна обладают лабильностью — способностью воспроизводить определенное количество циклов возбуждения в единицу времени в соответствии с ритмом наносимых раздражений. Мерой лабильности является минимальное число циклов возбуждения в единицу времени в соответствии с ритмом получаемых раздражений. Лабильность определяется длительностью фазы рефракторности. Лабильность нервного волокна самая высокая: она способна воспроизводить до 1000 имп./с. Н.Е. Введенским было установлено, что нерв на воздухе длительно сохраняет способность к проведению возбуждения. Даже после многочасового (около 8 ч.) непрерывного раздражения, нерв сохраняет способность возбуждаться и проводить возбуждение. Относительная утомляемость нерва во многом зависит от того, что энергетические затраты в нем при возбуждении незначительны, а восстановительные процессы протекают быстро. Связь нервных клеток между собой и другими клетками-мишенями осуществляется специальными образованиями, которые называются синапсами. Синапсы передают либо возбуждающий, либо тормозной сигнал. Существуют электрические синапсы, в которых сигнал передается локальным электрическим током. Большинство синапсов относится к химическому типу. В них сигнал передается в форме физиологически активного вещества — медиатора. Это вещество синтезируется в «передающей» пресинаптической клетке, накапливается в ее нервных окончаниях, выбрасывается из них в синаптическую щель и воспринимается специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Активация названных рецепторов либо прямо открывает ионные каналы, приводя к электрической реакции, либо воздействует на метаболизм клетки через специальные ферментные системы и вторичные передатчики, что также может влиять на ионные каналы. В возбуждающих синапсах рецепторы открывают каналы для Na^+ или Ca^{2+} , что

частично деполяризует мембрану и вызывает потенциал действия. Возбужденные в тормозных синапсах рецепторы открывают каналы для K^+ и Cl^- , движение которых по их градиентам нормализует или увеличивает местный потенциал действия (МПД), т.е. тормозит, успокаивает клетку. Отработанный медиатор либо разрушается специальным ферментом, либо всасывается в нервное окончание. Через синапсы передаются трофические влияния (с помощью специальных агентов белковой природы). В трафике нервной системы, а также в обмене медиаторов и ионном гомеостазе тканей принимают участие глиальные клетки. Основным вариантом реакции нервной сети на внешние стимулы является рефлекс, представляющий собой возбуждение определенных рецепторов — афферентных нервных проводников, центра афферентных проводников и рабочего органа (аффлектора).

Нервные проводники и волокна тесно связаны с деятельностью мышечной системы. У человека и позвоночных животных различают три вида мышц: поперечно-полосатые (исчерченные) скелетные мышцы, мышца сердца и гладкие (неисчерченные) мышцы внутренних органов, кожи и сосудов. Мышцы обладают физическими и физиологическими свойствами.

Физические свойства мышц

1. Растяжимость — способность мышц изменять длину под влиянием приложенной силы.

2. Эластичность — способность мышц восстанавливать первоначальную форму после прекращения действия сил, вызвавших их деформацию. Живая мышца обладает малой, но совершенной эластичностью, т.е. уже небольшая сила производит относительно большее удлинение, а возвращение мышцы к начальным размерам является полным.

3. Сила мышц определяется тем максимальным грузом, который мышца в состоянии чуть-чуть приподнять. Сила различных мышц неодинакова. Силу разных мышц сравнивают по максимальному грузу, который мышца в состоянии под-

нять, поделенному на число квадратных сантиметров ее физиологического поперечного сечения.

4. Способность совершать работу определяется произведением величины поднятого груза на высоту подъема. Величина работы мышцы постепенно увеличивается с увеличением массы поднимаемого груза, но до определенного предела, после которого увеличение массы груза приводит к снижению величины работы, так как высота подъема груза резко падает. Следовательно, максимальная работа совершается мышцей при средних величинах нагрузок (рис. IX.1.).

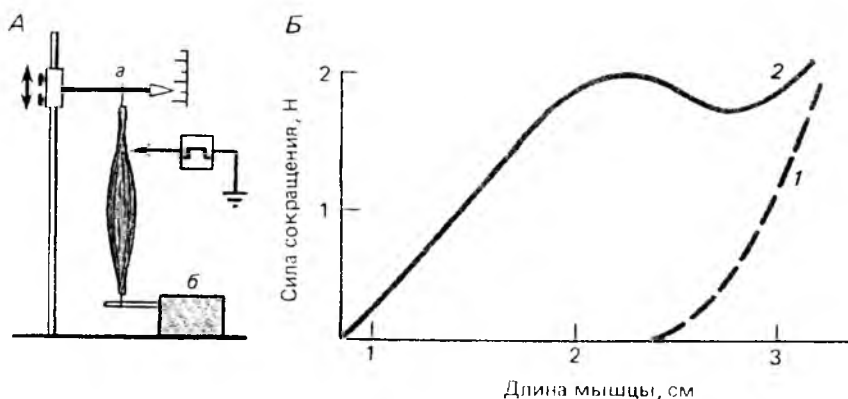


Рис. IX.1. Соотношение между силой изометрического сокращения и задаваемой длиной мышцы. А — схема опыта; Б — графическое отражение измеряемых соотношений:

1 — пассивное напряжение растягиваемой мышцы в покое; 2 — общая сила, развиваемая мышцей при максимальном тетанусе; а — предварительное растяжение; б — регистратор силы.

Физиологические свойства скелетных мышц

1. Возбудимость — способность мышцы переходить из состояния покоя в состояние возбуждения при действии раздражителя. Возбудимость мышечной ткани меньше, чем нервной.

2. Проводимость — способность проводить возбуждение.

3. Сократимость — способность сокращаться или развивать напряжение.

4. Лабильность — способность воспроизводить частоту раздражения.

Лабильность мышцы меньше, чем лабильность нерва. При раздражении самой мышцы (прямое раздражение) или иннервирующего ее двигательного нерва (непрямое раздражение) одиночным стимулом возникает одиночное мышечное сокращение, в котором выделяют три фазы:

а) латентный период — от начала раздражения до начала ответной реакции;

б) фазу укорочения — собственно сокращения;

в) фазу расслабления.

В естественных условиях к мышцам поступают не одиночные импульсы, а серия импульсов, на которые мышцы отвечают длительным сокращением. Сокращение мышцы в ответ на ритмические раздражения получило название титанического сокращения, или тетануса.

Различают зубчатый и гладкий тетанус. Если каждый последующий импульс тока приходит к мышце в период, когда она начала расслабляться, возникает зубчатый или несовершенный тетанус. Если интервал между раздражениями уменьшается так, что каждый последующий импульс приходит к мышце в тот момент, когда она находится в фазе сокращения, возникает гладкий или совершенный тетанус.

Мышца может сокращаться в различных режимах. Различают изотонический, изометрический и ауксотонический режимы мышечных сокращений. При изотоническом режиме сокращения мышцы происходит упрочнение ее волокон, но напряжение остается постоянным. Такое сокращение мышцы можно получить, если ей при сокращении не приходится пе-

ремешать груз. В естественных условиях сокращения мышцы являются близкими к изотоническому режиму сокращения. При изометрическом режиме сокращения длина мышечных волокон остается постоянной (мышца укоротиться не может, когда оба ее конца неподвижно закреплены), а напряжение их изменяется. Такое сокращение мышцы можно получить при попытке поднять непосильный груз. В целом, в организме сокращения мышц никогда не бывают чисто изотоническими или чисто изометрическими, а всегда происходит изменение длины и напряжения. Такой режим сокращения называется ауксотоническим. Сокращение мышц сопровождается биоэлектрическими явлениями: в мышцах появляются токи действия, потенциалы которых можно зарегистрировать в виде электромиограммы. (ЭМГ). Утомление изометрированных скелетных мышц, выражающееся в снижении их силы и, далее, в отказе их функции, имеет в качестве своей основной причины накопление в мышцах (внутри волокон и межкисточных щелях) ряда продуктов метаболизма, прежде всего молочной кислоты (z-лактама), а также H_3PO_4 . Эти вещества нарушают функции мышечных и нервных элементов и, в особенности, нервно-мышечную передачу. В свою очередь, накопление z-лактама (недоокисленного продукта) зависит от нехватки O_2 . Что касается энергетических ресурсов мышцы (гликогена, креатинфосфата), то они при обычных условиях не исчерпываются.

Сердце позвоночных построено из вытянутых одноядерных мышечных клеток — кардиомиоцитов, обладающих поперечной исчерченностью, т.е. мышца сердца является поперечно-полосатой. Важной особенностью строения мышцы сердца является то, что кардиомиоциты связаны между собой низкоомными электрическими контактами — нексусами. Таким образом, масса кардиомиоцитов, в конечном счете, образует функциональную единицу, что важно для выполнения сердцем функции насоса. Электрическое раздражение любой точки сердца, в силу этих связей, вызывает электрическую и сократительную реакцию всех его мышечных клеток. Сердечная мышца позвоночных работает автоматически,

без приказов из ЦНС. Однако сердце имеет симпатическую (норадренэргическую) и парасимпатическую (холинэргическую) иннервацию, обеспечивающую центральный контроль ритма и силы сердечной деятельности.

Гладкие мышцы позвоночных, формирующие мышечные слои стенок желудка, кишечника, мочеоточника, бронхов, кровеносных сосудов и других внутренних органов, построены из веретенообразных одноядерных мышечных клеток. Потенциал действия появляется спонтанно, в результате деполяризации мембраны (препотенциал). Важно отметить, что гладкомышечные клетки, будучи растяжимыми и пластичными, могут при определенной растяжке деполяризоваться и отвечать на это растяжение сокращением. Данный феномен лежит в основе периферической саморегуляции тонуса гладких мышц, сосудов, мочевого пузыря и других органов.

Контрольные вопросы

1. Понятие о возбудимых тканях: адекватные и неадекватные раздражители.
2. Что является мерой возбудимости нервов и мышц?
3. Функции нервных клеток.
4. Потенциал действия, его энергетическое обеспечение.
5. Понятие о проводимости, лабильности, рефракторности.
6. Основные законы проведения возбуждения по нервным волокнам.
7. Физиологические свойства скелетных мышц.
8. Строение и функция гладких мышц.

ГЛАВА X ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система в зависимости от строения и функции делится на вегетативную и анимальную (соматическую).

Вегетативными (*vegetus* — живой) функциями нервной системы обозначают регуляцию жизненных процессов, обеспечивающих кровообращение, питание, дыхание, выделение, обмен веществ, процессов, происходящих в менее сложной форме у животных и растений. Вегетативные нервы регулируют взаимоотношения, главным образом, внутренних органов и объединяют их деятельность в единое стройное целое. Под анимальными функциями (*animalis* — животный) нервной системы имеется в виду регуляция деятельности организма, свойственная только животным и человеку — движений и высшей нервной деятельности, как ее врожденных форм, так и приобретенных в индивидуальной жизни.

Вегетативные нервы содержат значительное количество афферентных волокон. Эти же волокна принадлежат соматической нервной системе. Благодаря наличию афферентных путей в составе вегетативных нервов, возможна саморегуляция деятельности внутренних органов, например, регуляция деятельности сердца, кровеносных сосудов, дыхания, пищеварительных органов и т.д. Раздражая центральный конец чревного нерва, можно вызвать ряд вегетативных рефлексов: расширение зрачка, повышение кровяного давления.

Деление нервной системы на вегетативную и анимальную не следует принимать в абсолютном смысле.

Во-первых, существует постоянное взаимодействие между вегетативными и анимальными нервными процессами: в целостной реакции нервной системы обязательно участвуют и анимальные, и вегетативные компоненты. Это особенно четко выступает в сложных формах поведения — в инстинктах и условно-рефлекторной деятельности, когда в «созвездие» множества возбужденных и связанных между собой определенным актом нервных центров входят как центры анимальной нервной деятельности, так и центры вегетатив-

ных реакций. Вегетативные реакции при этом имеют своим назначением лучшее обеспечение работающих органов кровью и питательными веществами, установление наиболее оптимальных для работы органов скоростей обмена.

Во-вторых, абсолютное деление на вегетативную и анимальную не может быть резко разграничено, так как большие полушария головного мозга по механизму условных рефлексов пускают в ход и корректируют как ту, так и другую.

В-третьих, афферентные пути, используемые для осуществления вегетативных рефлексов, не отличаются существенным образом от афферентных путей, используемых для осуществления анимальных рефлексов, к тому же пуск вегетативных рефлексов может быть осуществлен и путем раздражения рецепторов соматических нервов, как и анимальные рефлексы, в свою очередь, могут быть вызваны путем раздражения афферентных волокон в составе вегетативных нервов. Вегетативная нервная система отличается от соматической особенностями своего строения и своих функций.

Вегетативные нервные центры. В отличие от центров двигательных нервов, расположенных равномерно (метамерно) на всем протяжении спинного и продолговатого мозга, центры вегетативных нервов характеризуются очаговостью распределения.

Очаги вегетативных нервов распределены в центральной нервной системе следующим образом:

1) в среднем мозгу расположены центры вегетативных нервов, идущих на периферию в составе глазодвигательного нерва; этот очаг вегетативных нервов носит название мезэнцефального;

2) в продолговатом мозгу и варолиевом мосту находятся нейроны, посылающие на периферию вегетативные волокна в составе тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов; этот отдел нервной системы носит название бульбо-понтийного;

3) в шейных сегментах спинного мозга, вегетативных центров нет. Поясничные центры — это очаг вегетативной

нервной системы, он носит название торако-люмбального;

4) от IV-V поясничного до II крестцового сегментов спинного мозга вегетативные нервы не отходят; выход имеет место от II до IV крестцового сегментов. Этот отдел вегетативной нервной системы носит название сакрального, или крестцового.

Все эти центры, дающие выход этим волокнам, составляют часть центральной нервной системы и подчиняются нервным центрам подбугорковой области, а последние — ядрам полосатого тела, в которых происходит объединение вегетативной деятельности с анимальной при осуществлении инстинктов. В целостной деятельности нервной системы, при индивидуальных актах поведения, в осуществлении вегетативных реакций включается и кора полушарий.

Особенности вегетативной нервной системы заключаются в распространении возбуждения, ее симпатическая часть иннервирует все органы, в том числе и скелетную мускулатуру, т.е. является универсальной иннервацией. Эта особенность вегетативных нервов связана с основной функцией — трофической, изменяющей скорости обмена. Это, например, в полной мере относится к симпатическим нервам, иннервирующим скелетные мышцы, пищеварительные железы и снабжающим своими волокнами нервную ткань. В характере связи вегетативных центров с периферическими органами имеются существенные особенности. Двигательные нервные клетки соматической нервной системы связаны с мускулатурой непосредственно. Их невриты достигают мышечной ткани без всякого перерыва и здесь участвуют в образовании нервно-мышечных синапсов. Вегетативные нервы, выходящие из спинного, продолговатого и среднего мозга, не доходят до иннервируемых тканей, а заканчиваются в вегетативных ганглиях, представляющих собой скопления нервных клеток, унесенных на периферию. Только невриты этих нервных клеток связаны непосредственно с иннервируемой тканью — мышечной, железистой и др. Между центрами вегетативной нервной системы и иннервируемыми ими органами существует перерыв.

Невриты клеток вегетативных центров представляют собой мягкотные волокна, снабженные миелиновой оболочкой. Они получили название преганглионарных, или предуловых.

Преганглионарные волокна участвуют в образовании синапсов — аппаратов передачи возбуждения с преганглионарных волокон, периферическим нейронам. Эти синапсы являются межнейронными, так как они связывают между собой центральный и периферические нейроны вегетативной нервной системы. Невриты периферических клеток, расположенных в вегетативных ганглиях, непосредственно иннервируют органы (мышцы, железы и др.) и именуются постганглионарными, или постуловыми. Постганглионарные волокна, в свою очередь, участвуют в образовании синаптических нервно-мышечных и нейрожелезистых аппаратов соответственно иннервируемой ткани. Постганглионарные волокна в большинстве своем являются безмякотными, лишенными миелиновой оболочки. Особенности в строении вегетативных нервов обуславливают специфику в передаче импульсов от нервных центров периферическим органам. В вегетативных узлах, как и в нервных центрах, происходит трансформация ритмов возбуждения, поступающих в ганглии с преганглионарных волокон. Ритмы раздражения, превышающие 30 сек, в ганглиях трансформируются в разные ритмы, так как в физиологических условиях ганглии способны осуществлять возбуждение с ритмом, не превышающим 20-30 сек. В вегетативных волокнах имеют место явления парабриоза, а в ганглиях могут возникать патологические процессы, аналогичные неврозам нервных центров (коры, подкорки). В проведении возбуждения в вегетативных ганглиях участвуют медиаторы. Было установлено, что при возбуждении межнейронных синапсов образуется ацетилхолин, имеющий важное значение для перехода возбуждения на периферические нейроны. Ацетилхолин является фактором, вызывающим деполяризацию постсинаптической мембраны и генерацию электрического стимула, возбуждающего периферический нейрон. Помимо этого, ацетилхолин следует рассматривать как фактор, измеряющий физиологическую ла-

бильность периферических нейронов и тем облегчающий прохождение к ним и дальнейшее проведение последующих в ряду возбуждения импульсов. В природе встречаются вещества, действующие подобно ацетилхолину. Эти вещества получили название холиномиметических, или парасимпатических (от английского слова *mimic* — подражательный).

Средства, блокирующие переход возбуждения на периферические вегетативные нервные клетки, получили название холинолитических, или ганглиоблокирующих. Они снижают возбудимость узлов вегетативной нервной системы и замедляют прохождение через них нервных импульсов, чем и обусловлено применение этих средств при патологически повышенной возбудимости вегетативных ганглиев. Ганглиоблокирующие средства (например, тетраэтиламмоний) одинаково блокируют передачу импульсов с преганглионарных волокон на ганглии как в симпатической, так и в парасимпатической нервной системе.

Деление вегетативной нервной системы на симпатическую и парасимпатическую

Вегетативная нервная система делится на симпатическую и парасимпатическую. Это деление обосновано следующим:

1) особенностями их строения, расположения и пространства;

2) различной химической природой медиаторов, образующихся в постганглионарных волокнах и их окончаниях;

3) различными функциями, в значительной мере зависящими от природы медиаторов;

4) разным отношением воспринимающих симпатических и парасимпатических влияний тканей к фармакологическим воздействиям.

Местом выхода симпатических нервов являются очаги вегетативной нервной системы в спинном мозгу — тороколюмбальные очаги (промежуточное — боковое ядро спинного мозга). Местами выхода парасимпатических нервов являются средний мозг, варолиев мост, продолговатый мозг и крестцовая часть спинного мозга, включающая межэнцефаль-

ный, бульбарный и спинальный центры вегетативной нервной системы. Периферические ганглии симпатической и парасимпатической системы имеют различное анатомическое расположение. Симпатические ганглии представлены узлами пограничного симпатического ствола — вертебральными ганглиями и узлами, расположенными у ветвей брюшной аорты и паравертебральными ганглиями (солнечное сплетение и брыжеечные ганглии). Таким образом, ганглии симпатической нервной системы находятся вдали от иннервируемых ими органов, постганглионарные волокна, как правило, имеют значительное протяжение.

Ганглии парасимпатической нервной системы расположены либо интромаурально, в толще иннервируемого органа (в сердечной мышце, в стенке кишечника), либо в непосредственной близости от него (вблизи глаза, слюнных желез), таким образом, постганглионарные волокна имеют небольшое протяжение. Симпатическая нервная система иннервирует все органы и ткани, включая скелетные мышцы, снабжает своими волокнами и ткани центральной нервной системы. Парасимпатическая нервная система не является универсальной: ряд органов лишен парасимпатических нервов (сосуды кожи, скелетные мышцы, мочеточники, надпочечники, потовые железы, гладкие мышцы селезенки, мышцы волосяных мешочков).

Симпатическая нервная система имеет строение, обеспечивающее диффузный характер распространения возбуждения. Эта особенность распространения симпатического возбуждения носит название феномена мультипликации. (Кеннон). В парасимпатической нервной системе феномен мультипликации отсутствует, чем обеспечиваются более локальный характер возбуждения — большее соответствие адресатов возбужденным парасимпатическим центрам. Причем, распространению возбуждения соответствует и различная продолжительность симпатических и парасимпатических эффектов: парасимпатические эффекты менее продолжительны, чем симпатические. Скорость проведения возбуждения в парасимпатической нервной системе выше, чем в симпатической. Медиаторы, участвующие в передаче возбуждения с

постганглионарных волокон на периферические ткани, различны для симпатических и парасимпатических нервов. Медиатор симпатических нервов получил название симпатина (Кеннон), в состав которого входят норадреналин и адреналин. При этом норадреналин составляет подавляющую часть медиатора - эти вещества более стойки, чем ацетилхолин. Они сравнительно медленно разрушаются аминоксидазой.

Физиологические эффекты норадреналина и адреналина основаны на его способности усиливать течение ферментативных реакций, составляющих основу всех физиологических процессов. Симпатический медиатор активирует процесс расщепления гликогена в печени и мышцах, увеличивает газообмен в тканях, воздействует на течение ферментативных процессов, лежащих в основе свертывания крови. Симпатические нервные воздействия также активируют и процессы белкового обмена. Воздействие симпатина, (норадреналина) на многие ферментативные реакции объясняет, почему симпатические эффекты выражаются сдвигами во всех основных функциях тканей, почему симпатические влияния изменяют свойства всех тканей организма. Таким образом, симпатическую иннервацию следует считать универсальной не только по распространенности, диффузному характеру симпатического перехода от местного возбуждения в общем в случаях поступления симпатического медиатора в кровоток, но и по глубине воздействия на ткани, на все их свойства в соответствии со спецификой каждого из них.

Медиатором, участвующим в передаче возбуждения с постганглионарных волокон парасимпатической нервной системы на периферические ткани, является ацетилхолин. Влияние этого вещества на течение ферментативных реакций мало изучено. Установлено влияние ацетилхолина на соединения, содержащие сульфгидральные группы. При замещении сульфгидральных групп ядами прекращается (блокируется) передача возбуждения, осуществляемая с помощью ацетилхолина. При внесении в ткань соединений, содержащих сульфгидральные группы (глутатион, цистин), передача возбуждения восстанавливается. Эффект ацетилхолина не-

стойкий, так как он быстро разрушается холинэстеразой. Ацетилхолин является медиатором и для небольшого количества симпатических постганглионарных волокон, к которым относятся волокна, иннервирующие потовые железы и некоторые сосудорасширители. Симпатические волокна, в которых образуется ацетилхолин, получили название холинэргических, остальные симпатические постганглионарные волокна, в которых в процессе возбуждения образуется норадреналин, обозначают термином адренэргических. Фармакологические вещества, действующие на периферические органы подобно норадреналину, были названы симпатомиметическими. К ним относятся сходные по химическому строению с адреналином соединения, например фенамин. Симпатикоподобное действие оказывают и некоторые витамины, например витамин B_1 , который служит материалом для образования кокарбоксилазы, образование которой активирует адреналин и другие симпатомиметические вещества. Медиаторы — норадреналин, адреналин, витамины B_1 , B_2 и PP, как ферменты, вмешиваются в течение окислительно-восстановительных процессов и ускоряют сопряженное с этими процессами окислительное фосфорилирование АДФ и тем самым ускоряют «зарядку» аденазинфосфата — источника энергии для самых различных физиологических процессов. Вещества, препятствующие развитию симпатических и парасимпатических эффектов на периферии, различны.

Адренолитическими веществами являются эрготамин и эрготоксин — алкалоиды спорыньи. Они снимают возбуждающее действие симпатических нервных импульсов (сужение сосудов, сокращение мышц матки, селезенки и т.д.), но не влияют на течение тормозных симпатических эффектов (расслабление гладких мышц бронхов, желудка и кишечника). Специфическим холинолитическим веществом, блокирующим действия ацетилхолина на периферические ткани, является атропин — действующее вещество красавки. Атропин не затрагивает образование ацетилхолина, который продолжает выделяться синапсами, но действует на периферические ткани таким образом, что они теряют способность реагировать на аце-

тилхолин. При этом расширяется зрачок, появляется сухость во рту, прекращается выделение желудочного сока в его рефлексорную фазу, снимается действие блуждающего нерва на сердце — наступают явления выпадения парасимпатических эффектов. При выяснении соотношений симпатического и парасимпатического отделов нервной системы обращалось внимание на антогонизм симпатических и парасимпатических нервных влияний, на противоположную их направленность; симпатические нервы усиливают и учащают сердечную деятельность, парасимпатические — ослабляют и урежают; парасимпатические нервы усиливают кишечную перистальтику, симпатические — тормозят и т.д. В связи с этим симпатической и парасимпатической функциям приписывались антагонистические влияния на обмен: симпатическая нервная система, согласно таким воздействиям, связана с процессами катаболизма, расхода — распада; парасимпатическая — с процессами анаболизма, синтеза — прихода. Патологические состояния связывают также с резкими отклонениями вегетативной регуляции в сторону преобладания либо парасимпатических, либо симпатических реакций. Под названием ваготонии описывали патологические изменения, для которых характерными являются расстройства пищеварения, склонность к урежению сердечной деятельности, пониженное кровяное давление, склонность к бронхиальной астме, повышенную потливость, сонливость, грустный беспокойный характер и т.д. Под симпатикотонией описывали состояния, характеризующиеся экзофтальмом (пучеглазием), расширением зрачков, склонностью к появлению гусиной кожи, сухостью кожи, учащением сердечной деятельности, повышенным кровяным давлением, повышенной впечатлительностью (вспыльчивостью) и т.д. В свете современных представлений описанный антогонизм является весьма условным и не отражает сущности взаимоотношений симпатической и парасимпатической иннервации в тканях, даже в тех, где антогонизм представляется наиболее выраженным. Так, сердце постоянно испытывает влияния симпатических, и парасимпатических нервов, причем отношения их нельзя считать полностью антагонистическими, так как на фоне

симпатического возбуждении тормозящий эффект блуждающего нерва выражается резче, что не соответствует понятию антогонизма. Утверждение о том, что симпатические реакции связаны с усилением процесса распада, не согласуются с фактами, свидетельствующими о более экономном расходовании энергетических ресурсов под влиянием симпатомиметических веществ.

Эти и многие другие факты заставляют считать, что положение об антогонизме не охватывает тех взаимоотношений, какие существуют между симпатической и парасимпатической нервной системой в центрах и на периферии. — антагонизм является ограниченным и условным, а действительные отношения состоят в тесной увязке симпатических и парасимпатических влияний в интересах работающих органов.

Между органами, иннервируемыми симпатической нервной системой, существует связь с помощью аксон-рефлекса. Аксон-рефлексы — это рефлексы, осуществляющиеся без участия центральной нервной системы, в пределах постганглионарных волокон симпатической нервной системы, с помощью ветвлений аксонов периферических ганглионарных клеток. Например, раздражением органов брюшной полости, при разрушенном спинном мозге, можно вызвать по механизму аксон-рефлекса ряд симпатических реакций на коже: сужение кровеносных сосудов, сокращение мышц, поднимающих волосы и т.д. Все эти аксон-рефлексы возможны, так как имеется высокое ветвление постганглионарных волокон, причем один отросток нервного волокна направляется к одному органу, другой — к другому. Таким путем, с помощью аксон-рефлексов, связаны между собой внутренние органы и кожа, мышцы и внутренности. Наличие аксон-рефлексов, связывающих отдельные, часто отдаленные, органы между собой с помощью разветвлений симпатических постганглионарных волокон, следует учитывать также при объяснении терапевтических эффектов некоторых лечебных приемов, например, горчичников, банок, согревающих компрессов и т.д. Раздражения симпатических нервных волокон в этих случаях распространяется по ветвлениям аксонов симпатических нервов и передаются внут-

ренным органам, вызывая в них трофические эффекты, направленные на установление нормального их функционирования. Аксон-рефлекторные связи (наряду со связями через афферентные нервы и центральную нервную систему) должны быть приняты во внимание также при объяснении весьма древнего способа лечения, практикуемого в китайской и корейской медицине, так называемого иглоукалывания (чжень-цзю-терапия). Укалыванием иглами в определенные точки, производимыми безболезненно (минуя болевые рецепторы), с оставлением их некоторое время (40 мин) в тканях, в ряде случаев удается благоприятно воздействовать на течение болезненного процесса во внутренних органах, например, снять боли при невралгиях. В последнее время у человека найдены определенные участки кожи, которые можно назвать активными точками или участками. Они составляют участки размером с копеечную монету, в которых электрические потенциалы и температура повышены по сравнению с остальными участками кожи. В них увеличено содержание ацетилхолина. Иглоукалывание является более эффективным, когда оно производится в зоны Захарьина-Геда — участки кожи на теле, связанные аксон-рефлекторной связью с внутренними органами. Видимо, в Китае и Корее эти точки установлены эмпирически и используются для лечения заболевшего органа.

Контрольные вопросы

1. Особенности строения вегетативной нервной системы.
2. Расположение нервных центров вегетативной нервной системы.
3. Пре- и постганглионарные волокна и их функции.
4. Медиаторы симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.
5. Место расположения симпатических и парасимпатических ганглиев.
6. Физиологические эффекты норадреналина и ацетилхолина.
7. Понятие о парасимпатикотонии.
8. Аксон-рефлексы и их роль в жизнедеятельности организма.

ГЛАВА XI ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Организм человека представляет собой мощную высокоорганизованную систему, состоящую из связанных между собой тканей, органов и систем. ЦНС обеспечивает согласование их функций, связь организма с внешней средой и индивидуальное приспособление человека в соответствии с его внутренними потребностями — целенаправленное поведение. Наконец, процессы, протекающие в ЦНС, лежат в основе психической деятельности человека. Деятельность организма, выражающаяся в осуществлении сложных реакций с участием ЦНС, называется рефлекторной. Основным механизмом деятельности ЦНС является рефлекс-причинно-обусловленная реакция организма на воздействие внешней или внутренней среды.

ЦНС представляет собой сложную структуру, состоящую из большого количества взаимодействующих нервных центров и связанных с ними нейронов. Координационная деятельность нейронов и слагаемых из них элементарных нервных сетей обусловлена спецификой морфологических отношений в ЦНС. Довольно часто наблюдается такое явление, когда одно пресинаптическое волокно многократно ветвится и образует синаптические контакты сразу со многими нейронами (рис XI. 1.). Это явление называется дивергенцией и обнаруживается практически во всех отделах ЦНС: в организации афферентного спинного мозга, в вегетативных ганглиях, в головном мозгу. Функционально принцип дивергенции лежит в основе иррадиации возбуждения в рефлекторных дугах, проявляющийся в том, что раздражение одного афферентного волокна может вызывать генерализованную реакцию за счет возбуждения многих вставочных и моторных нейронов. В структурной организации нервных сетей встречается такая ситуация, когда на одном нейроне сходятся несколько афферентных терминалий из других отделов ЦНС. Это явление принято называть конвергенцией в нейронных связях. Например, опишем случай с одновременным

раздражением полей чесательного и сгибательного рефлексов, которые реализуются идентичными группами мышц. Импульсы, идущие от этих рецетивных полей, приходят к одной и той же группе мотонейронов, и в узком месте за счет интеграции синаптических влияний осуществляется выбор в пользу сгибательного рефлекса, вызванного более сильным раздражением. Принцип общего пути, как один из принципов координации, действителен не только для спинного мозга, он вполне применим для любого этажа ЦНС, в том числе для моторной коры. В ЦНС имеет место суммация, вызванная последующими раздражениями с малым интервалом. Различают два вида суммации:

а) временную, или последовательную, когда возбуждение идет по одним и тем же синапсам;

б) пространственную суммацию, или одновременную, когда возбуждение по различным путям приходят к одному нейрону через многие синапсы.

При ритмических раздражениях пресинаптических входов происходит увеличение амплитуды возбуждения постсинаптических потенциалов за счёт синаптической потенциации. Потенциация выражается в увеличении амплитуды возбуждения пресинаптического потенциала во время или после ритмического раздражения пресинаптического аксона с довольно высокой частотой (100-200 имп/с).

Синаптическая потенциация при ритмических раздражениях может быть обусловлена:

- повышением потенциала покоя мембраны пресинаптического аксона, ростом амплитуды потенциала действия и, как следствие, высвобождением большого количества медиатора из пресинаптической терминали;

- мобилизацией готового к выделению медиатора;

- возрастанием внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+} , которые входят в пресинаптическую терминаль во время потенциала действия.

Координирующая функция локальных нейронных сетей помимо усиления может выражаться и в ослаблении слишком интенсивной активности нейронов за счет их торможе-

ния. Торможение — особый нервный процесс, который характеризуется отсутствием способности к активному распространению по нервной клетке и, может быть представлен двумя формами — первичным и вторичным торможением.

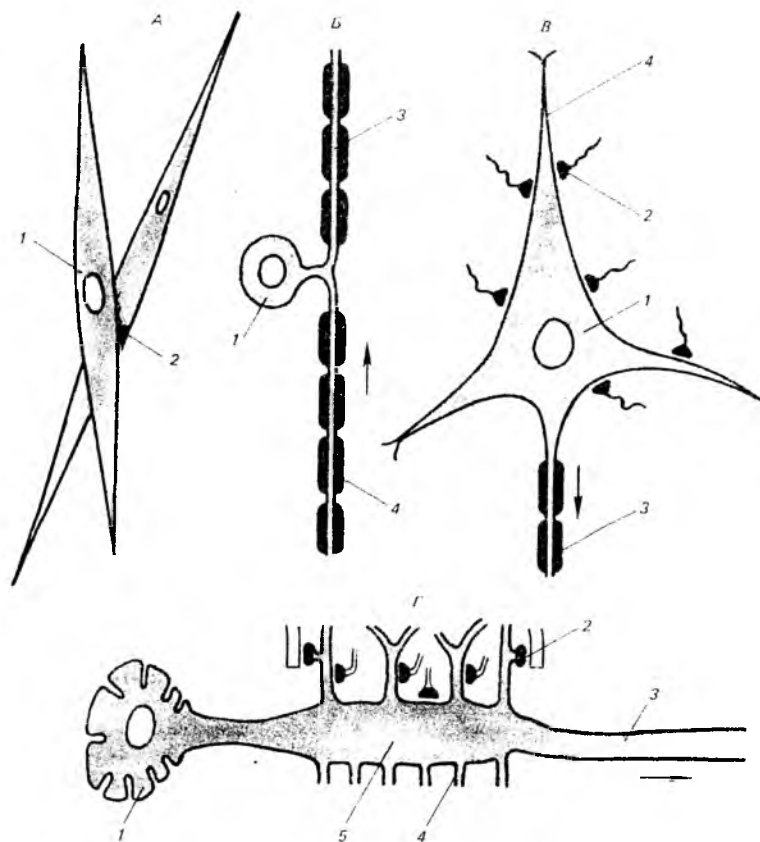


Рис. XI.1. Основные типы строения нейронов.

А — веретенообразный (кишечно-полостные); Б — псевдоуниполярный (сенсорный нейрон позвоночных); В — мультиполярный (позвоночные); Г — типичный нейрон ЦНС беспозвоночных: 1 — сома; 2 — синапс; 3 — аксон; 4 — дендрит; 5 — центральный отросток.

Первичное торможение обусловлено наличием специфических тормозных структур и развивается без предварительного возбуждения. Примером нервного торможения является так называемое реципрокное торможение мышц антагонистов, обнаруженное в спинальных рефлекторных дугах (закон Шеррингтона) при иннервации мышц-антагонистов. В соответствии с этим законом мышцы-антагонисты (сгибатели и разгибатели) не противодействуют друг другу в работе, а содействуют: в то время, когда происходит сокращение сгибателей, соответствующие им разгибатели расслабляются. Данный эффект обусловлен тем, что, при возбуждении центров сгибателей, в центрах разгибателей одноименной стороны индуцируется процесс торможения. По Рентшоу тормозящая функция закреплена за определенными нейронами, специализированными на торможении. Афферентное нервное волокно, доставляет импульсы до определенных нервных центров для их возбуждения, затем по коллатерам доставляет импульсы к тормозным (вставочным) нейронам. Последний оказывает тормозящее влияние на нервные центры, находящиеся в рецепторных соотношениях с возбужденным центром.

Изучая координирующую роль торможения в локальных нервных цепях, следует упомянуть еще об одной форме торможения — вторичном торможении, которое возникает без участия специализированных тормозных структур, как следствие активации возбуждающих входов нейрона. Это торможение, открытое Введенским в 1886 г., играет предохранительную роль, и возникает при чрезмерной активации центральных нейтронов в полисинаптических рефлекторных дугах. Эти процессы торможения в локальных нейтронных сетях уменьшают избыточную активность и участвуют в поддержании оптимальных режимов импульсной активности нервных клеток. Одним из принципов работы нервных центров, которые формируются из некоторых локальных сетей, является принцип доминанта, открытый А.А Ухтомским. Под доминантной он понимал господствующий очаг возбуждения, предопределяющий характер текущих реалий центров в данный момент. Такой господствующий или доминантный

центр может возникать в различных этапах ЦНС при достаточно длительном действии гуморальных или рефлекторных раздражителей. Он характеризуется:

- наличием повышенной возбудимости;
- иннерционностью, обусловленной длительными следовыми процессами;
- способностью к суммации и сопряженному торможению других центров, функционально несовместимых с деятельностью центров доминантного очага.

Рассматривая доминанту как общий принцип работы нервных центров, А.А. Ухтомский считал, что она связана с возбуждением, или констеляцией, целого созвездия нервных центров, которые кооперируются при выполнении биологически важной функции. Доминантное состояние, как системная реакция, наряду с суммацией посторонних раздражителей, предполагает сопряженное торможение конкурирующих центров и рассматривается как особый аппарат координации в нервной системе.

Спинной мозг. Спинной мозг человека состоит из следующих сегментов или поясов: 8-ми шейных — $G_{(I-VIII)}$, 12-ти грудных — $Th_{(I-XII)}$, 5-ти поясничных — $L_{(I-V)}$, 5-ти крестцовых — $S_{(I-V)}$ и 3-х копчиковых — $C_{(I-III)}$, получающих чувствительные волокна от одной отделенной пары дорзальных корешков, образующих метамер. Конечная область, в которой распределяются эти чувствительные волокна, называются дермотомом. Общее количество сегментов соответствует числу метамеров тела, однако каждый метамер получает иннервацию от двух-трех лежащих рядом сегментов. В сегментах спинного мозга заканчиваются отростки подавляющего большинства чувствительных нейронов тела, поступающих в составе дорзальных корешков. В нем также начинаются почти все эфферентные нервы организма: двигательные (за исключением иннервирующих мышцы головы), все симпатические и часть парасимпатических. Они следуют в составе дорзальных и вентральных корешков. В спинной мозг вступают аксоны расположенных в спинномозговых узлах афферентных нейронов, а эфферентные мотонейроны и нейроны спинальных

центров вегетативной нервной системы — выходят из спинного мозга через передние корешки.

Это расположение афферентных и эфферентных волокон, получившее название закона Белла и Можанди, отметивших, что раздражение задних корешков вызывает болевую реакцию, а раздражение передних корешков обуславливает сокращение скелетных мышц. Расположение нервных центров в пределах спинного мозга выявляет последовательность в расположении центров и метамерность — соответствие с расположением иннервирующих частей тела. Вышележащие центры иннервируют верхнюю половину туловища — шею, грудь, живот, нижерасположенные — нижние конечности и органы таза.

Расположение центров спинного мозга характеризуется следующими особенностями:

1. В области III-IV шейных сегментов спинного мозга находится центр диафрагмы. Поражения и травмы спинного мозга в этой области вызывают нарушения в деятельности диафрагмы. Перерезка спинного мозга выше центра диафрагмы приводит к смерти вследствие прекращения дыхания.

2. В области V-VI шейных сегментов расположены центры мускулатуры верхних конечностей. Поражение этих центров ведет к параличам соответствующей мускулатуры.

3. В грудной своей части спинной мозг содержит центры, управляющие деятельностью мускулатуры груди, живота и спины; нарушение в деятельности этих центров вызывают соответствующие нарушения мускулатуры этих областей.

4. В области поясничного утолщения спинного мозга расположены центры нижних конечностей. Гибель мотонейронов в этой области ведет к параличу тазовой мускулатуры и мускулатуры ног. В спинной мозг, помимо этого, включены промежуточные нейроны вегетативных нервов — симпатических и парасимпатических.

Тела симпатических нейронов, аксоны которых являются преганглионарными волокнами, располагаются в интермедиолатеральном ядре спинного мозга. По своим свойствам они относятся к группе В-волокон. Характерной особенностью их функционирования является низкая частота, свой-

ственная постоянной тонической импульсной активности. Одни из этих волокон участвуют в поддержании сосудистого тонуса, другие — обеспечивают регулярную функцию висцеральных эффекторных структур (гладкой мускулатуры пищеварительной системы, железных клеток).

Тела парасимпатических нейронов образуют крестцовые парасимпатические ядра. Они располагаются в сером веществе крестцовых сегментов спинного мозга. Для некоторых из них характерна фоновая импульсная активность, частота которой возрастает по мере повышения давления в мочевом пузыре. При раздражении висцеральных тазовых афферентных волокон в этих эфферентных клетках регистрируется вызванный разряд, характеризующийся чрезвычайно большим латентным периодом.

К вставочным клеткам, или интернейронам, спинного мозга относятся нервные клетки, аксоны которых не выходят за ее пределы. В зависимости от хода отростков различают собственно спинальные и проекционные. Спинальные интернейроны ветвятся в пределах нескольких смежных сегментов, образуя внутрисегментарные и миосегментарные связи. Наряду с ними существует интернейроны, аксоны которых проходят через несколько сегментов или даже из одного отдела спинного мозга. К проекционным интернейронам относятся клетки, длинные аксоны которых формируют восходящие пути спинного мозга. На каждом интернейроне расположено в среднем около 500 синапсов, суммация возбуждения в которых сопровождается возникновением и распространением потенциала действия (ПД).

Рефлекторная функция спинного мозга

Объём функций, осуществляемых спинным мозгом, чрезвычайно велик. В нем находятся центры всех двигательных рефлексов (за исключением мускулатуры головы), всех рефлексов мочеполовой системы и прямой кишки, рефлексов, обеспечивающих терморегуляцию, регулирующих метаболизм тканей, центры большинства сосудистых рефлексов, центр сокращения диафрагмы и др. (рис. XI.2). В естественных условиях эти рефлексы всегда испытывают влияние внешних отделов головного мозга. После удаления головного мозга и перерезки спинного мозга

исчезают многие сложные формы активности, создаваемые спинным мозгом. Например, после перерезки спинного мозга собака сама не сможет ни стоять, ни ходить. Это объясняется тем, что разобщение спинного мозга и вышележащих структур нарушает рефлекторные дуги, ответственные за осуществление определенных реакций. При этом в частности исчезают периодические разряды дыхательных мышц, обеспечивающих дыхательные движения, пропадают тонические разряды симпатических нейронов, поддерживающих сосудистый тонус и, соответственно, артериальное давление. К числу рефлексов спинного мозга относятся защитные рефлексы на растяжение мышц-антагонистов, висцеромоторные, вегетативные рефлексы. Эта классификация весьма условна, и весь ее смысл в том, что она указывает на многообразие рефлекторных ответов. Раздражение стопы ноги, в виде укола, вызывает у лягушки защитный рефлекс — либо отдергивание лапки при легком уколе, либо вовлечение в реакцию другой лапки и отодвигание от источника при более сильном воздействии, наконец, убежание животного при значительном болевом раздражении, когда в возбуждение вовлекаются многие структуры нервной системы. Рефлексы растяжения проявляются укорочением мышцы в ответ на ее растяжение. Эти рефлекторные дуги чаще всего замыкаются в спинном мозге. Начало и конец рефлекторной дуги связаны с мышцей. Биологическое значение этих рефлексов состоит в том, что они участвуют в сохранении статики и положения тела, регулируя степень сокращения мышцы в соответствии с падающими на нее раздражениями. Особое значение этот вид рефлексов имеет у копытных животных, хотя и у человека они хорошо развиты.

Рефлексы мышц-антагонистов лежат в основе локомоторных активностей и характеризуются тем, что, при возбуждении мотонейронов мышц-сгибателей, одновременно происходит торможение мотонейронов мышц-разгибателей. Механизм, обуславливающий такое чередование активности различных двигательных ядер, например при ходьбе, локализуется в интернейронном аппарате спинного мозга. Висцеромоторные рефлексы возникают при возбуждении афферентных волокон внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций

мышц грудной и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины.

Вегетативные рефлексы заключаются, во-первых, в появлении полисинаптических разрядов в преганглионарных синаптических волокнах в ответ на возбуждение симпатических и соматических чувствительных клеток, во-вторых, рефлекторные реакции нейронных структур спинного мозга служат аппаратом для реализации большого числа сложных процессов, осуществляемых различными отделами головного мозга.

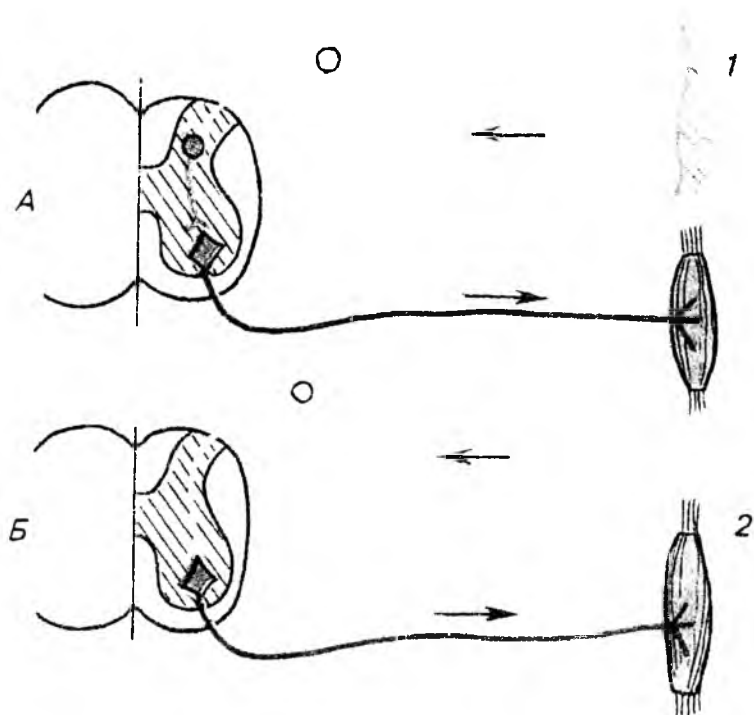


Рис. XI.2. Рефлекторные дуги кожного (А) и мышечного (коленного) (Б) рефлексов млекопитающих. А — трехнейронная, дисинаптическая дуга кожного рефлекса; Б — двухнейронная, моносинаптическая дуга коленного рефлекса: 1 — кожные рецепторы; 2 — мышечные веретена (рецепторы растяжения мышцы, реагирующие на удар по подколенному сухожилию).

Проводниковые функции спинного мозга

Еще одной важной функцией спинного мозга, помимо рефлекторной деятельности, является проведение импульсов. Оно осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон, характеризующихся общностью строения и функций. Они связывают различные отделы спинного мозга или спинной и головной мозг. Все нервные волокна одного пути начинаются от однородных нейронов и заканчиваются на нейронах, выполняющих одинаковую функцию (рис. XI.3.). Восходящие проводящие пути несут импульсы от рецепторов, воспринимающих информацию из внешнего мира и внутренней среды организма. В зависимости от вида чувствительности, которую они проводят, их делят на пути экстеро-, проприо- и интероцептивной чувствительности. Нисходящие пути передают импульсы от структур головного мозга к двигательным ядрам, осуществляющим ответные реакции на внутренние и внешние раздражения. Основными восходящими путями спинного мозга являются: тонкий пучок, клиновидный пучок, латеральный, вентральный и спинноталамический тракты. Тонкий пучок (Галля) и клиновидный пучок (Бурдаха) составляют задние столбы спинного мозга. Эти пучки волокон являются отростками чувствительных нитроспинальных ганглиев, проводящих возбуждение от проприорецепторов мышц, сухожилий, частично тактильных рецепторов ноги и висцерорецепторов. По волокнам тонкого пучка проводится возбуждение от нижней части тела и тазовых органов, нижних конечностей; по волокнам клиновидного пучка — от краниальной части тела и грудных конечностей. Оба пути идут, не прерываясь, и оканчиваются в продолговатом мозгу, где образуют синаптическое переключение на второй нейрон. Отростки второго нейрона направляются к специфическим ядрам таламуса противоположной стороны, образуя, тем самым, своеобразный перекрест. Здесь они переключаются уже на третий нейрон, аксоны которого достигают нейронов IV слоя коры больших полушарий.

По латеральному спиноталамическому тракту проводится болевая и температурная чувствительность, по вентральному

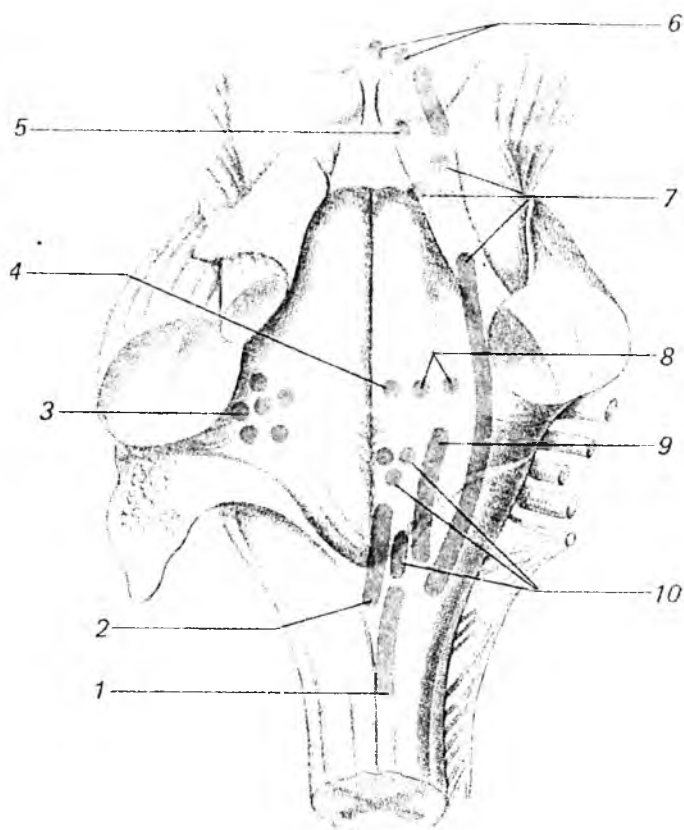


Рис. XI.3. Расположение ядер черепно-мозговых нервов в стволовой части мозга: 1 — добавочный; 2 — подъязычный; 3 — слуховой; 4 — отводящий; 5 — блоковой; 6 — глазодвигательный; 7 — тройничный; 8 — лицевой; 9 — языкоглоточный; 10 — блуждающий нерв.

спиноталамическому — тактильная. Спиноталамические тракты прерываются и перекрещиваются либо на уровне сегмента, в который они только что вступили, либо вначале проходят

несколько сегментов по своей стороне, а затем переходят на противоположную, отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх. Там они образуют синапсы на нервных клетках, аксоны которых направляются в кору больших полушарий. Полагают, что по системе волокон этих путей в основном передается информация о качественной природе раздражителей.

Дорзальный спинно-мозжечковый тракт, или пучок Флексига, — место расположения нервных клеток, аксоны которых образуют волокна этого пути — является основанием дорзального рога спинного мозга. Не перекрещиваясь, путь достигает мозжечка, где каждое волокно занимает определенную область. По ним проводится информация от рецепторов мышц и связок конечностей.

Вентральный спинномозговой тракт, или пучок Говерса, образуется аксонами интернейронов противоположной стороны спинного мозга. Через продолговатый мозг, ножки мозжечка волокна направляются к коре мозжечка, где занимают обширные площади. Импульсы участвуют в поддержании тонуса мышц для выполнения движений и сохранения позы. Нисходящие проводящие пути связывают высшие отделы ЦНС с эффекторными нейронами спинного мозга. Основными из них являются пирамидный, руброспинальный, вестибулоспинальный и ретикулоспинальный тракты.

Пирамидный тракт образован аксонами клеток двигательной зоны коры больших полушарий мозга. В нижней части продолговатого мозга большая часть волокон пирамидного пути переходит на противоположную сторону, образуя латеральный пирамидный тракт. В спинном мозгу он располагается в боковом столбе. Другая часть волокон идет, не перекрещиваясь до спинного мозга и только на уровне сегмента, в котором оканчивается, переходит на противоположную сторону. Это прямой пирамидный тракт. Функцией пирамидных путей является передача импульсов для выполнения произвольных движений.

Руброспинальный тракт (Монакова) образован аксонами клеток красного ядра среднего мозга. Выйдя из ядра, волокна полностью переходят на противоположную сторону и направляются в мозжечок и ретикулярную формацию и час-

точно в спинной мозг. Основное назначение руброспинального тракта — управление тонусом мышц и произвольной координацией движений.

Вестибулоспинальный тракт образован волокнами, которые являются отростками ядер Дейтерса, лежащими в продолговатом мозгу. По нему передаются импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам вентральных рогов спинного мозга, регулирующие тонус мускулатуры, согласованность движений, равновесие. При нарушении целостности этого пути наблюдаются расстройства координации движений ориентации в пространстве.

Задний мозг. Задний мозг, состоящий из продолговатого мозга и варолиевого моста, представляет собой отдел головного мозга, который является непосредственным продолжением спинного мозга. Серое вещество спинного мозга переходит в серое вещество продолговатого мозга, сохраняет черты сегментарного строения. Однако основная часть серого вещества распределена по всему объёму заднего мозга в виде обособленных ядер, разделенных белым веществом. В продолговатом мозгу расположены ядра последних четырех пар черепно-мозговых нервов, осуществляющих афферентную и эфферентную иннервацию головы и внутренних органов.

XII пара (ядро подъязычного нерва) иннервирует мышцы языка.

XI пара (двигательное ядро добавочного нерва) является продолжением бокового отдела переднего рога спинного мозга, и связана с иннервацией мускулатуры шеи.

X пара (ядро блуждающего нерва) дает парасимпатические волокна, идущие к гортани, пищеводу, сердцу, желудку, тонкой кишке, пищеварительным железам. Чувствительные волокна блуждающего нерва от многих внутренних органов в продолговатом мозгу образуют одиночный пучок и заканчиваются в чувствительном ядре солитарного тракта. Нейроны одного из ядер (обоюдного) блуждающего нерва рефлекторно регулируют последовательность сокращения мышц глотки и гортани при дыхании.

IX пара (языкоглоточный нерв), содержащая двигательные, чувствительные и вегетативные волокна, связана с ин-

нервацией секреторного аппарата слюнных желез.

Ядра отводящего нерва (VI пара) находятся в задней половине моста, моторные волокна, этого нерва иннервируют мышцы,двигающие гладкое яблоко, чувствительные волокна связаны с проприорецепторами этих мышц.

V пара — тройничный нерв, смешанный, обладает двигательными и чувствительными ядрами. Нейроны этого нерва участвуют в иннервации жевательных мышц нёбной занавески и мышцы, напрягающей барабанную перепонку. Кроме того, чувствительное ядро тройничного нерва содержит клетки, к которым подходят афферентные нейроны от рецепторов кожи лица, слизистой оболочки носа, зубов, надкостницы костей черепа.

Ядра пучка Голля и клиновидного пучка Бурдаха являются путями, которые проводят информацию от тактильных и проприорецепторов, сигнализирующих о положении тела в пространстве.

Внутри заднего отдела мозга расположено верхнее оливарное ядро, включенное в восходящий путь, который передает акустическую информацию.

Центральная часть заднего мозга занята сетевидной, или ретикулярной, формацией, которая представляет собой скопление нервных клеток. Ретикулярная формация имеет связи с ядрами черепно-мозговых нервов, с мозжечком, промежуточным мозгом и через последний — с корой больших полушарий. Таким образом, богатство связей ретикулярной формации свидетельствует о том, что она является надсегментной структурой, приспособленной к регуляции различных отделов центральной нервной системы.

Функции ретикулярной формации заднего мозга

В ретикулярной формации заднего мозга сосредоточены центры, играющие важную роль в регуляции висцеральных функций. Это, в первую очередь, дыхательный центр, подразделяющийся на инспираторную и экспираторную (или в дыхательную и выдыхательную части). Нейроны дыхательного центра имеет способность к автоматизму, в результате

реципрокного взаимодействия дыхательных нейронов происходит смена фаз дыхательного цикла. В области варолиевого моста располагается пневмотоксический центр. Он, как регулятор, периодически затормаживает инспираторную часть дыхательного центра и стимулирует экспираторные нейроны, осуществляя, таким образом, прекращение вдоха и начало выдоха. Другим жизненно важным центром ретикулярной формации заднего мозга является сосудодвигательный центр. Перерезка спинного мозга на уровне шейных позвонков вызывает у спинальных животных резкое снижение сосудистого тонуса и нарушение регуляторных функций, связанных с изменением просвета вен и артерий. Сосудистый тонус регулируется не антагонистическими нисходящими воздействиями, а только одной симпатической сосудосуживающей системой. Активное состояние этой системы вызывает вазоконстрикцию, а торможение — вазодилатацию. Деятельность сосудодвигательного центра сочетается с функцией моторного ядра блуждающего нерва, снижающего, в норме, частоту сердечных сокращений. В связи с этим при вазоконстрикторном эффекте одновременно увеличивается частота сердечных сокращений и, наоборот, при вазодилатации наблюдается замедление сердечной ритмики. В 1962 г. И.М. Сеченов установил факт угнетения спинальных рефлексов при раздражении стволовой части мозга. Немного позже Х. Мигун показал, что локальное электрическое раздражение гигантоклеточного ядра ретикулярной формации продолговатого мозга вызывает неспецифическое торможение сгибаемых и разгибаемых спинальных рефлексов.

В ходе экспериментов с локальной стимуляцией ретикулярной формации выявилось наличие зон, дающих эффект противоположной полярности, т.е. облегчающих влияние на спинномозговые рефлексy. Следовательно, ретикулярная формация, как один из двигательных центров стволовой части мозга, может выступать не только в роли регулятора возбудимости спинальных мотонейронов, но и принимать участие в процессах, связанных с поддержанием позы и организацией целенаправленных движений. Вместе с этим, наряду с не-

специфическими нисходящими влияниями ретикулярной формации ствола были открыты ее восходящие, активирующие влияния на кору головного мозга. Приведенные выше экспериментальные факты послужили основанием для заключения, что ретикулярная формация является структурной, отвечающей за состояние бодрствования, а также структурой, формирующей восходящую активирующую ретикулярную систему, которая поддерживает на определенном уровне возбудимость промежуточного мозга и коры больших полушарий.

Средний мозг. Средний мозг расположен спереди от мозжечка и варолиева моста в виде толстостенной массы, проникающей узким центральным каналом (сильвиев водопровод), соединяющим полость третьего мозгового желудочка (в промежуточном мозгу) с четвертым (в продолговатом мозгу). Дорзальная поверхность среднего мозга занята пластинкой четверохолмия, состоящей из двух пар бугров: верхних и нижних. Верхнее двухолмие играет роль зрительного подкоркового центра и служит местом переключения зрительных путей, идущих к латеральным колленчатым телам промежуточного мозга. У млекопитающих большинство путей зрительного тракта заканчивается на нейронах колленчатых тел, и только часть из них заходит в переднее двухолмие. Четверохолмие и нейрональные клеточные слои, лежащие вплоть до сильвиева водопровода, формируют так называемую крышу среднего мозга, или тектальную область, которая обладает довольно сложной цитоархитектоникой. Данные, полученные при регистрации импульсной активности тектальных нейронов, позволяют дифференцировать их на группы по способности реагировать на различные параметры сенсорных раздражений (смена света и темноты, перемещение светового источника). Эфферентные воздействия тектальных нейронов реализуются в форме ряда жизненно важных безусловных рефлексов. К числу таких рефлексов можно отнести сторожевой рефлекс при внезапной подаче светового или звукового раздражителей — рефлекс, вызывающий усиление тонуса мышц сгибателей. В четверохолмии осуществляется замыкание ориентировочных, зрительных и слуховых рефлек-

сов (поворот головы к источнику раздражения, рефлекторная установка на звук внешнего уха), оборонительных рефлексов. Все эти автоматические реакции относятся к категории генетически запрограммированных реакций организма важных для сохранения вида.

Из других структур среднего мозга необходимо остановиться на ножках мозга, которые в виде двух валиков, расходясь спереди от сильвиева водопровода, вступают в полушария конечного мозга. На поперечном срезе ножки мозга разделяются пигментированной прослойкой на две части: покрышку и основание ножек. Эта прослойка богата пигментом меланином, и носит название черной субстанции. Было установлено, что нейроны черной субстанции имеют дофаминэргическую природу, т.е. способны синтезировать медиатор катехоламинового ряда — дофамин. Дальнейшие исследования показали, что повреждения черной субстанции, вызывающие дегенерацию дофаминэргических путей к полосатому телу, связано с тяжелым неврологическим заболеванием — болезнью Паркинсона. Паркинсонизм проявляется в нарушении тонких содружественных движений, функций мимической мускулатуры, и в появлении непроизвольных мышечных сокращений или тремора. Этот болезненный синдром может быть снят при введении L-диоксифенилланина — вещества, из которого синтезируется дофамин в организме. В покрышке ножек мозга залегают различные функционально значимые ядра. Наиболее крупным из них является парное красное ядро. Аксоны крупноклеточной части красного ядра дают начало нисходящему руброспинальному тракту (Монакова), заканчивающемуся на мотонейронах передних рогов спинного мозга и координирующему работу двигательного аппарата. В рефлекторной регуляции глазных движений принимают также участие ядра глазодвигательного (III пара) и блокового (IV пара) черепно-мозговых нервов, расположенные в покрышке над дном сильвиева водопровода. Под ядром глазодвигательного нерва лежит ядро Якубовича-Эдингера, которое связано с отростками цилиарного ганглия иннервирующего мышцы радужной оболочки, регулирующей

диаметр зрачка и мышцы ресничного тела, изменяющие кривизну хрусталика. Как правило, кривизна хрусталика изменяется сопряженно с изменением угла сведения глазных осей. Средний мозг является не только местом замыкания многих жизненно важных рефлексов, но и выполняет существенную проводниковую функцию. Отделенное от покрывки черной субстанцией, основание ножек состоит исключительно из нисходящих путей, соединяющих кору больших полушарий с мостом и спинным мозгом. Средний мозг совместно с нейронами ретикулярной формации, которые находятся в сложных взаимоотношениях, регулируют движение глаз в разных плоскостях и направлениях. Средний мозг в составе красного ядра контролирует позный тонус, а в связи с нейронами черной субстанции и ядер мозжечка — дает начало руброспинальному тракту, который, как общий путь, обеспечивает регуляцию тонуса скелетных мышц.

Мозжечок. У млекопитающих мозжечок — крупный вырост вороньева моста, состоящий из двух полушарий и непарного отдела — червя. Со стволовой частью мозга мозжечок соединяется тремя парами ножек. Самые толстые средние ножки как бы охватывают продолговатый мозг и, расширяясь, переходят в вороньев мост. Верхние ножки начинаются в зубчатых ядрах мозжечка и направляются к четверохолмию среднего мозга. Третья пара ножек (нижняя) спускается вниз, сливаясь с продолговатым мозгом. Вся поверхность мозжечка разделяется глубокими бороздами на доли. В свою очередь, каждая доля параллельными бороздками разделяется на извилины; группы извилин формируют дольки мозжечка. Полушария и червь мозжечка состоят из лежащего на периферии серого вещества (коры) и расположенного глубже белого вещества, в котором заложены скопления нервных клеток, образующие ядра мозжечка. Мозжечок связан своими ветвями с другими отделами мозга, в том числе со всеми двигательными системами стволовой части мозга: кортиспинальной, руброспинальной и вестибулоспинальной. Латеральные отделы мозжечка через зубчатое ядро связаны с более высокими уровнями головного мозга. Кора больших по-

лушарий также посылает афферентные пути в мозжечок, среди которых важными являются кортикорекулумозжечковый и церебромостомозжечковый тракты. Мозжечок входит в систему регуляции движений, выполняет следующие функции:

- 1) регуляция позы и мышечного тонуса;
- 2) сенсомоторная координация позных и целенаправленных движений осуществляющих команды из коры больших полушарий.

Эти функции мозжечка наиболее удобно разбирать в соответствии с тонической классификацией его отделов, основанной на характере эфферентных связей.

Медиальная червячная зона мозжечка в наибольшей степени связана с реализацией первой функции, т.е. с управлением тонуса, позы и равновесия тела.

Промежуточная зона мозжечка участвует в координации целенаправленных движений с рефлексамии поддержания позы, в выборе наиболее оптимальных для выполнения движения позы. Сложная система связей между мозжечком и корой больших полушарий позволяет полушариям мозжечка участвовать в организации быстрых целенаправленных движений. Такие движения могут встречаться в спортивной практике, игре на музыкальных инструментах и при некоторых других видах деятельности. Она же включается в систему контроля висцеральных функций.

Атония характеризуется ослаблением мышечного тонуса. Обычно атония сопровождается симптомами астении, которая характеризуется слабостью и быстрой утомляемостью мышц. Третий симптом — астазия — проявляется в способности мышц давать колебательные и дрожательные движения.

Этот симптом вызывается нарушением сенсомоторной координации позных и целенаправленных движений. При удалении или травмах мозжечка может наступать адиадохония — неспособность выполнять быструю последовательность движений, например сгибание и разгибание пальцев. У млекопитающих, перенесших травму мозжечка, со временем наступает довольно эффективная компенсация его функций, вероятно, за счет функции коры больших полушарий, которая обладает двусторонними связями с мозжечком.

Промежуточный мозг

Топографически и функционально промежуточный мозг подразделяется на эпиталамус, таламус и гипоталамус. Эпиталамус, или надталамическая область, состоит из расположенного под мозолистым телом свода и из железы внутренней секреции — эпифиза, которые формируют верхнюю стенку третьего желудочка. Таламус, или зрительный бугор, представляет собой состоящее из скопления серого вещества объемистое тело яйцевидной формы. Нижней и латеральной поверхностью таламус сращен с соседними частями мозга, медиальная поверхность зрительного бугра образует боковую стенку полости третьего желудочка. Таламус является крупным подкорковым образованием, через которое в кору больших полушарий проходят разнообразие афферентные пути. Дно третьего желудочка формирует группа структур, которая объединяется под названием гипоталамуса или подбугорья. Гипоталамус содержит большое количество ядер и является центром регуляции висцеральных функций организма. В ядрах таламуса происходит переключение сенсорной информации с аксонов восходящих афферентных путей на следующие, конечные, нейроны, отростки которых идут в соответствующие сенсорные проекционные области коры больших полушарий. Среди основных проекционных ядер таламуса можно выделить вентробазальное ядро, которое является специфическим ядром соматосенсорной системы, волокна которого осуществляют иннервацию лицевой части головы. Специфическим ядром зрительной сенсорной системы является латеральное коленчатое тело (ЛКТ), имеющее прямые связи с затылочными (зрительными) проекционными областями коры больших полушарий. У млекопитающих некоторые нейроны ЛКТ обладают цветоспецифическими рецепторными полями и могут возбуждаться или, наоборот, тормозиться в зависимости от длины волны светового стимула. Восходящие пути слуховой системы проецируются в специфическое таламическое ядро — медиальное коленчатое тело (МКТ), от которого начинается тракт, достигающий первичной слуховой коры в верхней части височных долей. Клетки МКТ принимают участие в анализе и передаче

акустической информации. Таким образом, по выражению А. К. Уолкера: «Таламус является посредником, в котором сходятся все раздражения от внешнего мира и, видоизменяясь здесь, направляются к подкорковым и корковым центрам». Следующую функциональную группу ядер таламуса составляют так называемые ассоциативные ядра. Три ядра этой группы имеют связи с главной ассоциативной зоной теменной и височной коры, заднее латеральное ядро — с теменной корой, медиальное дорзальное ядро — с лобной долей. Четвертое ядро (переднее) — имеет связи с лимбической корой больших полушарий. Эти ядра участвуют во внешних интегративных процессах. К моторным ядрам таламуса относится вентролатеральное ядро, включенное в систему регуляции движений, и, как показал материал клиники, разрушение некоторых его участков ослабляет симптомокомплекс болезни Паркинсона. Последнюю большую группу ядер таламуса образуют неспецифические ядра, которые функционально связаны с ретикулярной формацией ствола, и диффузно проецируются во все области коры. Функция этих ядер состоит в регуляции возбудимости и электрической активности корковых нейронов. В целом неспецифические ядра передают активирующие влияния ретикулярной формации и участвуют в поддержании оптимального тонуса коры. Эти факты свидетельствуют о наличии между таламусом и корой больших полушарий двухсторонних циклических связей, которые играют большую роль в интегративной деятельности мозга, в таких физиологически важных состояниях, как смена сна и бодрствования, сохранение сознания, развитие процессов внутреннего торможения.

Гипоталамус. Этот небольшой по объему, но важный по функциям отдел лежит на дне и по бокам третьего мозгового желудочка, вентральнее таламуса. Он включает в себя такие анатомические структуры, как серый бугор, мамиллярные, или сосцевидные, тела, воронку, которая заканчивается гипофизом. Верхнюю границу гипоталамуса формирует конечная пластинка и перекрест зрительного нерва. Сбоку гипоталамус ограничен зрительным трактом и внутренней капсулой, а сзади примыкает к среднему мозгу.

Ядра гипоталамуса топографически подразделяются на пять групп:

1. Преоптическая группа, наиболее близкая к конечному мозгу, состоит из паравентрикулярного, медиального и латерального преоптических ядер.

2. Переднюю группу составляют супрахиазматическое, супраоптическое и паравентрикулярное ядра. Отростки нейронов двух последних, четко ограниченных ядер идут к задней доле гипофиза — нейрогипофизу.

3. Средняя группа ядер гипоталамуса образована вентромедиальным и дорзальным ядрами.

4. В состав наружной группы входят латеральное и гипоталамическое ядра и ядро серого бугра.

5. И, наконец, задняя группа сформирована из заднего гипоталамического ядра, перифорникального ядра и нескольких мамиллярных ядер.

Несколько ядер преоптической и передней групп объединяются в гипофизотронную область, нейроны которой продуцируют так называемые релизинг-факторы (либерины) и ингибирующие факторы (статины), регулирующие деятельность передней доли гипофиза — аденогипофиза.

Средняя группа ядер формирует медиальный гипоталамус, реагирующий на различные изменения внутренней среды организма (температуру крови, водно-электролитный состав плазмы, содержание гормонов в крови). Посредством нервных и гуморальных механизмов медиальный гипоталамус управляет деятельностью гипофиза. Латеральный гипоталамус формирует пути к верхним и нижним отделам стволовой части мозга и имеет богатые афферентные и эфферентные связи с различными отделами мозга. Основные эфферентные связи с различными отделами мозга осуществляются через полисинаптические пути ретикулярной формации. Особо выделяется мощный пучок нисходящих волокон, идущих от супраоптического ядра гипоталамуса в нейрогипофиз. В целом представляется, что гипоталамус — это важный интегративный центр вегетативных, соматических и эндокринных функций, который отвечает за реализацию сложных го-

меостатических реакций и входит в иерархически организованную систему отделов головного мозга, регулирующих висцеральные функции. Локальное раздражение задних отделов гипоталамуса показало, что здесь находятся структуры, регулирующие процесс теплопродукции. Передние отделы гипоталамуса, в частности паравентрикулярные ядра, ответственны за интеграцию процессов теплоотдачи. Латеральный гипоталамус является общим путем, в котором сходятся воздействия разнообразных интегративных систем мозга, и нет ничего удивительного, что его повреждение вызывает комплексное нарушение поведенческих реакций. Положительные эмоции являются компонентами полового поведения, которое регулируется задним гипоталамусом. Как регуляторный орган гипоталамус принимает участие в чередовании сна и бодрствования. Ядра гипоталамуса регулируют поведенческие реакции, поддерживают водный баланс организма.

Гипоталамо-гипофизарная система

Одной из важнейших функций гипоталамуса является регуляция функции гипофиза, который является главной железой внутренней секреции и состоит из передней, средней и задней долей. Нейрогипофиз является органом, депонирующим два гормона: антидиуретический (АДГ, вазопрессин) и окситоцин, местом синтеза которых является супраоптическое и паравентрикулярное ядра гипоталамуса. Антидиуретический гормон регулирует обратное всасывание воды в почечных канальцах и воздействует на гладкую мускулатуру артерий, повышая, таким образом, артериальное давление. Окситоцин стимулирует сокращение гладкой мускулатуры матки и молочных желез. Что касается гормонов передней доли, то они секретируются клетками самого аденогипофиза. В зависимости от мишеней, на которые воздействуют гормоны аденогипофиза, они подразделяются на действующие на железы и действующие непосредственно на организм. К первой группе относятся: аденокортикотропный гормон (АКТГ), он регулирует секрецию глюкокортикоидов кортизола в коре надпочечников; тиреотропный гормон (ТТГ) — стимулирует рост и

секрецию щитовидной железы; гонадотропные гормоны — фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий (ЛГ) — регулируют деятельность половых желез.

Эффекторные гормоны аденогипофиза представлены соматотропным гормоном (СТГ, гормон роста), регулирующим рост ногтей, и пролактином, который стимулирует рост молочных желез и секрецию молока. К числу эффекторных гормонов относятся также меланоцитостимулирующий гормон промежуточной доли гипофиза (МСГ), интермедин, являющийся регулятором кожной пигментации. Совсем недавно из гипофиза была выделена еще одна группа пептидов — энкефалины и эндорфин, которые оказывают на нервные клетки морфиноподобное действие и, по-видимому, играют роль в регуляции вегетативных процессов и поведения. Таким образом, за счет нервных влияний, секреция аденогипофиза приводится в соответствие с мотивацией и биологической направленностью реакций организма.

Лимбическая система. Под лимбической системой понимают морфофункциональное объединение, которое включает в себя филогенетически старые отделы коры переднего мозга, а также ряд подкорковых структур, которые регулируют функции внутренних органов, обуславливающих эмоциональную окраску поведения и его соответствие имеющемуся субъективному опыту. В состав лимбической коры входят: древняя кора, формирующая обонятельный мозг; следующий компонент — старая кора, объединяющая гиппокамп (аммониев рог), зубчатую фацию, основание гиппокампа (субикулум) и расположенную над мозолистым телом поясную извилину. Из подкорковых структур в лимбическую систему входят расположенный в медиальной стенке височной доли миндалевидный комплекс и ядра мозговой перегородки. Лимбическая система характеризуется обилием двухсторонних связей с другими отделами мозга и является своеобразной границей между новой корой и стволовой частью мозга. Лимбическая система путем мощных связей соединена с гипоталамусом. Через гипоталамус и мамиллярные тела лимбическая система соединена с центральным серым веще-

ством и ретикулярной формацией среднего мозга. Раздражение различных отделов лимбической системы влияет на деятельность внутренних органов. Изменяется частота сердечного ритма и дыхательных движений, сосудистый тонус. В ряде случаев раздражение миндалин влияет на деятельность пищеварительного тракта, изменяя перистальтику тонкого кишечника, стимулируя секрецию слюны, произвольное жевание и глотание. Таким образом, предполагается, что регулирующие влияния лимбической системы опосредованы нижележащими вегетативными центрами. При локальном раздражении ядер миндалевидного комплекса могут быть получены эмоциональные реакции типа страха, гнева, ярости и агрессии. Удаление височных долей вызывает у обезьян гиперсексуальность. Наконец, после операции развивается так называемая психическая слепота. Животные утрачивают способность правильной оценки зрительной и слуховой информации, и эта информация никак не связывается с собственным эмоциональным настроением обезьян. Так, макаки без разбора исследуют все даже опасные для себя предметы. Лимбическая система принимает участие в запуске тех эмоциональных реакций, которые уже апробированы в ходе жизненного опыта. Так, например, удаление гиппокампа вызывает у людей полное выпадение памяти на недавние события. Удаление гиппокампа у животных нарушает процессы внутреннего торможения и снижает способность к угасанию потерявших своё адаптивное значение условно-рефлекторных реакций. Таким образом, лимбическая система — это важный отдел головного мозга, функционально связанный с неокортексом и стволовыми структурами, образующими вместе систему координации висцеральных и соматических функций организма.

Базальные ганглии и их функции. К базальным ганглиям относят сильно вытянутое в длину и изогнутое хвостатое ядро и заложенное в толще белого вещества чечевицеобразное ядро. Двумя белыми пластинками оно подразделяется на три части: наиболее белую крупную, лежащую латерально скорлупу и бледный шар, состоящий из внутреннего и внешнего отделов. Эти анатомические образования формируют стриопол-

лидарную систему. Базальные ганглии играют важную роль в регуляции движений и сенсомоторной координации. При нарушении такого влияния появляется синдром Паркинсона, т.е. возникновение дрожательного паралича. В целом базальные ганглии являются одним из уровней построенной по иерархическому принципу системы регуляции движений. Получая информацию от ассоциативных зон коры, базальные ганглии участвуют в создании программы целенаправленных движений с учетом доминирующей мотивации.

Кора больших полушарий

Полушария конечного мозга состоят из белого вещества, покрытого снаружи серым, или корой, толщина которой в различных отделах больших полушарий колеблется от 1,3 до 4,5 мм. Кора представляет собой филогенетически наиболее молодой и, вместе с тем, сложный отдел мозга, предназначенный для обработки информации, формирования двигательных команд и интеграции сложных форм поведения. Кора состоит из многочисленных складок, увеличивающих ее общую площадь, которая у человека составляет 2200 см².

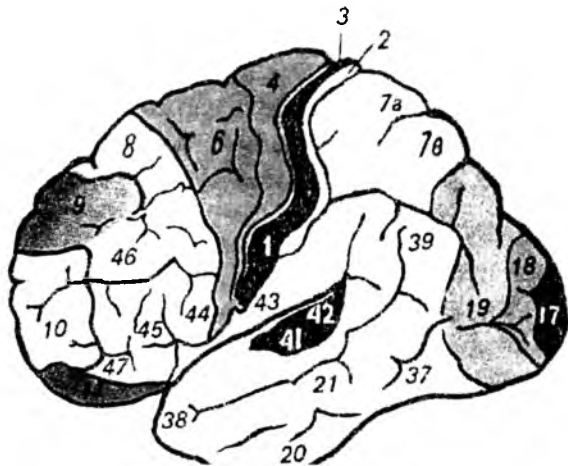


Рис. XI.4. Цитоархитектонические поля коры больших полушарий мозга человека.

На этом пространстве сконцентрировано 10^9 - 10^{10} нейронов и еще большее количество глиальных клеток, выполняющих ионорегулирующую и трофическую функции. Образующие кору нейроны по своей функции и геометрии подразделяются на несколько групп. Одну группу составляют варьирующие по размеру пирамидные клетки, имеющие треугольную форму. От тела пирамидной клетки вверх отходит длинный Т-образный ветвящийся апикальный дендрит, а вниз от основания нейрона — аксон, который либо покидает кору в составе нисходящих путей, либо направляется к другим зонам коры. Апикальные и более короткие базальные дендриты пирамидных клеток густо усеяны мелкими (до 3 мкм) выростами — шипиками, каждый из которых представляет собой область синаптического контакта. Другая группа корковых нейронов представлена более мелкими звездчатыми клетками. Эти клетки имеют короткие, сильно ветвящиеся дендриты и аксоны, формирующие внутримозговые связи. Дендриты звездчатых клеток также могут быть снабжены шипиками, которые в процессе онтогенетического развития у человека появляются только к моменту рождения. Наконец, третья группа корковых нейронов включает в себя веретеновидные клетки, имеющие длинный аксон, который ориентирован в горизонтальном или вертикальном направлении. В данном случае кора построена по экранному принципу, и у млекопитающих, в типичном случае, состоит из шести горизонтальных слоев. Самый наружный молекулярный слой складывается из густого сплетения нервных волокон, лежащих параллельно поверхности корковых извилин. Основную массу этих волокон составляют ветвящиеся апикальные дендриты пирамидных клеток нижележащих слоев. Сюда же, в наружный слой, приходят афферентные таламокортикальные волокна от неспецифических ядер таламуса, регулирующих уровень возбудимости корковых нейронов. Второй тип — наружный, зернистый, состоит из большого количества мелких звездчатых клеток, которые в вентральной части слоя дополняются малыми — пирамидными клетками. Третий слой — наружный, пирамидный, формируется из пирамидных кле-

ток средней величины. Функционально второй и третий слои коры объединяют нейроны, отростки которых обеспечивают кортино-кортикальные ассоциативные связи. Четвертый слой — внутренний, зернистый, содержит множество звездчатых клеток (клеток-зерен), обуславливающих его гранулярную структуру. В этом слое преимущественно оканчиваются афферентные таламо-кортикальные волокна, идущие от специфических, наиболее крупных пирамидных нейронов клетки. Пятый слой — внутренний, пирамидный, образован крупными пирамидными клетками Беца — встречаются в прецентральной извилине, занятой моторной зоной коры больших полушарий. Аксоны этих эфферентных корковых нейронов формируют кортикоспинальный (пирамидный) и кортикобульбарный тракты, участвующие в координации целенаправленных двигательных актов и позы. И, наконец, шестой слой — полиморфных, или веретенновидных клеток, переходящий непосредственно в белое вещество больших полушарий. Этот слой содержит тела нейронов, чьи отростки формируют кортикоталамические пути. Такой план строения характерен для неокортекса. Однако, выраженность отдельных слоев в различных областях коры неодинакова, что дало основание К. Бродману по гистологическим признакам, в частности, по плотности расположения и форме нейронов, разделить всю кору на 50 цитоархитектонических полей (рис. XI.4.). Таким образом, функциональная специализация накладывает определенный отпечаток на структуру сенсорных и моторных зон коры, и выделение этих областей по различным системам классификации не случайно. Использование методов удаления и раздражения отдельных зон коры позволило идентифицировать ее моторные (мотосенсорные) области. Важнейшая двигательная область коры локализована в прецентральной извилине (поля 4 и 6, по Бродману), лежащей спереди от центральной (роландовой) борозды, которая отделяет лобную долю от теменной. Слабое электрическое раздражение конкретных точек прецентральной извилины вызывает сокращение определенных групп мышц на противоположной стороне тела. Последующие экспериментальные

исследования показали, что, в лежащей позади роландовой борозды, постцентральной извилине (поля 1, 2, 3) находится первая соматическая (соматомоторная) область, куда через специфические ядра таламуса приходят афферентные проекции от рецепторов кожи и двигательного аппарата. Удаление определенных зон постцентральной извилины приводит к утрате дискриминационной чувствительности в тех или иных частях тела. Из числа других проекционных зон коры следует отметить первичную зрительную область (поле 17), локализованную в затылочной доле. В проекциях рецепторов сетчатки на поле 17, так же, как и в других сенсорных системах, обнаруживается точный топографический порядок, причем в каждое полушарие проецируются одноименные половины сетчаток (левые половины — в правое полушарие, а правые — в левое). Происходящее при этом в каждом полушарии совмещение зрительных полей обоих глаз лежит в основе бинокулярного зрения. Рядом с первичной зрительной областью расположена вторичная область, занимающая поля 18 и 19. Эти поля имеют отношение к таким функциям, как зрительное внимание и управление движением глаз.

В настоящее время хорошо изучена первичная проекционная зона слухового анализатора, которая локализована в верхнем слое височной доли (поля 41 и 42). Для этой области, так же, как и для других проекционных зон, описано представительство кортиева органа улитки, состоящее в том, что различные участки кортиева органа проецируются в определенный локус (область) слуховой коры. Повреждения полей 41 и 42 затрудняют восприятие речи, пространственную локализацию источника звука и распознавание временных характеристик звука. В пределах каждой доли коры больших полушарий, рядом с проекционными зонами, имеются поля, не связанные со специфической деятельностью. Такие поля составляют ассоциативную кору, для нейронов которой свойственно отвечать на раздражение различной модальности и, таким образом, участвовать в интеграции сенсорной информации и в обеспечении связей между чувствительными и двигательными зонами коры. Эти механизмы являются физиологической основой высших психических функций. Лобные доли

(поля 9-14), имеющие обширные двухсторонние связи с лимбической системой мозга, контролируют оценку мотивации поведения и программирование сложных поведенческих актов. Эксперименты на обезьянах показали, что повреждение лобных долей нарушает запоминание локализации предметов, причем этот процесс связан дофаминэргическими структурами, которыми богаты лобные доли, которые, наряду с теменными, участвуют в интеграции сведений о пространстве и времени. Обонятельная область занимает часть крючковидной извилины морского коня (hippocampi) и часть аммониева рога (поле 11). Разрушение обонятельной области одной стороны ведет не к полной потере обоняния, а только к его понижению, и лишь двухстороннее разрушение этого поля сопровождается полной потерей этой функции. Вкусовая область находится в нижней доле центральной извилины (поле 43). Поражения этой зоны ведет к потере или исключению вкусовых ощущений. В настоящее время от поверхности головы человека можно зарегистрировать спонтанные электрические колебания, отражающие электрическую активность коры, и обозначающиеся термином электроэнцефалограмма (ЭЭГ). Условия расположения электродов при регистрации ЭЭГ стандартизированы и, как правило, включают отведения от лобных долей, двигательной коры, теменных и затылочных областей. При анализе ЭЭГ с помощью аналоговых и цифровых устройств учитывают частоту, амплитуду, форму и длительность слагающих ее электрических колебаний. У взрослого человека в состоянии покоя и при отсутствии внешних раздражений имеют место волны, обозначаемые как альфа-ритм, переход человека от покоя к деятельности, сопровождается появлением частых колебаний, т.е. бета-ритма. Это явление в литературе определяется как реакция десинхронизации ЭЭГ. Если человек из состояния покоя переходит ко сну, то в его ЭЭГ появляются более медленные и высокоактивные колебания, по сравнению с альфа-ритмом, — волны тета-ритм и дельта-ритм. Таким образом, анализ частотного спектра ЭЭГ позволяет довольно четко судить о функциональном состоянии коры головного мозга, и неслучайно электроэнцефалографию широко используют в клиниках.

Формирование коры головного мозга в онтогенезе связано

с закономерностями созревания функциональных систем как целостной интеграции структур и процессов, формулирующих теории системогенеза П.К. Анохина. Согласно этой теории, к моменту рождения организма избирательно созревают генетически детерминированные нервные связи, не зависящие от обучения, своего рода генетические матрицы развивающегося мозга. Эти связи и структуры «с места» обеспечивают приспособительный эффект и существование организма с первых моментов после рождения. Между развитием коры и общим созреванием мозга существует временной разрыв. Если формирование коры заканчивается к 30-му дню, то завершение созревания основных мозговых систем — к 7-12-му месяцу постнатальной жизни. Морфологическое созревание нейронов выражается в появлении и накоплении нисселевского вещества, развитии отростков и их ветвлений, росте ядра и тела клетки, миелинизация аксонов и образовании синапсов. Уже у новорожденных клетки снабжены отростками, рост и развитие которых продолжается в течение первых месяцев жизни. В период новорожденности происходит перестройка рефлекторной деятельности, некоторые формы поведения устраняются и заменяются новыми. Как в антенатальном, так и в постнатальном периодах развития, появляются элементы и комплексы поведения разной сложности, направленные на удовлетворение различных потребностей организма.

Безусловные рефлексы. Инстинкты

Безусловные рефлексы осуществляются на основе врожденных нервных связей, т.е. отражающих филогенетический опыт приспособления к условиям существования. Безусловные рефлексы относительно постоянны, стереотипно повторяются в ответ на адекватные раздражения определенного рецептивного поля. Они служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов, связанных с индивидуальным опытом. Безусловные рефлексы обеспечивают координированную деятельность, направленную на поддержание постоянства многих параметров внутренней среды, взаимодействие организма с внешней средой, согласованную деятель-

ность соматических, висцеральных и вегетативных реакций. Однако, оптимальное приспособление к меняющимся состояниям внешней и внутренней сред организма достигается с помощью условных рефлексов, благодаря которым индифферентные для определенной деятельности раздражители приобретают качества биологически значимых сигналов. Безусловные рефлексы тесно связаны с инстинктами — сложными рефлексами, протекающими по типу цепных реакций. Они составляют высшую, безусловно-рефлекторную деятельность, которая одинакова у животных одного вида, передается по наследству и обслуживает такие жизненно необходимые функции организма, как питание, оборона, размножение и т.д.

Инстинкты разделяются на следующие группы:

1. Пищевой инстинкт — включает все реакции, связанные с едой, пищеварением и процессами голода. Пищевые реакции возникают у животных с удаленной корой только при непосредственном соприкосновении морды собаки с пищей. После того как акт еды начался, все процессы, связанные с едой и перевариванием пищи происходят правильно.

2. Активный и пассивный оборонительные инстинкты — объединяют все безусловно-рефлекторные реакции, связанные с обороной животного от вредных факторов. Бескорковые собаки при беге обходят препятствия, убегают от болевого раздражения, при непосредственном соприкосновении с врагом вступают с ним в борьбу.

3. Половой и родительский инстинкты включают врожденные реакции, обуславливающие размножение и сохранение потомства.

4. Инстинкт борьбы с ограничениями, стесняющими свободу движений животного. Если безполушарную собаку поставить в условия резкого ограничения движений, то она вступает в борьбу с препятствиями, ограничивающими ее движения.

5. Ориентировочный инстинкт (рефлекс «что такое») — включает рефлекторные реакции, обуславливающие первоначальную, грубую ориентировку животных во внешней среде

(поворот головы, установка глаз и настораживание ушей в направлении раздражителя).

6. Инстинкт игры — у бескорковых собак выражается следующим образом: если раздражать собаку так, как это делают при игре, касаясь ее груди, головы и т.д., то она вступает в игру ложится на спину, хватает несильно зубами играющего с ней за руки — словом, проделывает ряд движений, характерных для играющей собаки.

Описанные для собак инстинкты свойственны и другим животным, а также человеку. Все формы взаимодействия организма со средой, в том числе и поведенческие, обусловлены генетической программой, и, в той или иной степени, поддерживаются внешним влиянием. Генетическая программа определяет и диапазон этих влияний, т.е. так называемую норму реакции. Генетическая обусловленность поведения проявляется при постепенном формировании некоторых поведенческих актов в процессе раннего онтогенеза, что прослежено на котятках и щенках. При изучении сложных безусловных реакций и инстинкта, во многих случаях удалось обнаружить внешние и внутренние стимулы, являющиеся толчком к разворачиванию шаблонных реакций; однако не всегда можно было их идентифицировать, это позволяет предполагать, что ряд форм инстинктивной деятельности проявляется самопроизвольно. Эндогенные процессы в ЦНС обуславливают выполнение ряда инстинктивных актов без видимых колебаний в состоянии внешней и внутренней среды. Большую роль при этом играют циркадные и другие ритмы, которые не определяются физиологическим состоянием организма и различными стимулами, хотя могут сдвигаться под их влиянием.

Закономерности условно-рефлекторной деятельности

Характерной особенностью условных рефлексов является то, что они образуются в течение индивидуальной жизни организма и не являются постоянными. Они могут исчезать и вновь появляться, в зависимости от изменяющихся условий рефлекса, т.е. обеспечиваются наличием процессов подкрепления, которые, наряду с процессом возбуждения, оп-

ределяют динамику условно-рефлекторной деятельности. Различают условные рефлексы и по характеру подкрепления. Если в качестве подкрепления используется простой безусловный рефлекс, то вырабатываются условные рефлексы первого порядка. Если подкреплением служит ранее выработанный прочный условный рефлекс, то образующуюся связь именуют условным рефлексом более высоких порядков. Именно они легко вырабатываются у человека и составляют основу развития мыслительной деятельности. По характеру условного сигнала условные рефлексы подразделяют на две большие группы: экстрорецепторные и интрорецепторные. Среди экстрорецепторных выделяют зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, температурные условные рефлексы, в соответствии с рецепторным прибором, на который действует раздражитель. Обучение речевому общению между людьми в основе своей имеют специально-человеческие условные рефлексы на словесные сигналы. Гиперрецептивные условные рефлексы возникают в том случае, если поступивший в головной мозг афферентный залп из внутренних органов становится сигналом к вегетативной или двигательной деятельности организма. Условные рефлексы от внутренних органов разделяются на механические, химические, температурные, осмотические и др.

По природе условного сигнала различают натуральные и искусственные условные рефлексы.

К натуральным условным рефлексам относят такие, которые образуются на естественные признаки безусловного раздражителя (например, вид и запах мяса). Любые другие условные сигналы не являющиеся, например, непременным свойством пищи, а лишь совпадающие с моментом ее подачи, относятся к искусственным условным сигналам. По структуре условного сигнала различают условные рефлексы:

- а) на простые мономодельные раздражители;
- б) на одновременно-комплексные раздражители, состоящие из нескольких компонентов, например, свет, звук + кожное раздражение;
- в) на непоследовательные комплексы;

г) на цепи раздражений, компоненты которых действуют последовательно, не совпадая друг с другом, а безусловное подкрепление присоединяется лишь к последнему из них.

Иногда в качестве условных сигналов используют не абсолютные, а относительные признаки раздражителя. Например, из двух одновременно предъявляемых однородных раздражителей (плоских кружков) — условный рефлекс вырабатывается на один из них — больший по размеру. Затем животному предъявляют другие геометрические фигуры, например, треугольники, также отличающиеся по размеру. И в этом случае животное отвечает такой же условно-рефлекторной реакцией на сигнал.

Общие принципы условных рефлексов

1. Условные рефлексы носят приспособительный характер, что делает поведение наиболее пластичным, подогнанным к конкретным условиям среды.

2. Выработка любых условных рефлексов требует участия высших отделов головного мозга.

3. Условные рефлексы приобретаются и отменяются в индивидуальной жизни каждой конкретной особи. В индивидуальную память записываются не всякие случайные совпадения условного раздражителя и безусловной реакции, а лишь те сочетания, которые во времени оказываются наиболее вероятными. Все остальные, случайно возникшие, связи затормаживаются.

4. Условный рефлекс имеет сигнальный характер т.е. предшествует, предупреждает последующее возникновение безусловного рефлекса, подготавливая к нему организм с помощью условных рефлексов. Животное может заранее избежать опасности или подготовиться к захвату добычи, встрече с половым партнером и т.д.

Таким образом, условные рефлексы — это индивидуально приобретенные системные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в центральной нервной системе временной связи между сигнальным раздражителем и безусловно-рефлекторным актом.

Классификация условных рефлексов

1. Условные рефлексы различаются по особенностям безусловного подкрепления. В зависимости от наличия или отсутствия подкрепления условные рефлексы делят на положительные (подкрепляемые), вызывающие соответствующую реакцию организма, и отрицательные, или тормозные (неподкрепляемые), некоторые из которых не только не вызывают соответствующей реакции, но и ослабляют ее. Различают витальные условные рефлексы (пищевые, оборонительные, регуляции сна и др.), зоосоциальные (половой, родительский, территориальный и др.) и условные рефлексы саморазвития (исследовательский, имитационный, игровой и др.) Иногда имитационные (подражательные) условные рефлексы, подкреплением которых служит лишь наблюдение за поведением другой особи, выделяют в самостоятельную группу. Подкреплением может служить любая деятельность организма, которую можно разделить на две большие группы: двигательные и автономные (вегетативные) условные рефлексы. На базе двигательных реакций образуется множество инструментальных условных рефлексов, которые в одних случаях могут контролировать безусловный рефлекс, в других — иметь более сложную форму и служить основой произвольного поведения. К вегетативным условным рефлексам относится классический слюноотделительный условный рефлекс.

2. Важнейшими признаками классификации является соотношение во времени действия условного и безусловного раздражителей. По этому признаку различают:

а) наличные условные рефлексы, образующиеся при совпадении времени действия сигнала и подкрепления;

б) следовые условные рефлексы, при образовании которых сигнал и подкрепление отделены определенным временным интервалом.

Если подкрепление почти сразу присоединяется к сигналу, образуется совпадение условных рефлексов, а если спустя 5-30 секунд от начала его действия — вырабатываются следовые условные рефлексы. Условные рефлексы, при которых подкрепление присоединяется к сигналу после дли-

тельно-изолированного действия последнего, называются запаздывающими условными рефлексам. Разновидность следовых условных рефлексов — это условные рефлексы на время. Если какой-либо условный рефлекс появляется через определенные интервалы времени, то в результате, каждый раз, по истечении данного интервала, как бы сама по себе возникает реакция, вызванная ранее действием безусловного раздражителя. Такая реакция получила название условного рефлекса на чистое время.

Стадии образования условных рефлексов

Образование условных рефлексов проходит две стадии: генерализации и специализации. На первой стадии — генерализации — условно-рефлекторное действие приобретает не только подкрепляемый условный сигнал, но и сходный с ним раздражитель. Например, у собаки вырабатывается пищевой условный рефлекс на сигнал в 400 Гц. Подход животного к кормушке по этому сигналу подкрепляется пищей. Но близкие сигналы, например, тон в 200 Гц или тон в 600 Гц также вызывает подход к кормушке, хотя и не сопровождается пищевым подкреплением. Весьма широкий набор близких к подкрепляемому сигналу раздражителей приобретают на первой стадии выработки условного рефлекса значение условных сигналов. Происходит как бы первичная сенсорная генерализация, обобщение признаков условных сигналов. Степень генерализации зависит от многих факторов, и прежде всего, от мозаичности и характера условного сигнала, безусловного подкрепления и их временного сочетания. Биологическое значение степеней генерализации чрезвычайно велико, ибо в естественных условиях обитания помогает животному адаптироваться сразу к широкому спектру сходных сигналов. И.П. Павлов эту ситуацию образования условных рефлексов объяснял широкой иррадиацией возбуждательных процессов в пределах анализатора, воспринимающего условный сигнал. А.А. Ухтомский полагал, что на первой стадии образования условный рефлекс протекает по механизмам доминанты, когда неподкрепляемые посторонние раздражители

способны активизировать поведение животного по удовлетворению доминирующей биологической потребности. Вторая стадия заключается в специализации условно-рефлекторного ответа лишь на подкрепляемый сигнал, тогда как все остальные, сходные по качеству, раздражители становятся неэффективными. Скорость наступления этой стадии и степень специализации, как и в предыдущей фазе, зависит от всех трех факторов: сенсорного и эфферентного звеньев условного рефлекса, а также временных соотношений их активации; стадии специализации условного рефлекса, а также временных соотношений их активации. Стадия специализации условного рефлекса обычно совпадает с началом активации. И. П. Павлов эту стадию объяснял процессами концентрации возбуждения в анализаторе условного сигнала, хотя эта гипотеза не подтверждена современными нейрофизиологическими методами.

Торможение условных рефлексов

По И.П. Павлову, баланс между возбуждением и торможением определяет внешнее проявление поведения животных и человека. Он дал собственную схему классификации видов торможения при условно-рефлекторной деятельности: внешнее (безусловное) торможение, под которым понимают срочное подавление текущей условно-рефлекторной деятельности при действии посторонних для нее раздражителей, а также малых — при болезненном состоянии организма. По механизму своего возникновения этот тип торможения относят к врожденным, которые осуществляются благодаря явлениям отрицательной индукции. Ориентировочный рефлекс — наиболее часто встречающийся фактор безусловного торможения. Однако, тормозной эффект ориентировочного рефлекса при повторении того же сигнала постепенно ослабевает и может исчезнуть полностью. В обиходе постоянно наблюдается, как человек прекращает текущую деятельность в результате переключения внимания на новый внезапно появившийся раздражитель. В момент возникновения этого рефлекса проявляется сопряженное торможение конкурирующих рефлексов.

Хорошо известно, что если увеличить интенсивность какого либо раздражения, то вызываемый им эффект увеличивается (закон силы). Однако дальнейшее усиление раздражителя приведет к падению или полному исчезновению эффекта. В основе этого результата лежит не утомление, а запредельное торможение, которое ограждает клетки мозга от избыточного расходования энергетических ресурсов. Крайним случаем запредельного торможения является оцепенение, возникающее у животных и человека под влиянием сильного раздражения. Человек может впасть в состояние ступора — полной неподвижности. Такие состояния могут возникнуть при действии сильного физического раздражителя.

Внутреннее (условное) торможение. К форме внутреннего торможения условно рефлекторной деятельности относят те случаи, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным, т.е. постепенно теряет свое пусковое сигнальное значение; такое торможение возникает не срочно, не сразу, а развивается медленно, по общим законам развития условного рефлекса и является столь же изменчивым и динамичным. И.П. Павлов назвал его условным торможением, так как такое выработанное торможение возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов, а отсюда и его название — «внутреннее». И.П. Павлов подразделил условное торможение на четыре вида: угасательное, дифференцировочное, условный тормоз, торможение запаздывания.

Угасательное торможение развивается при отсутствии подкрепления условного сигнала безусловным. Условные рефлексы обладают временным характером именно потому, что при отмене безусловного подкрепления соответствующая мозговая связь теряет свою силу. Рефлекс тормозится иногда надолго, а иногда и вовсе перестает существовать. Представим, что вид определенной местности постоянно сочетается у животного с получением пищи. Но если здесь пищевые ресурсы исчезли, животное со временем, не найдя пищи, перестает посещать ранее знакомую местность вследствие развития угасательного торможения.

Дифференцированное торможение развивается неподкреплением раздражителей, близких по свойствам к подкрепляемому сигналу.

Условный тормоз выделен в самостоятельный вид торможения. Он образуется при не подкреплении комбинации из положительного условного сигнала и индифферентного раздражителя. Например, у собаки образован пищевой условный рефлекс на звук. Если к этому сигналу присоединить свет лампочки и их совместное действие не подкреплять пищей, то после нескольких применений, эта комбинация перестает вызывать пищевую реакцию, хотя изолированное применение звонка по-прежнему будет вызывать обильное слюноотделение. По существу — это вариант дифференцированного торможения.

Тесное взаимодействие разных видов условного торможения, в особенности, условного и безусловного торможения, а также возможность выработки условного торможения на базе безусловного, является убедительным основанием для предположения об их единой физиологической природе. Считается, что торможение является таким же активным процессом, как и условное возбуждение. По своей организации, за исключением конечного звена, оба процесса подобны. Вероятно, мозаика постсинаптических процессов, происходящих на корковом уровне, отражает перестройку функциональной активности соответствующих центральных программ, эффекторное выражение которых осуществляется на соответствующих мотонейронах и реализуется в форме конкретной поведенческой реакции.

Механизм памяти. Основными свойствами нервной системы являются длительное хранение информации о событиях внешнего мира и реакция организма на эти события, а также использование этой информации для построения текущего поведения. Эти свойства легли в основу формирования нервной или нейрологической памяти. Память как результат обучения заключается в таких изменениях в нервной системе, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания будущих рефлекторных реакций.

Большинство исследователей полагают, что в основе кратковременной памяти лежат электрофизиологические механизмы, связанные с реверберацией (сложным движением) импульсации по замкнутой системе нейронов.

Синоптосомальный уровень вызывает неинформационные изменения структурных и ферментных белков и перемещение нейромедиаторов длящиеся минуты и часы — промежуточная память.

Долговременная память формируется на основе синтеза макромолекул (нуклеиновых кислот и белков) и связана с активацией генетического аппарата.

Большинство исследователей склоняется к представлению о том, что нейропептиды регулируют память посредством взаимодействия с медиаторами и уже через них оказывают влияние на метаболизм макромолекул. Вероятно, все формы нейрологической памяти обеспечиваются системой межнейронных взаимодействий, участие же информационных молекул проявляется лишь во включении или выключении различных участков предшествующего генома, а не в синтезе новых нуклеотидных или аминокислотных последовательностей (И.П. Ашмарин 1987).

Функциональная структура поведенческого акта. Наиболее важным звеном в системе адаптивных свойств организма и динамике эволюционных преобразований поведения является способность к формированию планов, программ поведения. Программа поведенческого акта — это модель того, что произойдет с организмом в будущем; ее можно рассматривать как формирование логики, алгоритма функциональной структуры предстоящего поведенческого акта. Такая функциональная структура опирается на прошлый жизненный опыт, записанный в долговременной памяти, и актуальное настоящее, куда входит не только изменчивая окружающая среда, но и сам организм с его потребностями. В результате планируется будущий поведенческий акт, в котором организм должен с той или иной вероятностью предвидеть возможные изменения в изменчивой среде. Любая поведенческая программа строится на доминирующей мотивации, про-

шлом жизненном опыте (долговременная память) и оценке текущей ситуации. Доминирующая мотивация — это преобладающая в каждый момент времени биологическая мотивация, в основе которой лежит наиболее важная потребность. Широкий спектр готовых функциональных элементов, навыков, которые либо предопределены генетически, либо сформированы в индивидуальной жизни, т.е. приобрели автоматический характер, являются фундаментом для построения сложных поведенческих программ. Доминирующая мотивация извлекает из долговременной памяти готовые элементы, которые в определенных условиях могут оказаться достаточными для достижения приспособительного эффекта. Теламопаритеальная, теламокортикальная системы на основе доминирующей мотивации участвуют в организации программы целенаправленного действия с учетом прошлого жизненного опыта и наличной окружающей ситуации. В результате вырабатывается адаптивное поведение организма в постоянно меняющейся среде.

Физиологические основы психики

Человек — продукт общества, и сущность его поведения должна быть понята как результат сочетания накопленного опыта поколений, знаний, традиций, усвоенных данным индивидом, и его личных способностей и особенностей. С одной стороны, сознание осуществляет свою деятельность на основе корковой доминанты, с другой — оно само стремится воспитать такие доминанты, которые бы содействовали успешному преобразованию характера и направленности действий. Доминанта, как нарушение равновесия между центрами, с ее выраженной экспансией и нацеленностью, ведет к обогащению организма новыми возможностями. Специфически, человеческая форма обращения действительности представлена сознанием, т.е. таким знанием, которое с помощью слов, математических символов, образов художественных произведений может быть донесена другим людям и другим поколениям в виде памятников культуры. В самостоятельную группу явлений выделяют несознаваемые психичес-

кие явления, куда входит все то, что либо было познанным, либо, при определенных условиях, может стать осознанным. В мозгу допускают существование чувствительного механизма, реагирующего на очень слабые, но психологически весьма значимые для данной личности раздражители. Сам этот механизм не обеспечивает осознания эмоционально значимого раздражителя, но его активация приводит к биоэлектрическим, вегетативным и психическим сдвигам. Такой механизм получил название психологической защиты. После открытия в левом полушарии моторного центра речи и сенсорного центра речи, это полушарие стали рассматривать доминирующим в отношении речевой функции и мышления. На основании исследований, проведенных над больными людьми, была выдвинута концепция (Р. Сперри), согласно которой левое полушарие специализируется на вербально-символических функциях, а правое — на пространственно-синтетических. Неодинаковость двигательной активности рук, ног, лица каждой половины тела, управляемой соответствующим полушарием мозга, называется моторной асимметрией. Неравнозначность восприятия каждым из полушарий объектов, расположенных слева и справа от средней плоскости тела, именуется сенсорной асимметрией. Специализация полушарий мозга в отношении различных форм психической деятельности обозначается как психическая асимметрия. Так, человек с превалированием левополушарных функций тяготеет к теории, имеет большой словарный запас и активно им пользуется, ему присущи двигательная активность, целеустремленность, способность прогнозировать события. «Правополушарный» человек тяготеет к конкретным видам деятельности, он медлителен и неразговорчив, но наделен способностью тонко чувствовать и переживать, он склонен к созерцательности и воспоминаниям. Совокупность индивидуальных особенностей психики и поведения человека составляет тип высшей нервной деятельности, или темперамент человека. И.П. Павлов выделил два типа высшей нервной деятельности человека, которые сейчас могут рассматриваться с позиции межполушарной асимметрии: мыслитель-

ный тип, с преобладанием речевой сигнальной системы — преимущественно левополушарный, и художественный тип, с преобладанием нервной сигнальной системы конкретных образов — преимущественно правополушарный человек. Правое полушарие быстрее, чем левое, обрабатывает информацию зрительно-пространственных стимулов, которая затем из правого полушария передается в левое полушарие (в моторный центр речи), где происходит окончательный, высший семантический анализ и осознание раздражения.

Формирование высшей нервной деятельности ребенка

Формирование высшей нервной деятельности ребенка тесно связано с динамикой созревания ассоциативных корковых структур. Ребенок в общении с взрослым усваивает определенные знания, приобретает новые формы отношений к внешнему миру. Их структурной основой выступают лобные и нижнетеменные области коры, которые в онтогенезе увеличиваются по площади в 9 раз и у взрослого человека занимают 2/3 всей коры. Установлено, что в течение первого года жизни ребенка количество условных рефлексов на непосредственные раздражители постепенно увеличивается. Вначале формируются только вегетативные условные рефлексы, затем двигательные и, наконец, появляются речедвигательные. Наличие последних не свидетельствует еще о появлении словесного мышления, так как нет еще отвлечения и обобщения при помощи слов. У детей 2-х летнего возраста при опознании знакомого слова усиливается и в 5-6 лет еще в большой степени закрепляется связь двух ассоциативных — нижнетеменных и лобных областей, преимущественно левого полушария. Начиная с 6 летнего возраста, ребенок в состоянии управлять своим поведением на основе предварительно-словесно-обоженной инструкции. К 10-11 летнему возрасту развитие коры головного мозга приближается к уровню взрослого человека, что является важнейшим фактором формирования высших нервных и психических функций ребенка.

Мышление и речь. Мышление — сложный вид мозго-

вой деятельности человека в процессе приспособления к новым условиям и решения новых жизненных задач. Процессы мышления сводятся к образованию общих представлений и понятий, а также умозаключений. Среди теорий, пытающихся объяснить природу мышления, наиболее распространены две: одна — рассматривает мышление как беззвучную речь, как выражение работы речевого механизма (и механизма письма), а у глухонемого — механизма жестикуляции; вторая — считает мышление своеобразным, чисто психическим процессом, лишенным образности и не совпадающим с внутренней речью. Полного подтверждения не получила ни одна из этих теорий. Л.С. Выготский считает, что на ранних этапах развития ребенка формируется шепотная речь. И именно эта внутренняя речь становится основой глубинного процесса, который на конечных стадиях превращается в мысль. Восприятие речи является важнейшей стороной функционирования мозга человека. Обработка речевого сигнала проходит по законам сенсорных систем, хотя и обладает специфическими особенностями, определяемыми сложной иерархической структурой речи. Речь, как сигнал, имеет два класса признаков: собственно физические признаки (фонемы, слоги) и их формационные (просодические) признаки, состоящие в интегрировании отдельных сегментов в более крупные единицы — слова, фразы. В физиологии речевой эти функции обнаруживают основные признаки отражения внутреннего (субъективного) и внешнего (объективного) мира, и, прежде всего, включают в себя механизм выделения существенных признаков внешних стимулов и соотношения этих признаков, которые формируют основу для обобщения. Другой составной частью механизма речевой функции является обеспечение единства целенаправленной деятельности и сохранение задачи интеграции замысла, лежащих в основе внутренней свернутой речи, которая является базой для реализации развернутой (экспрессивной) речи. Функция речи выполняется при обязательном взаимодействии этих двух механизмов: гностического и динамического. Локальные поражения

левого полушария у правшей приводит к нарушению речевой функции в целом, а не к частичному выпадению какой либо одной ее формы. Клинические исследования механизмов речепродуцирования и речевосприятия указывают на существенную роль как кортикальных формаций, прежде всего левого полушария, так и подкорковых образований — различных структур переднего и промежуточного мозга.

Сон, сновидение

В основе сна, как указывает И.П. Павлов, лежит торможение, его иррадиация, которая обуславливает сначала сонливость, а затем глубокий сон. Особенно часто сон возникает в результате запредельного торможения, вызванного настойчивым применением слабых «индифферентных» раздражителей. Таковы условия возникновения сна у людей не занятых определенным интересующим их делом при однообразных и длительно действующих раздражениях (шум дождя, завывание ветра за окном, стук колес поезда и т.д.). Наступление сна у человека является результатом многих условий. Среди этих условий основным является работа, и как следствие этой работы — утомление, которое рассматривается в качестве автоматического возбуждения сна. Сон имеет охранительно-восстановительное значение для организма. Клетки коры во время сна восстанавливают свои энергетические ресурсы, чем и обеспечивается возврат работоспособности клеток коры. Физиологическая характеристика сна служит ключом к трактовке сновидений. Возникновение сновидений связано с начальной и конечной фазами сна, когда торможение охватывает всю кору, и когда некоторые участки коры охвачены возбуждением. В начале сна возбуждение еще не успевает распространиться на всю кору, а в конце сна отдельные участки раньше других освобождаются от торможения. В том и другом случае процессы возбуждения разрозненных участков коры переживаются как сновидения. В целом, сновидения отражают имеющиеся у личности проблемы, а материалом является конкретный опыт, накопленный в течение жизни. В сновидениях происходят явления, кото-

рые развиваются из того же источника, что и внутренние переживания в состоянии бодрствования.

Нарушение сна и бодрствования. Американские ученые исследовали людей с якобы плохим сном для выявления причин таких ложных ощущений. Оказалось, что у них или нарушается ночью начальный отсчет времени, или во сне протекает активная психическая деятельность, или, наконец, имеют место качественные, а не количественные нарушения сна. Последнее зависит от дефицита глубокого сна, медленного сна и частых ночных пробуждений. Основными причинами бессонницы считают недостаток мышечной деятельности, преклонный возраст и нарушения традиционного суточного ритма, вызванные цивилизацией. Главную роль в нарушениях сна играют неврозы.

Гипноз и внушение. Гипнотическое состояние является сноподобным состоянием с сохранением речевой связи гипнотика с гипнотизером. Различают три стадии гипноза:

1) сонливость, при которой гипнотик может противостоять словесному внушению и открыть глаза;

2) Гипнотаксия, или легкий сон, когда он не может открыть глаза и подчиняется внушению;

3) сомнамбулизм, или глубокий сон, когда гипнотик полностью подчинен гипнотизеру и характеризуется амнезией (забыванием предыдущих событий) после пробуждения.

Гипнобильность, т.е. подверженность гипнозу, степень и вид внушаемости зависят от возраста, пола, здоровья, усталости, интеллекта, т.е. от многих индивидуальных качеств личности. При внушении происходит вторжение в сознание посторонней идеи или приказа без участия воли и внимания реципиента, и иногда на подсознательном уровне его психики. Этим последним внушение отличается от убеждения, которое формируется с участием сознания. Кроме внушения извне существует еще самовнушение, при котором в сознание внедряется не только определенная мысль, но и эмоциональное ее переживание. Чистого самовнушения, без воздействия на личность извне, не бывает, поэтому источником процесса самовнушения всегда является вну-

шение, т.е. внешние факторы. Гипнотику можно внушить другой его возраст, различные эмоциональные состояния, воздействовать на интеллектуальные, моральные и этические чувства, на сферу его внимания, но нельзя изменить личность человека вопреки его социальным и индивидуальным убеждениям.

Биологическая роль эмоций. К процессам, отражающим субъективные состояния, но поддающимся объективному нейрофизиологическому состоянию следует отнести мотивации и эмоции. О мотивационно-эмоциональной сфере человека судят по его мимике и другим выразительным движениям, вегетативным реакциям, электрическим явлениям в головном мозгу, а также по словесному отчету о субъективном состоянии и собственному отношению к нему. Мотивации и эмоции тесно связаны с возникновением и удовлетворением потребностей организма — необходимым условием его жизнедеятельности. Важной особенностью эмоций является комплекс телесных реакций. У человека субъективные состояния удовольствия или неудовольствия находят внешнее выражение в изменениях позы, походки, выражения лица, жестов, голосовых реакций, частоты пульса, дыхания, потоотделения, многих гуморально-гормональных показателей. По этим изменениям можно косвенно судить о степени волнения, испытываемого человеком. При этом тренировка позволяет подавлять или активизировать некоторые вегетативные реакции, отражающие эмоциональные переживания. Наиболее полно такая способность проявляется в игре актеров. Механизм формирования эмоционального состояния изучался многими исследователями, которые пришли к заключению об ее центральном происхождении. Учеными были описаны эмоциогенные структуры мозга, связанные с положительными и отрицательными переживаниями. Вместе с тем, появились новые данные, свидетельствующие о влиянии периферических стимулов на эмоциональную сферу. Эмоциональное состояние, являясь отражением активации ряда структур ЦНС, в определенной степени зависит от висцеральных раздражителей. Большую роль в формировании вза-

взаимодействия между центрами эмоций и интро- и проприо-центивными системами играет условно-рефлекторная деятельность. Наличие в структуре условного рефлекса прямых и обратных связей позволяет понять сопряженность моторных и сенсорных функций и участие их в формировании эмоциональных реакций. Эмоциональные состояния строятся на основе определенных нейрохимических механизмов. Предполагается, что положительное эмоциональное возбуждение определяется норадреналином. Доказано участие в формировании положительного эмоционального состояния эндогенных опиатов. По мнению некоторых исследователей, сератининэргическая и холинэргическая системы обслуживают отрицательные эмоции. Таким образом, можно предполагать, что в реализации различных эмоциональных состояний участвуют все нейромедиаторные системы мозга.

Неврозы. При взаимодействии человека и животных с внешней средой возникают ситуации, характеризующиеся конфликтом между потребностями и возможностями их удовлетворения. Они ведут к формированию состояния напряжения — эмоционального стресса, приспособительное значение которого проявляется в мобилизации защитных сил, направленных на преодоление конфликта. Невозможность его разрешения приводит к формированию длительного застоя эмоционального возбуждения, проявляющегося в нарушениях мотивационно-эмоциональной сферы и различных соматических заболеваниях. Эмоциональный стресс может привести к развитию ишемической болезни сердца, гипертензии, язвообразованию, дисфункции эндокринной системы. При этом наблюдаются глубокие изменения баланса нейромедиаторов и нейропептидов в ЦНС. Некоторые из этих проявлений могут быть промоделированы на животных. Так, у вожака стада обезьян, изолированного, но имеющего возможность наблюдать последующие иерархические изменения во взаимоотношениях ранее подчинявшихся ему животных, развивается артериальная гипертензия, а в некоторых случаях и инфаркт миокарда.

Исследование различных проявлений эмоционального стресса оказалось полезным для разработки проблемы невро-

зов — группы преходящих функциональных заболеваний психогенной природы. В литературе выделяется три формы невроза: истерический, навязчивых состояний и неврастения. Возникновение невроза и его форма определяются взаимодействием психотравмирующей ситуации с исходными характеристиками личности. Эмоциональные нарушения занимают в симптомокомплексе неврозов одно из ведущих мест. Основными приемами выработки экспериментального невроза И.П. Павловым и его сотрудниками было создание конфликтной ситуации при столкновении разнонаправленных мотиваций, например пищевой и оборонительной, или же необходимости решения трудной задачи. Он установил зависимость невротизации от силы, подвижности и уравновешенности процессов возбуждения и торможения. Современные исследования показали, что при экспериментальном неврозе функциональные изменения возникают, прежде всего, в лобных отделах новой коры, лимбических структурах ретикулярной формации среднего мозга. Показано нарушение баланса нейромедиаторов в ЦНС и в крови, в частности, между катехоламинами и ацетилхолином. Хотя неврозы и рассматривают как функциональные заболевания, выяснилось, что они сопровождаются развитием реактивных и дегенеративных процессов в различных отделах мозга.

Контрольные вопросы

1. Основные функции центральной нервной системы.
2. Явление возбуждения и торможения в ЦНС.
3. Понятие о доминанте, процессах иррадиации и концентрации.
4. Строение и функции спинного мозга.
5. Функция заднего мозга, ретикулярной формации.
6. Деятельность мозжечка.
7. Функция промежуточного мозга.
8. Деятельность гипоталамуса и подкорковых ядер.
9. Кора больших полушарий.
10. Закономерности образования условных рефлексов.
11. Мышление и речь, сон, гипноз, неврозы.

ГЛАВА XII

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Живой организм постоянно получает информацию о состоянии окружающей и внутренней среды. Эту возможность обеспечивают сенсорные системы. Разнообразные раздражители подразделяются по форме энергии (модальности), которая свойственна каждому из них. Так, раздражители делятся на механические, химические, тепловые, осмотические, световые, электрические и др. Эти раздражители передаются с помощью различных форм энергии; например, свет — фотонами, химические раздражители — молекулами и ионами, тепловые с помощью температуры, механические — посредством механической формы энергии. Кроме того, все раздражители, независимо от их модальности, подразделяются на адекватные и неадекватные. Адекватность раздражителя проявляется в том, что его пороговая интенсивность значительно ниже по сравнению с неадекватными раздражителями. Для глаз человека адекватным является интенсивность светового раздражителя, но не механическое воздействие, при действии которого можно ощутить вспышку от резкого удара по глазам. Деятельность любой сенсорной системы начинается с восприятия рецепторами, физической и химической энергии, трансформации ее в нервные импульсы, и передачи их в мозг через цепь нейронов, образующих ряд уровней. Рецепторам принадлежит важнейшая роль в получении организмом информации о внешней и внутренней среде. Процесс передачи сенсорного сообщения сопровождается многократным преобразованием и перекодированием и завершается общим анализом и синтезом (опознаванием образа). После этого происходит выбор или разработка программы ответной реакции организма. Без информации, поступающей в мозг, не могут осуществляться простые и сложные рефлекторные акты, вплоть до психической деятельности человека. Всем сенсорным системам присуще рецепция различной модальности.

Сами рецепторы представляют собой конечные специализированные образования, предназначенные для трансформации энергии различных видов раздражителей в спе-

цифическую активность нервной системы. Основной структурной единицей большинства рецепторных аппаратов является клетка, снабженная подвижными волосками, или ресничками. Эти волоски представляют собой как бы периферические подвижные антенны, действующие подобно усилителям по отношению к воспринимаемым раздражителям и участвующие в трансформации раздражителя в нервную сигнализацию. Другая сторона деятельности рецепторных элементов заключается во взаимодействии энергии внешнего стимула с поверхностью антенн, которые покрыты мембраной. Пороги восприятия высокоспециализированными рецепторами адекватных стимулов чрезвычайно низки. Для возбуждения фоторецептора достаточно одного кванта света, обонятельные рецепторы информируют организм о появлении в атмосфере единичных молекул пахучих веществ, волосковые рецепторы лабиринта способны обнаружить движение примерно такое же малое, как диаметр атома водорода.

Всю совокупность рецепторов подразделяют на экстрорецепторы, воспринимающие раздражение внешних агентов, и интрорецепторы, сигнализирующие о раздражителях внутренней среды. К первым относят такие высокоспециализированные образования, как рецепторы органов слуха, зрения, обоняния, вкуса, осязания; ко вторым — рецепторы внутренних органов. Одной из разновидностей интерорецепторов следует считать проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата).

Все рецепторы живых организмов можно разбить на несколько групп:

1. Механорецепторы приспособлены к восприятию механической энергии раздражающего стимула. У позвоночных механорецепторы подразделяются на рецепторы кожи, сердечно-сосудистой системы, внутренних органов, опорно-двигательного аппарата и акустико-латеральной системы. Механорецепторы представляют периферические отделы, соматической, скелетно-мышечной, слуховой и вестибулярной сенсорных систем (рис. XII.1.).

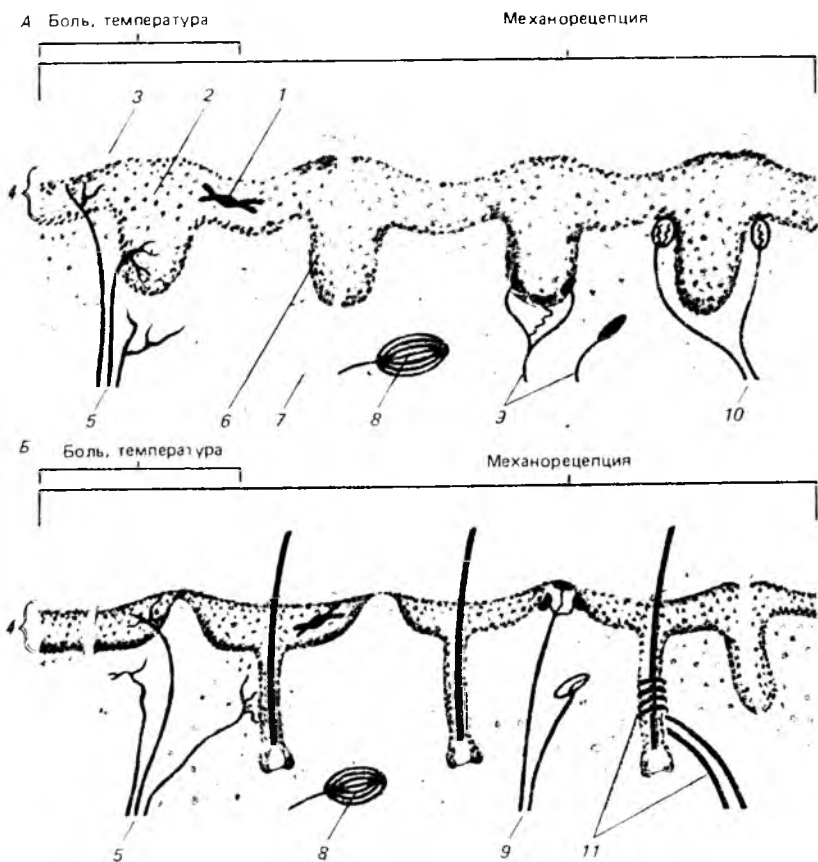


Рис. XII.1. Механорецепторы в лишенной волос (А) и волосистой (Б) коже человека:

1 — меланоцит; 2 — герминативный слой; 3 — роговой слой; 4 — эпидермис;

5 — свободные нервные окончания; 6 — сосочки дермы; 7 — потовая железа;

8 — тельце Пачини; 9 — диски Меркеля (окончания Руффини); 10 — тельце Мейенера;

11 — окончания волосяного фолликула.

2. Терморесепторы воспринимают температурные раздражения. Они объединяют рецепторы кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны. У позвоночных терморесепторы подразделяются на холодовые и тепловые; они обнаруживают тепловые излучения косвенно, по их влиянию на температуру кожи.

3. Хеморесепторы чувствительны к действию химических актов. Интероресепторы (сосудистые, тканевые) участвуют в оценке химического состава внутренней среды и связаны с работой висцерального анализатора.

4. Фоторесепторы воспринимают световую энергию. Они представлены цилиарными рецепторами, т.е. производными клетки со жгутиком, и рабдомерными, у которых жгутик отсутствует, а собственно фоторесепторная часть клетки образована совокупностью микровилл.

5. Электроресепторы чувствительны к действию электромагнитных колебаний. Они важны для рыб и некоторых хвостатых амфибий.

6. Болевые (ноцицентивные) рецепторы воспринимают болевые раздражения.

Однако наряду со специализированными нервными окончаниями болевые стимулы могут восприниматься также и другими типами сенсорных аппаратов. Как показано выше, в рецепторах происходит преобразование сигналов в нервные импульсы, которые по соответствующим сенсорным нервам направляются в ЦНС. Для нее характерна передача сенсорной информации через ряд центров, в каждом из которых существуют условия для переработки сигналов и их интеграции с другими типами информации. Центральные пути бывают нескольких видов. Одни оценивают, главным образом, физические параметры стимула и, преимущественно, передают сигналы от рецепторов одного типа. Поэтому их называют специфическими сенсорными путями. Другие, вследствие дивергенции их волокон и конвергенции с другими входами становятся все более мультимодальными, или неспецифическими. Неспецифические структуры мозга имеют особое значение для поддержания общего уровня возбудимос-

ти мозгового аппарата. Третьи — ассоциативные таламокортикальные пути с их проекцией в соответствующие области коры больших полушарий — связаны с оценкой биологической значимости стимулов. Следовательно, сенсорная функция осуществляется на основе взаимосвязанной деятельности специфических, неспецифических и ассоциативных образований мозга, которые обеспечивают формирование поведенческого статуса всего организма.

Соматическая сенсорная система. У человека в сосочковом слое кожи — дерме пальцев рук и ног, ладонях, подошвах, губах, языке половых органах и сосках груди выявлены свободные нервные окончания, а также морфологически дифференцированные образования. В коже пальцев, ладоней и подошвенной поверхности находятся тельца Мейенера. Эти тельца имеют конусовидную форму, сложное внутреннее строение и покрыты капсулой. В более глубоких слоях кожи, в дерме и подкожной клетчатке у основания сухожилий располагаются тельца Пачини, диски Меркеля, концевые колбы Краузе и др., которые представляют собой сложно организованные аппараты, предназначенные для рецепций локальных изменений давления и растяжения. Ещё одним видом окончаний являются волосяные мешочки, которые состоят из плотных, корзинчатого типа, разветвлений и тонких нервных волокон между клетками вокруг волосяного фолликула. Каждый волос иннервируется несколькими волокнами. В свою очередь, одно и тоже волокно может иннервировать большое количество волос. Таким образом, зоны иннервации отдельных волокон широко перекрывают друг друга. В толще дермы заложены органы Руффини и тельца Пачини. По современным представлениям большинству специализированных концевых образований присуще предпочтительная чувствительность к определенным видам стимуляции, тогда как свободные нервные окончания являются полимодальными рецепторами. Эти последние отвечают на ноцицентивные и температурные стимулы, а также на механическое раздражение.

Ноцицентивная чувствительность (болевая). В организме человека боль возникает при действии самых разнообразных раздражителей.

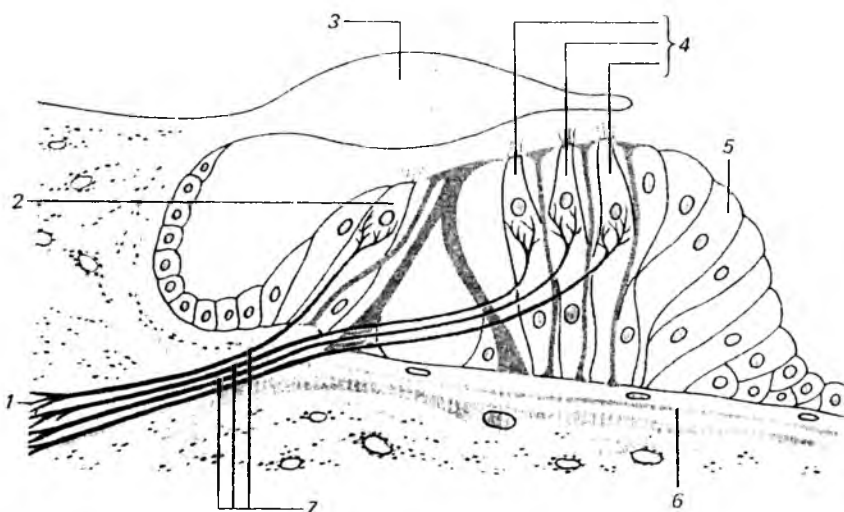


Рис. XII.3. Кортиев орган: 1 — спиральный ганглий; 2 — внутренние чувствительные клетки; 3 — текториальная мембрана; 4 — наружные чувствительные клетки; 5 — опорные клетки; 6 — базиллярная мембрана; 7 — нервные волокна.

Таким образом, энергия коротковолновых колебаний рассеивается, шунтируется, так как колебания затухают недалеко от основания, тогда как длинные волны проходят весь путь до вершины. Заключительный этап, деятельности улитки характеризуется возникновением импульсации. в волокнах слухового нерва, иннервирующих рецепторные волосковые клетки. Характер этой иннервации довольно сложен. 95% сенсорных слуховых волокон связаны только с внутренними волосковыми клетками, которые составляют у млекопитающих около 20% ее волосковых клеток (у человека их всего 3500).

Напротив, более многочисленные наружные волосковые клетки (у человека их более 200) связаны с многочисленными сенсорными волокнами. Полагают, что основной поток слуховых ответов идет через внутренние волосковые клетки, причем наружные клетки вносят определенный вклад в свойства сигналов. Схема восходящих слуховых путей у человека представ-

лена пятью основными уровнями переключения восходящих слуховых волокон: кохлеарные ядра, верхнеоливарный комплекс, задние холмы, медиальное коленчатое тело и слуховая зона коры больших полушарий. Кроме того, по ходу слухового пути расположено большое количество небольших ядер, в которых осуществляется частичное переключение восходящих слуховых волокон. Таким образом, параллельно развитию и совершенствованию периферического приемника слуха возникают специализированные центры, обеспечивающие переключение слуховых раздражителей на двигательные центры.

Хеморецепторные сенсорные системы

Химическую чувствительность можно разделить на три основные категории: общую химическую чувствительность, вкус и обоняние. Хеморецепторы, обладающие очень высокой чувствительностью и специфичностью, способные к возбуждению при контакте даже с несколькими молекулами вещества, являются дистантными, или обонятельными хеморецепторами, рецепторы средней чувствительности, возбуждаемые относительно малыми количествами растворимых веществ, называются контактными или вкусовыми хеморецепторами. Наконец, есть малочувствительные и малоспецифические рецепторные окончания, раздражение которых вызывает защитные реакции, т.е. рецепторы общего химического чувства. Важную роль хеморецепторы играют в жизни человека, представляя ему жизненно важную информацию о качестве окружающей среды, пищи и наличии питательных веществ. Обонятельные стимулы могут определенным образом влиять на эмоциональное состояние человека и модифицировать его поведение.

Вкус. Вкусовая чувствительность позвоночных животных и человека выполняет функцию контактной хеморецепции и служит для ориентации на близком расстоянии и оценки веществ, попадающих в ротовую полость. Весовые рецепторы локализованы главным образом в полости рта и в рамке ротового отверстия. Они входят в состав специализированных хеморецепторных структур — вкусовых лукович (рис. XII.4.).

тными нервами, заключается в настройке чувствительности измерительных приборов (веретен), чтобы они могли работать при самой различной длине мышцы.

Сухожильные органы Гольджи. Эти органы располагаются в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием, последовательно по отношению к мышечным волокнам. Сухожильные органы представляют собой структуру вытянутой веретенообразной или цилиндрической формы. длина которой у человека может достигать 1мм. В отличие от мышечных веретен, которые при сокращении мышц расслабляются, а частота импульсации в них снижается, сухожильные рецепторы, наоборот, слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении. Интенсивность их импульсации примерно пропорциональна силе сокращения мышцы, что позволяет рассматривать сухожильные рецепторы как источник информации о силе, развиваемой мышцей. К сухожильному органу часто примыкают другие рецепторные образования, например концевые органы Руффини, тельца Пачини, а также свободные нервные окончания тонких немиелинизированных волокон. Эта обильная информация особенно характерна для суставов, что указывает на участие мышечных рецепторов в кинестезии. Информация от мышц и суставов поступает в спинной мозг, где она частично перекладывается на мотонейроны, а частично направляется по восходящим путям в высшие отделы головного мозга. Соматосенсорная информация проецируется в основном в соматосенсорной коре и частично в двигательной (префронтальной) области коры.

Гравитационная сенсорная система. Рецепторы у всех позвоночных животных располагаются в лабиринте. Лабиринт представляет собой костное образование, внутри которого расположен перепончатый лабиринт.

Пространство между костным и перепончатым лабиринтом заполнено жидкостью — перилимфой. Изнутри перепончатый лабиринт также заполнен жидкостью — эндолимфой. Лабиринт позвоночных состоит из нескольких отделов и представлен тремя полукружными каналами, утрикулусом, сак-

кулусом и лагеной. У высших позвоночных появляется ещё один отдел — улитка, которая представляет собой вырост саккулуса, где располагается 230 кортиев орган. Экспериментальные исследования показали, что верхняя часть лабиринта — полукружные каналы и утрикулус с их сенсорными элементами — выполняет в основном гравитационные функции, а нижняя часть — саккулус, улитка и лагена — слуховые функции. Поэтому верхнюю часть лабиринта обычно выделяют и качестве преддверия, или вестибулярного аппарата, противопоставляя его органу слуха — улитке. В основе организации рецепторных структур лабиринта лежат вторично чувствующие волосковые клетки, которые являются рецептирующими элементами, связанными через синапсы с афферентными и эфферентными нервными волокнами. Из рецепторных клеток высших позвоночных выступают пучки волосков, благодаря наличию которых они и получили свое название. Волоски бывают двух видов. Одни из них, тонкие и многочисленные, заполненные цитоплазмой и заключенные в трехслойную мембрану, называются стереоцилами. Полярно по отношению к ним располагается более длинная настоящая ресничка, содержащая 9 пар микротрубочек и называемая киноцилией. Смещение волосков в сторону киноцилии вызывает возбуждающий эффект, в противоположном направлении — тормозной. В отолитовых частях лабиринта, т.е. в утрикулусе, саккулусе и лагене, клетки собраны в группы — манулы, причем нередко одно отделение лабиринта может иметь несколько манул. В функциональном отношении манула утрикулуса воспринимает положение организма по отношению к гравитационному полю, т.е. служит рецептором гравитации. Манула саккулуса является вспомогательной по отношению к утрикулусу и, кроме того, хорошо реагирует на вибрацию. Кресты ампул трех полукружных каналов, расположенных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, воспринимают угловые ускорения. В манулах отолитовых органов ориентация киноцилий такова, что при смещении отолитовой мембраны часть крест возбуждается, другие затормаживаются. В утрикулярной мануле, т.е. в основном

рецепторе гравитации позвоночных, рецепторные клетки со сходной поляризацией собираются в группы, которые в совокупности образуют четырехплановую мозаику. Каждой части этой мозаики, или квадранта, может соответствовать определенная группа мышц, принимающих участие в установке тела, регулирующих функции утрикулярной манулы.

У человека чувствительность вестибулярной системы очень высока. Отолитовый аппарат позволяет воспринимать линейные ускорения, равные всего 2 см/с^2 . Порог различия наклона головы в сторону составляет около 1° вперед и назад — $1,5-2^\circ$. Кристы полукружных каналов позволяют человеку замечать ускорения в $2-3 \text{ см/с}^2$ (рис. XII.2.).

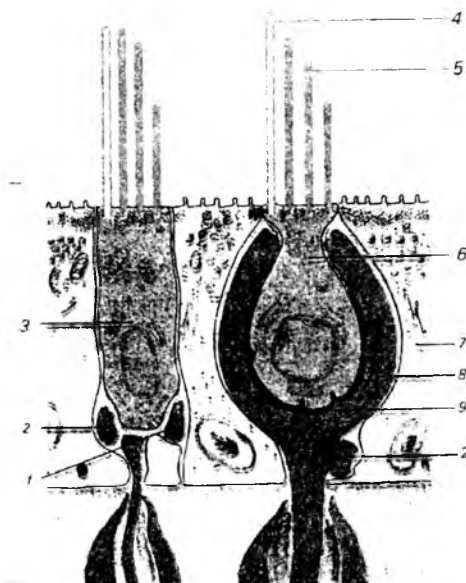


Рис. XII.2. Волосковые клетки двух типов и лабиринте млекопитающих: 1 — афферентное нервное окончание; 2 — эфферентное нервное окончание; 3 — волосковая клетка типа II; 4 — киноцилия; 5 — стереоцилия; 6 — волосковая клетка типа I; 7 — опорная клетка; 8 — чаша афферентного нервного окончания; 9 — синаптическая полоска.

Слуховая сенсорная система. Слух представляет собой функцию организма, которая неразрывно связана по своему происхождению со звуком. Как физическое явление, звук есть колебательные движения частиц упругой среды, распространяющиеся в виде волн в газах, жидкостях и твердых телах. В акустике все колебания подразделяются на три категории:

1) дозвуковые колебания, или инфразвуки, с частотами меньше 20 Гц;

2) Звуковые колебания, или собственно звуки, с частотами от 20 до 20000 Гц (20кГц);

3) сверхзвуковые колебания, или ультразвуки, с частотами выше 20 кГц.

Указанное подразделение колебательных процессов связано только с физиологическими особенностями человеческого органа слуха, воспринимающего колебания именно звуковых частей.

Скорость распространения звука зависит от упругих свойств среды, например, скорость звука в воздухе при температуре 18°C равна примерно 340 м/с., а в морской воде при 0°C – 1550 м/с. Таким образом, в воде акустическое сопротивление гораздо больше, чем в воздухе, и скорость звука также значительно выше.

Интенсивность или сила звука представляет собой энергию, переносимую звуковой волной через единицу площади в единицу времени. Минимальное давление звука, которое способно воспринимать человеческое ухо, составляет 2×10^{-5} Н/м². При разговоре уровень звука составляет 0,1 Н/м². Звук выражается в децибелах – логарифмических единицах, которые делают возможным сравнение двух уровней звукового давления без знания абсолютных значений каждого из них. Изменение интенсивности в 10, 100, 1000, 10000 раз составляет соответственно 10, 20, 30, 40 дБ.

У человека и позвоночных животных рецепция звуковых колебаний осуществляется специальными структурами, расположенными во внутреннем ухе, или лабиринте. Однако восприятие слуха у человека происходит при помощи ушной раковины и наружного слухового прохода. По своей форме наруж-

ное ухо несколько напоминает воронку с усложненной внутренней поверхностью ушной раковины за счет развития системы дополнительных клапанов и увеличения ее размеров. Воронкообразная форма наружного уха обеспечивает свойства направленности — улучшенное восприятие звуков, идущих с определенного направления, по сравнению со звуками, идущими от других направлений. Среднее ухо впервые представляет звукопередающую систему, включая молоточек, наковальню и стремечко, связанные, с одной стороны, с барабанной перепонкой, а с другой — с овальным окном внутреннего уха. Полость среднего уха, заполнена воздухом. Слуховые косточки выполняют двойную роль. Их первая функция состоит в том, что они образуют систему рычагов, с помощью которых улучшается передача энергии колебаний из воздушной среды слухового прохода к перелимфе внутреннего уха. Благодаря тому, что площадь основания стремечка, укрепленного в овальном окне улитки, значительно меньше площади барабанной перепонки, а также благодаря специальному способу сочленения косточек, действующих наподобие рычагов, давление на мембране овального окна оказывается примерно в 20 раз больше, чем на барабанной перепонке. Этот механизм увеличения давления является чрезвычайно целесообразным приспособлением, направленным на обеспечение эффективной передачи акустической энергии из воздушной среды в жидкую. Вторая функция заключается в способности системы косточек изменять характер движения давления, приближающегося к величинам порядка 120 дБ (над порогом слышимости), поэтому человек начинает ощущать покалывание в ушах. При таких интенсивностях стимула существенно меняется характер движения косточек, что резко снижает коэффициент среднего уха. В среднем ухе есть также специальный механизм, предохраняющий слуховой рецепторный аппарат от длительных звуковых перегрузок. В этом случае рефлекторные сокращения тимпанальной мышцы и мышцы стремечка приводят к уменьшению амплитуды колебания барабанной перепонки, косточек среднего уха и, соответственно, к уменьшению звукового давления, передаваемого улитке.

Внутреннее ухо (улитка) представляет собой спирально закрученный костный канал, приподнятый в области вершины. У человека улитка имеет 2,5 витка. Внутри костной капсулы две мембраны (базилярная и рейснерова) разделяют улитку на три лестницы: тимпанальную, среднюю (улиточный канал) и вестибулярную. Тимпанальная и вестибулярная лестницы заполнены перелимфой, средняя - эндолимфой. На базилярной мембране располагается кортиев орган, который включает два типа рецепторных клеток: один ряд внутренних и три-четыре ряда наружных волосковых клеток (рис. XII.3.). Такое подразделение основано на их отношении к кортиеву туннелю. Каждая рецепторная клетка увенчана пучком стереоцилий. Стереоцилии прикрепляются к нижней поверхности тинкториальной мембраны. Волосные клетки подразделяются на клетки столбы, клетки Хензена, Клаудиса и Дейтерса. Базилярная мембрана не одинакова по ширине: у человека вблизи овального окна её ширина составляет 0,04 мм, а затем, по направлению к вершине улитки, постепенно расширяется и достигает в конце 0,5 мм. Следовательно, базилярная мембрана расширяется там, где улитка суживается. В базилярной части кортиева органа располагаются рецепторные клетки, воспринимающие более высокие частоты, а в апикальной части (на вершине улитки) — клетки, воспринимающие только низкие частоты.

Такой пространственный способ анализа частоты получил название принципа места. Однако представления о механизме, на котором основан такой способ кодирования за последние сто лет претерпел существенные изменения. Согласно теории бегущей волны, предложенной Бекеши, было установлено, что базилярная мембрана жестче всего у основания улитки, т.е. где она уже. По направлению к вершине ее жесткость постепенно уменьшается. При колебаниях мембраны волны «бегут» от ее основания к вершине. Градиент жесткости мембраны заставляет волны двигаться от овального окна, но иногда и в обратном направлении. Высокочастотные колебания продвигаются по биполярной мембране лишь на короткое расстояние, а длинные низкочастотные волны распространяются довольно далеко. Первая, самая жесткая часть базилярной мембраны служит высокочастотным фильтром.

Причиной возникновения боли считают нарушение метаболизма клетки и изменение pH среды. Эти процессы могут возникать либо при токсическом влиянии на дыхательные ферменты, либо при прямых механических и термических воздействиях либо при повреждении клеточных мембран в подходящих к клеткам капиллярах.

Температурная чувствительность. Температурные рецепторы объединяют рецепторы кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны, находящиеся во всем теле организма. Тепло и холод воспринимаются в коже разными терморецепторами, которые называют соответственно тепловыми и холодовыми. В экспериментах на млекопитающих было показано, что тепловые рецепторы «молчат» примерно при $+37^{\circ}\text{C}$. Выше этой точки их активность быстро растет, в области $+43^{\circ}\text{C}$ наблюдается максимум активности, после чего она снова резко падает. Ниже 37°C , примерно пропорционально падению температуры, начинают усиливаться ответы холодовых рецепторов. Ниже определенного уровня их активность уменьшается и при $+12^{\circ}\text{C}$ падает до нуля.

Механорецепторная чувствительность. Типичные механорецепторы, как правило, инкапсулированные. Большая часть из них расположена в коже поверхностно, близ соединения дермы с эпидермисом, поэтому их называют поверхностными концевыми органами. Эти рецепторы специализированы на чувствительности к разным свойствам тактильных стимулов. Механический стимул, действующий на тельце Пачини, трансформируется элементами капсулы, после чего эта модифицированная механическая сила деформирует мембрану нервного окончания. Мембрана или пальцевидные отростки нервного окончания являются местом преобразования механической деформации в электрическую энергию рецепторного потенциала. Тельце Пачини — фазный, быстро адаптирующийся рецептор. Его рецепторный потенциал падает до нуля примерно через 6 м/с после стимуляции. Таким образом, тельце Пачини специализировано для сигнализации о быстрых изменениях прикосновения — давления. Максимальная чувствительность этого органа на вибрационный стимул лежит в пределах

200-300 Гц. Информация от рецепторов кожи передается в головной мозг двумя путями: спиноталамическим и лемнисковым. Лемнисковая система обладает определенной избирательностью и модальной специфичностью по отношению к различным сенсорным потокам. У человека и приматов кожная сенсорная система занимает в коре постцентральную извилину (поля 3, 2, 1). Аксоны нейронов задней группы таламуса проецируются главным образом во вторую соматосенсорную зону коры, которая близко примыкает к слуховой зоне, и здесь нередко наблюдается перекрытие соматических полей слуховыми проекциями. Эта область содержит точное и детальное представление поверхности тела, как и первая соматическая зона, с тем различием, что проекции обеих половин тела во второй соматической зоне полностью перекрываются.

Скелетно- мышечная сенсорная система

Скелетно-мышечный аппарат является исполнительной системой, а его рецепторы — проприоцепторы — играют особую важную роль среди других чувствительных образований. Проприоцепторами называют механорецепторы, посылающие в ЦНС информацию о положении деформации и смещениях различных частей тела. Их функционирование обеспечивает координацию всех подвижных органов и тканей животного в состоянии покоя и во время любых двигательных актов. У позвоночных животных и человека существуют только внутренние проприоцепторы, локализованные в мышцах, сухожилиях, сухожильных влагалищах, межкостных мембранах, фасциях, тканях суставов и т.д. Здесь можно обнаружить рецепторные образования, встречающиеся и в других частях тела (свободные нервные окончания, инкапсулированные рецепторы, такие как тельца Руффини, тельца Пачини), а также и специализированные сенсорные приборы, несущие информацию только к данным тканевым образованиям. Такими являются мышечные веретена и сухожильные образования Гольджи. Мышечные веретена обеспечивают ЦНС сведениями о состоянии мышц, их фактической длине и скорости её изменения. Следовательно, одна из основных задач, выполняемых эфферен-

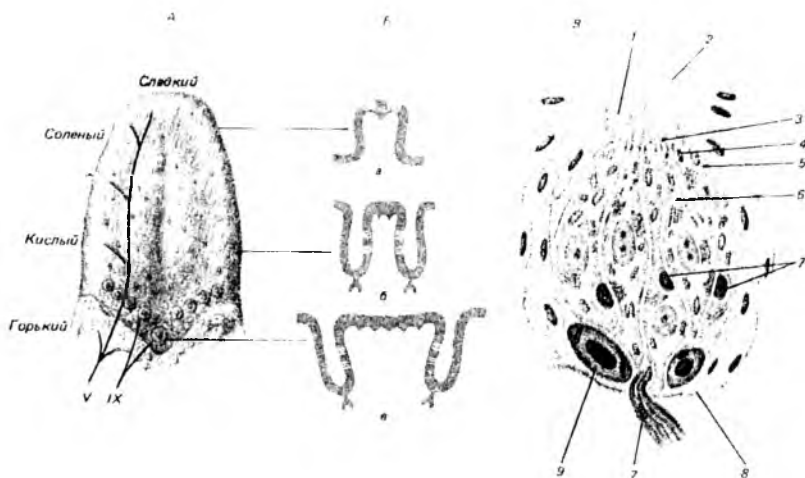


Рис. XII.4. Расположение вкусовых рецепторов на языке (А), строение вкусовых сосочков (Б) и ультраструктура вкусовой почки (В); а — грибовидный сосочек, б — листовидный, в — желобовидный, V, IX — черепно-мозговые нервы, соответственно: 1 — вкусовая ямка; 2 — микровилярный аппарат; 3 — пигментная гранула; 4 — митохондрия; 5 — опорная клетка; 6 — рецепторная клетка; 7 — нервные окончания; 8 — базальная мембрана; 9 — базальная клетка.

Вкусовые луковицы ориентированы перпендикулярно слоям эпителия так, что апикальный отдел каждой луковицы открывается наружу; т.е. сообщается с окружающей средой. Базальная часть луковицы граничит с соединительной тканью, отделенной базальной мембраной. В состав вкусовой луковицы входит несколько типов клеток: рецепторные, вторично чувствующие клетки, опорные, базальные и перигинальные. Каждая луковица включает несколько десятков клеток. Рецепторные клетки имеют многочисленные синаптические контакты с окончаниями афферентных и эфферентных нервных волокон. Вкусовые луковицы, расположенные в ротовой полости, в глотке и нёбном органе, иннервируются IX и X парой черепно-мозговых нервов. У млекопитающих вкусовые луковицы, за редким

исключением, расположены на вкусовых сосочках. Различают три вида вкусовых сосочков: грибовидные, желобовидные и листовидные. При изучении восприятия различных химических веществ и пищи у человека с помощью психофизических методов было выявлено четыре основных ощущения: сладкое, кислое, соленое, горькое. В естественных условиях при приеме пищи слизистая оболочка ротовой полости подвергается действию сложных стимулов, включающих несколько модальностей, так как в эпителии кроме хеморецепторов существует большое число механо- и терморецепторов. Поэтому вкусовое ощущение является мультимодальным. Фактором, во многом определяющим кислый вкус, служат ионы H^+ , остальные вкусовые ощущения обычно невозможно предсказать исходя из химической структуры веществ. Очевидно, что стимулы, действующие в обычных условиях, включают несколько качеств, поэтому большинство ощущений смешанные. Для разных вкусовых качеств пороги ощущений могут различаться.

Вещества с горьким вкусом обнаруживаются при очень низких концентрациях. Пороги обнаружения сладкого и кислого примерно одинакового порядка. Интенсивность вкусового ощущения зависит от концентрации вещества. Определенное значение для интенсивности ощущения имеют также продолжительность действия и температура стимулирующего раствора. При продолжительном действии вкусового раздражителя наступает адаптация, т.е. снижение интенсивности ощущения. Разные области языка человека варьируют по чувствительности к четырем основным качествам. Кончик языка особенно чувствителен к сладким веществам, средние части краев — к кислым. Горькие вещества сильнее всего действуют на рецепторы близ корня языка. Поэтому повреждение языкоглоточного нерва понижает способность к обнаружению горечи, а блокада проведения в лицевом нерве подавляет остальные типы ощущений.

Обоняние. Дистантная хеморецепция у позвоночных и человека представлена обонятельной чувствительностью, служащей для ориентации и межвидовой коммуникации, а также сигнализирующей о наличии биологически значимых химических сигналов в окружающей среде (рис. XII.5.).

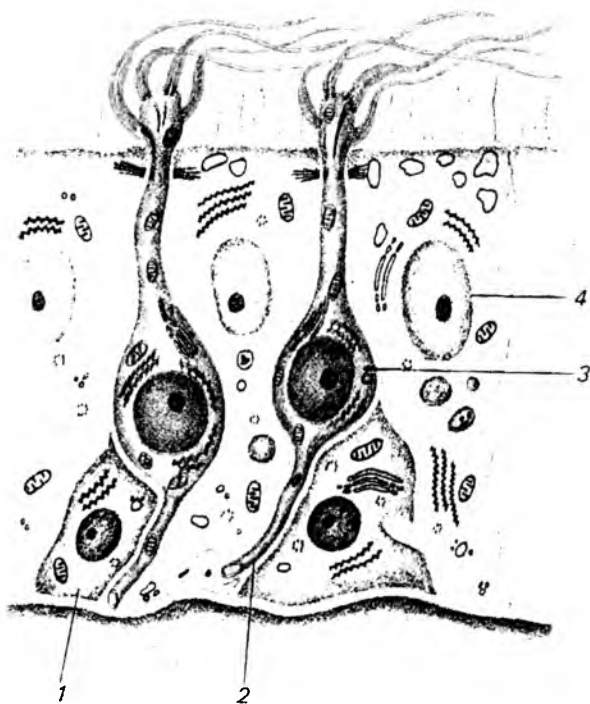


Рис. XII.5. Ультраструктурная организация обонятельного эпителия млекопитающих: 1 — базальная клетка; 2 — центральный отросток обонятельной клетки; 3 — рецепторная клетка; 4 — опорная клетка.

Периферический отдел обонятельной системы позвоночных представлен обонятельной выстилкой, расположенной в полости носа. Обонятельный эпителий позвоночных имеет толщину от 30 до 200 мкм. Он состоит из клеток трех типов: рецепторных, опорных и базальных, апикальные поверхности опорных клеток не имеют ресничек и снабжены только микровиллами. Обонятельные рецепторы у большинства позвоночных являются первично-чувствующими, имеющими рецепторные клетки жгутикового типа.

Первичные процессы хеморецепции, по-видимому, осуществляются на мембране жгутиков, т.к. разрушение последних исключает хеморецепторную функцию, которая восстанавливается по мере их регенерации. Для обонятельных рецепторов позвоночных характерны реакции на целый спектр раздражителей, но при этом одни вещества вызывают максимальную реакцию, другие — слабый ответ, а третьи — торможение. Обонятельные луковицы представляют собой образования округлой или овальной формы. Как правило, у позвоночных имеются две симметрично расположенные обонятельные луковицы. Внутри каждой из них располагаются полость или желудочек. Клеточное строение обонятельных луковиц всех позвоночных в общем сходно. Различают шесть слоев клеток, расположенных концентрически. У млекопитающих волокна непосредственно из обонятельной луковицы идут в несколько образований конечного мозга: обонятельный бугорок, переднее обонятельное ядро, препириформную и преамигдалярную кору, а также медиальные и кортикальные ядра миндалевидного комплекса. Название области мозга, так же, как и образования, получающие обонятельную информацию через несколько синаптических переключений (гиппокампопириформная кора и др.), осуществляют интеграцию альфакторной афферентации с афферентацией других модальностей, в результате чего формируются сложные поведенческие акты, контролируемые лимбической системой мозга. Современные представления о механизмах хеморецепции базируются на том, что в основе первичных процессов лежит абсорбция молекул адекватных раздражителей на хеморецепторной мембране клетки, которая обладает активными рецептивными центрами или участками, состоящими из специфических белков и способными вступать в связи с активными группировками молекул, атомами или ионами раздражителя. Поверхность хеморецепторов, как правило, покрыта слоем слизи, которая является структурированным матриксом, контролирующим доступность рецептивной поверхности для молекул раздражителя и способным изменять условия рецепции. Теория обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса

могут быть два вида взаимодействий: контактный перенос заряда при соударении молекул пахучего вещества с рецептивным участком и образование молекулярных комплексов и комплекса с переносом заряда. Постоянным компонентом образующихся комплексов являются белковые молекулы рецепторов, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является положение о многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков.

Зрительная сенсорная система

Зрение для животных и человека является одним из основных способов дистантной ориентировки в пространстве. С его помощью живые организмы получают информацию не только о смене дня и ночи, но и подробное изображение окружающей среды, как ближней, так и дальней. Энергия поступает в виде электромагнитного излучения и дискретных частиц — фотонов, или квантов. Скорость распространения света велика и составляет 300 000 км/с., но спектр солнечного излучения неоднороден и различается по длинам волн. Излучение с короткими волнами (короче 300 нм) обладает слишком высоким уровнем энергии (400 кДж/моль); оно способно вызывать повреждение молекулярных комплексов: сюда относят гамма-лучи, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи, которые губительны для жизненно важных молекул.

Излучения с длинными волнами (выше 900 нм) имеют низкую энергию, и за редким исключением, не способны воздействовать на живые организмы. К ним относятся инфракрасные лучи, микроволны и радиоволны, которые поглощаются парами воды в атмосфере. Однако существует узкая полоса длин волн от 300 до 800 нм, называемая видимым светом, которая обеспечивает все физиологические реакции живых организмов, включая и информационные, где свет используется для получения сведений об окружающей среде. У человека имеются рабочие спектральные диапазоны в пределах от 400 до 750 нм.

Строение глаза. У всех позвоночных глаз построен по камерному типу: светопреломляющий аппарат образован роговицей

и линзой — хрусталиком. Дно глазного белка выстилает сетчатка, пространство между ней и хрусталиком заполнено стекловидным телом — прозрачным оптически однородным гелем. Снаружи глаз обтянут непрозрачной волокнистой тканью — склерой, которая на передней полосе глаза переходит в прозрачную роговицу. Хрусталик делит глазное яблоко на переднюю камеру, заполненную жидкостью, и камеру большего размера, расположенную сзади и заполненную стекловидным телом. Изнутри к склере прилегает сосудистая оболочка, богатая кровеносными сосудами, служащими для питания глаза. Продолжением сосудистой оболочки спереди является ресничное тело и радужка. Сокращение и расслабление волокон ресничного тела приводит к расслаблению или напряжению цинковых связок, ответственных за изменение кривизны хрусталика. Радужка, которая определяет цвет глаза, располагаясь непосредственно перед хрусталиком, играет роль диафрагмы. Отверстие в радужке образует зрачок. Зрачок способствует четкости изображения предметов на сетчатке, пропуская только центральные лучи, устраняет так называемую сферическую аберрацию. Суть ее заключается в том, что лучи, попадающие на периферические части хрусталика, преломляются сильнее центральных лучей, и если их не устранить, на сетчатке могут получиться круги светорассеивания. Роговица, хрусталик и зрачок являются основными элементами оптической системы глаза, обеспечивающими его светопреломляющую функцию. Оптика глаза создает изображение объектов внешнего мира в виде распределения освещения на самой внутренней оболочке глаза — сетчатке. Сетчатка представляет собой светочувствительный слой и состоит из рецепторов (палочек и колбочек) и нескольких типов нейронов. Наружные сегменты рецепторов обращены к пигментному эпителию, так что свет первоначально проходит через два слоя нервных клеток и внутренние сегменты рецепторов, прежде чем достигнет зрительного пигмента. Нервные клетки, граничащие со стекловидным телом, называются ганглиозными клетками, их аксоны по поверхности сетчатки направляются к оптическому диску или к слепому пятну, где они собираются вместе, проходят через склеру и образуют зритель-

ный нерв. В месте пересечения сетчатки с оптической осью глаза расположена небольшая область — желтое пятно диаметром 1,5 мм. Желтая окраска обусловлена присутствием коратиноидов. В центре пятна находится углубление, называемое центральной ямкой — фовеа. Фовеа содержит только колбочки: эта область сетчатки обладает наивысшей остротой зрения. Именно на ней и проецируются объекты, на которые в данный момент направлено внимание наблюдателя (рис. XII.6.).

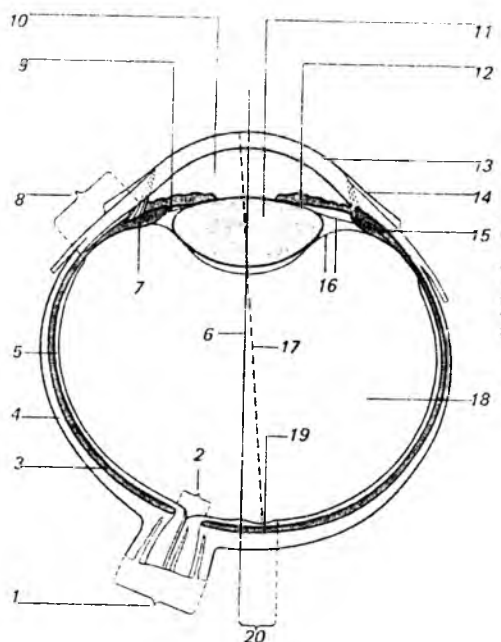


Рис. XII.6. Строение глаза человека: 1 — зрительный нерв; 2 — сосок зрительного нерва; 3 — сосудистая оболочка; 4 — склера; 5 — сетчатка; 6 — оптическая ось; 7 — ресничные отростки; 8 — ресничное тело; 9 — задняя камера; 10 — передняя камера; 11 — хрусталик; 12 — радужная оболочка; 13 — роговица; 14 — конъюнктивa; 15 — ресничная мышца; 16 — цинновы связки; 17 — зрительная ось; 18 — стекловидное тело; 19 — центральная ямка; 20 — желтое пятно.

Глаз часто сравнивают с фотокамерой, так как система линз (роговица и хрусталик) дает перевернутое и уменьшенное изображение объекта на поверхности сетчатки. Количество проходящего через хрусталик света регулируется переменной диафрагмой, а хрусталик способен фокусировать и более близкие, и более удаленные объекты. Приспособление глаза к ясному видению удаленных на разное расстояние предметов называют аккомодацией. При аккомодации происходит изменение кривизны хрусталика и, следовательно, его преломляющей способности.

Преломляющую силу любой оптической системы выражают в диоптриях (дптр). Одна диоптрия равна преломляющей силе глаза с фокусным расстоянием 100 см.

Преломляющая сила глаза человека составляет 59 дптр при рассмотрении далеких предметов и 70,5 дптр при рассмотрении близких. Если человек рассматривает близкий предмет, его хрусталик делается более выпуклым, благодаря чему лучи, расходящиеся от светящейся точки, сходятся на сетчатке. Существуют три главные аномалии преломления лучей (рефракции) в глазу: близорукость, или миопия, дальнозоркость, или гиперметропия и старческая дальнозоркость, или пресбиопия. Общий основной принцип всех дефектов глаза состоит в том, что преломляющая сила и длина глазного яблока не согласуются между собой, как в глазу с нормальным зрением. При миопии, которая проявляется в различных формах, в большинстве случаев глазное яблоко слишком длинно, а преломляющая сила имеет нормальную величину. Поэтому лучи сходятся перед сетчаткой в стекловидном теле, а на сетчатке вместо точки возникает круг света рассеяния. У близорукого дальняя точка ясного видения находится не в бесконечности, а на конечном довольно близком расстоянии. Корректирование близорукости просто: необходимо уменьшить преломляющую силу глаза путем вогнутых линз с отрицательными диоптриями, тогда дальняя и ближняя точки смещаются до нормального расстояния между ними.

При гиперметропии, т.е. дальнозоркости, глазное яблоко является слишком коротким и поэтому параллельные лучи, идущие

шие от далеких предметов, собираются сзади сетчатки, а на ней получается неясное, расплывчатое изображение предмета. Этот недостаток рефракции может быть компенсирован путем аккомодационного усилия, т.е. увеличения выпуклости хрусталика. Поэтому дальнорезкий человек напрягает ресничную мышцу, смотря не только вблизи, но и вдаль. Корректирование этого дефекта зрения возможно путем создания дополнительной преломляющей силы, после чего положение дальней и ближней точек нормализуется. Таким образом, коррегированный дальнорезкий глаз вновь имеет нормальный диапазон аккомодации.

Увеличение преломляющей силы глаза возможно с помощью положительных диоптрий, т.е. выпуклых линз.

При пресбиопии, старческой дальнорезкости, длина глазного яблока, по сравнению с нормой, остается неизменной. Возникающий в данном случае дефект зрения принципиально отличается от двух других случаев. С возрастом хрусталик становится менее эластичным и при ослаблении натяжения цинновых связок его выпуклость не меняется, или увеличивается лишь незначительно. Поэтому сближающая точка отодвигается от глаза; исправлять этот недостаток аккомодации можно с помощью двояковыпуклых линз. Изображение объектов внешнего мира изображается в виде распределения освещенности на фоторецепторах сетчатки. Свет, прежде чем достичь слоя фоторецепторов, проходит через всю сетчатку. Именно в ней происходит первичная обработка зрительной информации. Фоторецепторы позвоночных состоят из двух типов рецепторов: палочек и колбочек. В обоих типах наружные сегменты представляют собой модифицированные реснички, поэтому фоторецепторы позвоночных относят к цилиарному типу. Они содержат стопки мембранных дисков, образуемых складками плазматической мембраны и содержащих молекулы светочувствительного пигмента. Пигмент палочек называется родопсином, а в колбочках содержится родственный ему пигмент чувствительный к красному, зеленому и синему цвету. Палочки особенно многочисленны в сетчатке ночных животных, колбочки — дневных (рис. XII.7.).

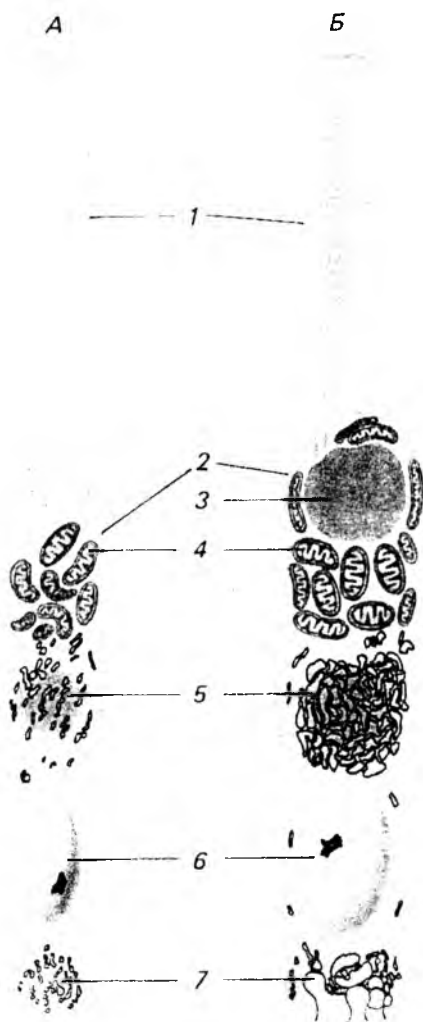


Рис. XII.7. Строение палочки (А) и колбочки (Б) сетчатки глаза: 1,2 — наружный и внутренний сегменты; 3 — масляная капля; 4 — эллипсоид (митохондрии); 5 — параболоид; 6 — ядро; 7 — синаптическая область.

Ночное зрение имеет высокую чувствительность, низкую разрешающую способность (остроту) и является черно-белым (ахроматическим). Палочки очень чувствительны и могут возбуждаться в состоянии темновой адаптации при поглощении единственного фотона. Благодаря тому, что с одним нервным волокном в конечном счете связано большое количество палочек, последние играют роль антенны и повышают чувствительность ганглионарных клеток.

Абсолютный порог зрения соответствует одновременно поглощению шести-семи фотонов сетчаткой, содержащей около 50 палочек. Палочковое зрение неотчетливое, так как содержит один зрительный пигмент — родопсин, и следовательно, различия в длине волны воспринимаются только как различия в интенсивности. Палочковое зрение неотчетливо, потому что конвергенция большого числа палочковых клеток на одно нервное волокно делает эффективную мозаику сетчатки довольно грубой.

Дневное или колбочковое зрение обладает более низкой абсолютной чувствительностью, чем палочковое, потому что колбочки по своей природе менее чувствительны и, кроме того, к одной ганглиозной клетке их сходится меньше, чем палочек. Однако уменьшение конвергенции приводит к повышению остроты зрения. Колбочковое зрение может быть цветным, при наличии нескольких типов колбочек с разными зрительными пигментами, поглощающими различные области спектра. Палочки и колбочки в сетчатке распределены следующим образом: в центральной области — колбочки, на периферии — палочки. Так, в сетчатке человека колбочки в фовеа достаточно тонкие, несколько похожие на палочки, к периферии они становятся толще.

На определенном расстоянии от центра среди крупных, колбочек начинают встречаться тонкие палочки, плотность которых к периферии быстро возрастает, а среди них, подобно башням, стоят крупные одиночные колбочки. Сетчатка позвоночных состоит из трех отчетливо разделяющихся клеточных слоев. Наружный клеточный слой, ближайший к пигментному эпителию, состоит из клеточных тел рецепторов —

палочек и колбочек, расположенных в строго определенном порядке. Внутренний ядерный слой содержит клеточные тела вставочных нейронов трех типов: биполярные клетки, оси которых вертикальны, горизонтальные и амакриновые клетки, которые расположены в сетчатке горизонтально. Третий слой — слой ганглиозных клеток, примыкающих к стекловидному телу, аксоны этих клеток сходятся в области оптического диска, образуя зрительный нерв.

Таким образом, наиболее коротким путем прохождения сигналов через сетчатку является рецептор-биполяр — ганглиозная клетка, которая образует трехнейронную рецепторно-проводящую систему. Ганглиозные клетки по своим свойствам являются нейронами обычного типа. В них возникают возбуждающие (деполяризационные) и тормозные (гиперполяризационные) постсинаптические потенциалы, которые и определяют частоту импульсов, распространяющихся по аксонам клетки в мозг.

Восприятие цвета обусловлено работой двух механизмов. Первичным является фоторецепторный механизм, позволяющий оценивать спектральные характеристики светового излучения. Ясно, что без существования цветоприемников, избирательно реагирующих на разные участки спектра, никакое различие по цвету невозможно. Вторичными являются нервные механизмы, которые используют информацию о свете, поставляемую цветоприемниками, и определенным образом ее перекодируют. На основании теории о достаточности трехцветовых компонентов можно получить многообразные цвета (теория Ломоносова, Юнга-Гельмгольца). Было показано, что при смещении в глазу трех цветов — красного, зеленого и синего — в зависимости от пропорции можно получить любой цвет, в том числе и белый. Предполагается, что в сетчатке размещены три различных типа колбочек, из которых каждая обладает совершенно определенной спектральной чувствительностью.

Первый тип колбочек обладает максимумом возбуждения в красно-оранжевом, второй — в зеленом, третий — в сине-фиолетовом свете. Наряду с этой теорией была выдвинута и

другая теория — противоположных или контрастных цветов, обоснованием которой послужил феномен нервной индукции. Оказалось, что кодирование цвета основано на противоположных по характеру реакциях нейрона при возбуждении различных спектральных приемников.

Таким образом, все полученные на сегодня данные позволяют считать, что процессы в колбочках более соответствуют трех компонентной теории цветоощущения, тогда как для нейронных сетей сетчатки и вышележащих зрительных центров больше подходит теория контрастных цветов (Геринга). Установлено, что большая часть волокон зрительных нервов, перекрещиваясь между собой, образует хиазм (перекрест), при этом видение одного глаза имеет контра- и ипсилатеральную проекцию. Волокна от зрительного нерва поступают в промежуточный мозг — наружное коленчатое тело. Аксоны его клеток идут в 17-е поле коры. Часть информации передается в область 18-го и 19-го полей коры. Каждая из многочисленных простых клеток коры выполняет свои специфические функции, получая сигналы от определенного участка сетчатки и откликаясь максимальной активностью на определенную форму и ориентацию стимула.

Возрастные особенности сенсорных систем

Ребенок в первые месяцы после рождения путает верхнюю и нижнюю стороны предмета. Контролируя в течение последующей жизни показания глаза руками и органами чувств, человек начинает видеть предметы так, как они есть, несмотря на их обратное изображение на сетчатке; чем моложе человек, чем совершеннее процесс аккомодации, так как с возрастом хрусталик постепенно теряет эластичность. По данным одних исследователей, дети 3-х месячного возраста различают желтый, зеленый и красный цвета; другие считают, что только в возрасте 8-ми месяцев дети начинают различать синий, желтый, зеленый и красный цвета. Что касается детей школьного возраста, то по имеющимся данным, различительная световая чувствительность глаза с возрастом повышается, а абсолютная чувствительность понижается.

Орган слуха функционирует со дня рождения. На второй неделе жизни можно наблюдать слуховое сосредоточение, что указывает на достаточную зрелость слухового анализатора и на возможность возникновения слуховой доминанты в центральной нервной системе. На втором месяце жизни ребенок дифференцирует качественно различные звуки. С 3 месяцев появляется пространственная слуховая ориентировка. Острота слуха школьников в возрасте от 7 до 13 лет довольно высока, но наибольшей остроты слух достигает у подростков 14-19 лет. Порог слышимости речи у детей меняется с возрастом. У детей 6,5 - 9,5 лет порог слышимости речи выше, чем у взрослых. Слух детей страдает от чрезмерных звуков.

Вестибулярный аппарат функционирует со дня рождения. Уже на 2-м месяце жизни дети способны дифференцировать качение вверх-вниз и в разные стороны. Имеются данные, показывающие, что с возрастом возбудимость вестибулярного аппарата понижается.

Обоняние четко выражено уже в первые дни после рождения, но мало дифференцировано. Новорожденные реагируют на запах изменениями мимики, ритма и глубины дыхания, частоты пульса, защитной реакцией — чиханием и движениями. У детей дошкольного возраста обонятельный анализатор полноценен и заметных отличий от взрослых не обнаруживает.

Наличие вкусовой чувствительности наблюдается уже у новорожденных. Начиная с 2-х, и до 6-ти лет происходит повышение вкусовой чувствительности. У школьников вкус мало отличается от вкуса взрослых. Имеются индивидуальные отношения к тем или иным вкусовым раздражениям, связанным с питанием ребенка. При рахите, тяжелых токсикозах наблюдается расстройство вкуса и даже его полное исчезновение.

Тактильная чувствительность наблюдается со дня рождения. Отмечается высокая чувствительность грудных детей к прикосновению в области лица, ладони и подошвы, крутой подъем тактильной чувствительности, наблюдается 8-10 лет,

затем она нарастает относительно медленнее. Осязание детей тоньше, чем взрослых, болевая чувствительность у детей мало изучена. Считается, что у новорожденных и грудных детей она понижена.

***Основные физиологические показатели сенсорных систем
организма взрослого человека***

Частота слышимых человеком звуковых колебаний	-16 - 20000 Гц.
Максимальный уровень громкости	-13 - 14 дБ.
Ближняя точка ясного зрения	-0,1 м.

Контрольные вопросы

1. Общие понятия о строении и функции сенсорных систем.
2. Рецепторы, их строение и формы передачи информации.
3. Роль соматической сенсорной системы в жизнедеятельности организма.
4. Понятие о проприорецепции.
5. Слуховая рецепция.
6. Обоняние, вкусовая рецепция.
7. Строение и функции глаза.
8. Особенности ночного зрения.

ГЛАВА XIII

ГИГИЕНА И ФИЗИЧЕСКАЯ КУЛЬТУРА

Регулярные занятия физической культурой значительно расширяют функциональные возможности всех систем организма, повышают его работоспособность. Оздоровительная и профилактическая направленность при этом связана с повышенной физической активностью, усилением обмена веществ и функций опорно-двигательного аппарата. Занятия физическими упражнениями имеют большое значение для тренировки приспособительных механизмов человека, развития его способности противостоять вредным воздействиям внешней среды — жаре и холоду, меняющейся влажности воздуха. Регуляция деятельности сердечно-сосудистой системы, а также нервно-рефлекторных связей, создание оптимальных условий существования, способных поднять работоспособность человека — все это неразрывно связано с регулярными физическими нагрузками. Для совершенствования функциональных систем организма необходимо придерживаться научно обоснованных норм физических нагрузок, закрепленных в гигиенических правилах и рекомендациях для людей, занимающихся физической культурой и спортом.

Поэтому, основными задачами гигиены физической культуры и спорта являются:

1. Изучение влияния различных факторов и условий окружающей среды на состояние здоровья и работоспособности физкультурников и спортсменов.
2. Научно обоснованные гигиенические нормы и правила по созданию оптимальных условий для осуществления процесса физического воспитания и спортивной тренировки.
3. Научно обоснованные мероприятия по использованию гигиенических факторов и естественных сил природы с целью укрепления здоровья, повышения работоспособности и роста спортивных результатов.

Гигиена включает в себя разделы личной и общественной гигиены

Личная гигиена предполагает установление гигиенического образа жизни, основами которого являются: распорядок дня с разумным чередованием труда и отдыха с использованием физических упражнений, гигиена сна, рациональное питание, гигиена тела, гигиена одежды, обуви, отказ от вредных привычек. Многие из этих правил человек усваивает с детства: правильно одеваться с учетом погоды, мыть руки, чистить зубы и т.д. Другие правила и нормы личной гигиены такие, как режим дня, питания, нормальный сон, требование к обуви, одежде и другие познаются им в процессе обучения и воспитания на протяжении всей жизни.

Распорядок дня или режим предусматривает: постоянное время подъема и УГГ (утренняя гигиеническая гимнастика), водные процедуры и завтрак, уход на учебу или работу, обеденный перерыв и возвращение домой, прием пищи, отдых и отход ко сну, спортивные занятия и домашняя работа, досуг, вечерняя прогулка и другие виды деятельности. Закрепленный многолетними повторениями он базируется на формировании биологических ритмов. Биологические ритмические процессы жизнедеятельности, свойственные всем живым организмам, протекают как на уровне клеток, так и всего организма человека в целом. Особенно точными и совершенными являются, как уже указывалось выше, ритм сокращений сердца, работа дыхательного центра и дыхательных мышц, а также некоторых других органов и систем. Фактор времени имеет большое значение для эффективности протекания биологических процессов жизнедеятельности организма.

Приступая к составлению режима дня, следует учесть все виды своей занятости — учебу спорт, досуг и др.

Сон в суточном режиме имеет особое значение. Во время сна организм отдыхает, восстанавливаются и накапливаются силы. Замедляется работа сердца, перестает реагировать на раздражители нервная система, снижается кровяное давление, становится реже частота дыхания, понижается обмен веществ,

расслабляется мускулатура. В результате расход энергии значительно уменьшается, происходит восстановление затраченной во время бодрствования энергии, прежде всего в нервной системе. В нормальных условиях сон обычно наступает через 14-16 часов непрерывного бодрствования. Взрослому человеку на сон требуется около 8 часов в сутки, подросткам рекомендуется спать больше – 9-10 часов. Лучшим для отхода ко сну является время от 22.00 до 23.00 часов. В период напряженной работы (экзамены, тренировки, соревнования), время сна должно увеличиваться. В это время из-за волнений, переживаний может нарушиться сон. Рациональный режим и соблюдение основных гигиенических правил помогает предупредить бессонницу.

Рациональное питание заключается в правильном подборе пищевых продуктов и в соблюдении гигиенических правил питания. Подбор пищевых продуктов основывается на том, что в человеческий организм с пищей должно поступать достаточное количество животных и растительных белков (животных 60% и растительных 40% от их общего количества), сложных и простых углеводов (соответственно 60-70% и 30-40%), растительной клетчатки, минеральных веществ, воды, витаминов.

Нормальным считается такое питание, когда человек получает столько калорий, сколько он их расходует. Так, например, практически здоровый молодой человек (с массой тела около 70 кг) при активном двигательном режиме и умеренном питании расходует за сутки около 3000 ккал энергии, что позволяет ему не только сохранять, но и укреплять свое здоровье, длительное время поддерживать высокий уровень работоспособности. При интенсивной физической и умственной работе рекомендуется усилить питание за счет увеличения в суточном рационе продуктов, богатых витаминами. Этот суммарный суточный расход энергии распадается на три части:

1. Основной обмен (около 1800 ккал) – расходование энергии в полном покое на поддержание жизненных процессов: деятельность внутренних органов, пищеварение, биохимические реакции в тканях, тонус мышц и др.

2. Минимум необходимых движений во время учебы, на

производстве и в быту (около 400-600 ккал): одевание, уборка, прием пищи, поездка на учебу, работу и др.

3. Тренирующие физические нагрузки (600-800 ккал): ходьба, бег, занятия физическими упражнениями.

Пища должна быть разнообразной, обладать необходимым набором вышеперечисленных компонентов (белки, жиры, углеводы, клетчатка, витамины, минеральные вещества, вода), обладать приятным вкусом (вызывать аппетит), хорошо усваиваться. Подсчитано, что людям умственного труда необходимо получать в сутки в среднем 2800 ккал, а людям, занятым физическим трудом – 3500 ккал. При активных занятиях физической культурой эта цифра возрастает до 4000 ккал.

Спортсмены, активно тренирующиеся и участвующие в соревнованиях, отличаются высоким уровнем двигательной активности, большим расходом энергии на физическую работу. Восполнение израсходованной энергии – одна из важных задач каждого человека, особенно физкультурника и спортсмена, т.е. необходимо постоянно поддерживать энергетический баланс. И дело не только в количественном составе пищи, ее калорийности, нет, мы имеем в виду ряд важных к нему требований. Во-первых, регулярность приема пищи и обоснованное распределение суточного рациона (набор продуктов питания в течение дня). Во-вторых, соответствие суммарной калорийности пищевых продуктов суточному расходу энергии человека. В-третьих, качественный состав пищи – в ней обязательно должны содержаться все вещества и микроэлементы, необходимые для построения тканей и органов, для нормального протекания физиологических процессов.

Соотношение между белками, жирами и углеводами в рационе физкультурника и спортсмена должно быть близким к 1 : 1,8 : 4,0, т.е. заметное преимущество отдается основному энергоносителю – углеводам. В то же время каждый вид спорта вносит в это соотношение свои коррективы. Организм спортсмена испытывает повышенную потребность в витаминах. Их недостаток в пище приводит к различным неблагоприятным последствиям.

Минеральные соли участвуют в регулировании обмена

веществ, роста и развития организма, одновременно являясь необходимым строительным материалом для формирования костей скелета, зубов и других тканей тела. В период интенсивных тренировок и соревнований важным является сочетание небольшого объема потребляемой пищи с ее достаточно высокой калорийностью. Нельзя наедаться перед стартом и началом соревнований, так как во время пищеварения снижается общая работоспособность организма, затрудняется работа сердца, легких. Если тренировки или соревнования проводятся в первой половине дня, на завтрак рекомендуются легкоусвояемые блюда — яйца всмятку, сыр, масло, тушеное мясо, салат, чай или кофе. Если же интенсивная тренировка предстоит во второй половине дня, то обед должен быть легким — бульон, отварное мясо, котлеты или птица, овощной гарнир, витаминизированный компот или кисель с несколько большим против обычного количеством сахара в них. Однако, каждый физкультурник и спортсмен должен знать свою индивидуальную реакцию на те или иные продукты и блюда, периоды пониженной и повышенной работоспособности, связанные с приемом пищи и процессом пищеварения. Это позволит в день соревнований перестроить режим питания так, что момент наивысшей работоспособности совпадет с моментом старта.

Соревнования и сборы, связанные с разъездами, со сменой климатических зон, предъявляют к организму спортсмена повышенные требования. Например, в условиях жаркого климата возрастает потоотделение, что ведет к потере организмом больших количеств воды и минеральных солей. При правильно организованном питании эти потери своевременно восстанавливаются. Вода в суточном рационе должна составлять 2,0-2,5 л. Она содержится во всех продуктах, особенно в первых блюдах, молоке, чае, кофе и в других напитках — минеральной воде, соках, отваре шиповника. Много жидкости пить не рекомендуется перед тренировкой или соревнованием, а после их окончания жажду надо утолять постепенно, примерно по половине стакана каждые 5-10 минут, и пить надо небольшими глотками. Температура жидкости должна быть умеренной, не прохладной.

Гигиенические требования к местам занятий

Гигиеническая оценка мест занятий включает в себя, прежде всего характеристику воздушной среды: температура воздуха, влажность, химический состав, количество пыли. Затем характеризуются освещение мест занятий, вентиляция, отопление, а в бассейнах – качество воды.

Специальным гигиеническим требованиям должны соответствовать оборудование мест занятий, спортивный инвентарь, одежда и обувь занимающихся.

Температурные нормы в санитарных сооружениях составляют от + 14 до + 18° С, в раздевалках, душевых – от + 22 до + 25° С. Для занятий на открытом воздухе нужно поддерживать нормальную температуру тела, используя соответствующую одежду и обувь. Проблема всех закрытых спортивных сооружений – повышенная запыленность воздуха. Основными источниками пыли в спортивных залах являются маты, ковры, обувь и одежда занимающихся. Поэтому необходима регулярная влажная уборка помещений и интенсивное проветривание их. Следует помнить также, что в пыльном воздухе повышается количество микроорганизмов. Хорошо отлаженная вентиляция – обязательное условие благополучного гигиенического состояния всякого спортивного сооружения. Основные требования к вентиляции такие: в течение часа весь объем воздуха должен обмениваться 3-4 раза. Этим требованиям в наибольшей степени соответствуют установки кондиционирования воздуха, проходя через которые воздух очищается, согревается или охлаждается и увлажняется.

Также уделяется большое внимание системе освещения спортивного сооружения. Установлены следующие нормы освещенности: в спортивных залах для волейбола, баскетбола и гандбола освещенность на полу должна быть 300 люкс, а на высоте 2 м от пола 100 люкс. При проведении соревнований эти требования увеличиваются.

Очень строго должна контролироваться вода в плавательных бассейнах. К ней предъявляются такие же строгие требования, как и к питьевой воде. Учитывается запах и вкус воды, ее цвет и химический состав (жесткость). Для создания необходимых санитарных условий вода очищается разными способами:

фильтрацией, коагуляцией (осаждением осадка), хлорированием и др. Температура воды для тренировок должна быть $+ 24 + 27^{\circ}\text{C}$, а для купания и спокойного плавания $+ 28 + 30^{\circ}\text{C}$.

Ко всем лицам, посещающим плавательный бассейн, должны предъявляться определенные требования для предупреждения распространения в основном кожных заболеваний. До входа в воду бассейна необходимо принять душ с горячей водой, мылом и мочалкой. Пользоваться индивидуальными резиновыми сланцами, полотенцем, и т.д. После плавания в бассейне надо также принять душ с горячей водой.

Гигиенические требования к тренировочной одежде и обуви диктуются климатическими условиями и характерными особенностями вида спорта. Одежда и обувь должны быть легкими, не стеснять движений, защищать организм (в холодное время года) от излишней потери тепла и, в тоже время, ткань одежды должна быть теплопроводной и воздухопроницаемой, хорошо впитывать пот и способствовать его испарению. Такими свойствами в наибольшей степени обладают хлопчатобумажные и шерстяные ткани.

Спортивная обувь должна соответствовать особенностям строения стопы и не должна быть тесной.

Соблюдение вышеперечисленных правил общественной гигиены — необходимое условие при занятии физической культурой и спортом.

Как бы активно мы ни занимались физкультурой, к каким бы средствам восстановления ни прибегали, мы не сможем укрепить организм, если будем постоянно подрывать его курением или употреблением спиртных напитков.

Содержащиеся в табачном дыме никотин, окись углерода, синильная кислота и другие ядовитые вещества отравляют организм, разрушают многие его системы. Так, окись углерода, связываясь с гемоглобином крови, мешает его возможности переносить кислород и у постоянно курящих людей наблюдается состояние хронического кислородного голодания. В этих условиях особенно страдает функция мозга, сосуды которого после каждой выкуренной сигареты находятся в состоянии стойкого и длительного спазма. Снижение кровообращения угнетает

обменные процессы, вызывает головокружение, частые головные боли, быструю утомляемость, нарушение тонкой координации движений. Токсическое действие табачного дыма сказывается и на частоте сердечных сокращений. Она увеличивается на 15-18 ударов в минуту, что в сутки составляет 10-15 тысяч ударов. Одновременно же спазм сосудов уменьшает циркуляцию крови в сутки на 2-3 т. Такая непродуктивная работа сердца (главного органа человека) быстро изнашивает его и значительно укорачивает жизнь. Кроме того, курящие значительно чаще страдают от стенокардии, инфаркта миокарда, заболеваний артерий.

Статистические данные свидетельствуют о том, что рак легких у курящих бывает в 10 раз чаще, чем у некурящих. Табачный дым является причиной воспалительных заболеваний гортани, желудка, кишечника. Практически нет в организме человека органа или системы, которые в той или иной форме не страдали бы от курения.

Разрушительное действие алкоголя на организм проявляется еще сильнее. Даже однократный прием спиртного вызывает нарушение функции печени, ослабляется сократительная способность сердца, падает артериальное давление, изменяется функция дыхательного центра, затрудняется потребление кислорода и т.д. Способность организма усваивать алкоголь чрезвычайно низка. В течение часа может утилизироваться лишь 7-9 г алкоголя. Все превышающее это количество, остается в организме в виде токсических продуктов неполного окисления, превращается в холестерин и жир. Полное очищение организма происходит через определенный промежуток времени. Но и после этого следы алкоголя сохраняются еще в мозге и легких. А ведь речь идет только об однократном введении алкоголя.

Однако наибольшими разрушителями здоровья являются наркотики — группа сильнодействующих средств, парализующих деятельность центральной нервной системы. К наркотическим веществам относятся: анаша, марихуана, гашиш, кокаин, опий и его препараты и др. Даже кратковременное их потребление ведет к развитию наркомании — болезненному влечению постоянного приема возрастающих доз наркотических и одурманивающих

средств. Такое пристрастие объясняется появлением так называемого эйфорического эффекта после их приема, т.е. возникает состояние, характеризующееся повышенным настроением, кажущейся легкостью и остротой мышления, ярким мировосприятием. В этом притягательность и скрытое коварство наркотиков, способствующих развитию вначале психической, а затем и физической зависимости от них. Если такая зависимость сформировалась, то отсутствие наркотиков ведет, как говорят специалисты к абстинентному синдрому. Это едва переносимые муки, сопровождающиеся множеством расстройств, беспощадно терзающих человека, По свидетельству некоторых больных они испытывали состояние близкое к помешательству: «То что-то горит во мне и неистово разламывает, выворачивает руки и раздрает грудь и мозги, то морозит и трясет от холода, то, вдруг, наваливается черная безысходная тоска, устрашающие галлюцинации, появляется дикая озлобленность, иногда желание биться о стену или кого-то убить». В подобном тяжелейшем состоянии, когда человек теряет контроль над собой, он способен на преступление. Любым путем он стремится получить очередную дозу наркотика, которая на короткое время прерывает состояние абстиненции, вытаскивает его из этого ужаса и, в тоже время, еще более усугубляет биологическую зависимость от наркотика. Наркоман оказывается в прочном замкнутом круге, разорвать который чрезвычайно сложно. Горькие наблюдения показывают: падение в бездну может быть очень коротким, иногда в течение 4-6 месяцев. В дальнейшем же полная деградация личности, физическое разрушение органов и тканей, резкое ослабление иммунитета, нередко — преждевременная смерть. Отсюда следует вывод, что здоровье и наркотики несовместимы.

Контрольные вопросы

1. Роль физической культуры и спорта в жизнедеятельности организма.
2. Значение личной гигиены для здоровья человека.
3. Необходимые условия при проведении занятий по физической культуре.
4. Вредные привычки и влияние их на здоровье человека.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА

1. Адаптация - Приспособление к различным факторам, вызывающим напряжение организма.
2. Адреналин - Гормон симпатической нервной системы.
3. Акселерация - Ускорение (роста).
4. Анаболизм - Синтез поглощённых пищевых веществ организмом.
5. Анастомоз - Соединение сосудов.
6. АДФ - Аденозинтрифосфорная кислота.
7. Волюморегуляция - Регуляция объёма жидкости.
8. Вызванный потенциал - Регистрация электрической реакции в ответ на раздражение рецепторов.
9. Ганглий - Узел
10. Гомеостаз - Равновесие, постоянство среды.
Гемостаз - Остановка кровотечения.
11. Гиперкоагуляция - Повышенное свертывание крови.
12. Гуморальные факторы - Факторы крови.
13. Гистобласт - Зародышевый узел.
14. Гипоксия - Снижение напряжения в артериальной крови.
15. Гипер - Повышение в крови напряжения CO_2
16. Гомойтермия - Постоянство температуры тела при её колебаниях в окружающей среде.
17. Диарез - Мочеотделение.
18. Калория - Единица энергетического обмена.
19. Кардиомиоцит - Мышечная клетка сердца.
20. Катаболизм - Распад пищевых веществ, поглощенных организмом.
21. Лабильность - Способность максимально отвечать на количество раздражений мышц или нерва в единицу времени.
22. Лактация - Выделение молока.
23. Медиатор - Посредник.
24. Мышечный тонус - Мышечное напряжение.
25. Мертвое пространство - Часть дыхательного воздуха, не участвующего в газообмене.
26. Нейрофизин - Белок носитель гормона.
27. Паравертебральный узел - Узел около позвонков спинного мозга.
28. Пептиды - Вещества белковой породы.
29. Плацента - Детское место.

30. Пейсмейкер - Датчик ритма.
31. Перехват Раинвье - Участок аксона, не покрытый миелиновой оболочкой.
32. Пневмоторакс - Попадание воздуха в плевральную полость.
33. Постганглионарный - Постузловой нерв.
34. Преганглионарный - Предузловой нерв.
35. рН - Концентрация водородных ионов, водородный показатель.
36. Реабсорбация - Обратное поступление воды и некоторых веществ в почечных канальцах.
37. Релизинг гормоны - Гормоны, стимулирующие эндокринные железы.
38. Ретардания - Замедление роста.
39. Рефрактерность - Состояние возбудимости.
40. Сальтаторное проведение возбуждения - Скачкообразное проведение возбуждения по нерву, не покрытому миелиновой оболочкой.
41. Синапс - Образование, где происходит контакт между нейронами.
42. Систола - Сокращение сердца.
43. Спонтанность - Самовозбуждение.
44. Термогенез - Образование тепла в организме.
45. Тиреоидэктомия - Удаление щитовидной железы.
46. Тромбопоэтины - Факторы, стимулирующие образование тромбоцитов.
47. Тропонин - Специфический белок.
48. Ферменты - Биологически активные вещества в тканях и пищеварительной системе
49. Функциональная система - Временное объединение различных органов, направленное на достижение полезного для существования организма результата
50. ЦНС - Центральная нервная система
51. ЭЭГ - Электроэнцефалография.
52. Электроэнцефалография - Метод изучения биотоков коры головного мозга.
53. Экстирпация - Удаление.
54. Эритропоэтины - Факторы, стимулирующие образование эритроцитов.

**Э.С. Махмудов, Г.Г. Ким, М. Алламуратов,
Э. Зарипов**

ВОЗРАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И ОСНОВЫ ГИГИЕНЫ

УЧЕБНИК

Ответственный за печать генеральный директор
Литературного фонда Союза писателей Узбекистана:

К.Х.Жумаев

Редактор: **В.В.Мусаев**

Технический редактор: **Н.Ортиков**

Подписано в печать 01.09.06. Сдано в печать 20.09.06.
Формат бумаги 60x84 1/16. Печать офсетная. 15,5 п.л.
Тираж 1000. Заказ №59

Издательство Литературного фонда
Союза писателей Узбекистана. 700000.
г. Ташкент, ул. Дж. Неру - 1.

Отпечатано в типографии доч. пред.
«AVTO-NASHR» г. Ташкент,
ул. 8 - март - 57.