

ОГЛАВЛЕНИЕ

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

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

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

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

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

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

ЧАСТЬ VI. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ 407

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

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

Глава 19

КРОВООБРАЩЕНИЕ. ЦЕНТРАЛЬНАЯ ГЕМОДИНАМИКА. ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Кроме механорецепторных, были найдены и хемочувствительные рефлексогенные зоны сосудодвигательных рефлексов. За открытие хеморецепторов в каротидном и аортальном тельцах, реагирующих на изменения содержания в крови углекислого газа (CO_2) и других веществ, **К.Ф. Гейманс** стал Нобелевским лауреатом в 1938 г. Глубокий фармакологический анализ синокаротидной зоны осуществил **С.В. Аничков** (1932). В 40—70-х гг. XX в. **В.Н. Черниговский** и его многочисленные ученики доказали, что все ткани содержат хемо- и механорецепторы и образуют обширную рефлексогенную зону, служащую источником рефлексов, которые регулируют дыхание и кровообращение.

Основные функции системы кровообращения.

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

19.1. СТРОЕНИЕ СЕРДЦА

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

Основные структуры сердца представлены на рис. 19.1.

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

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

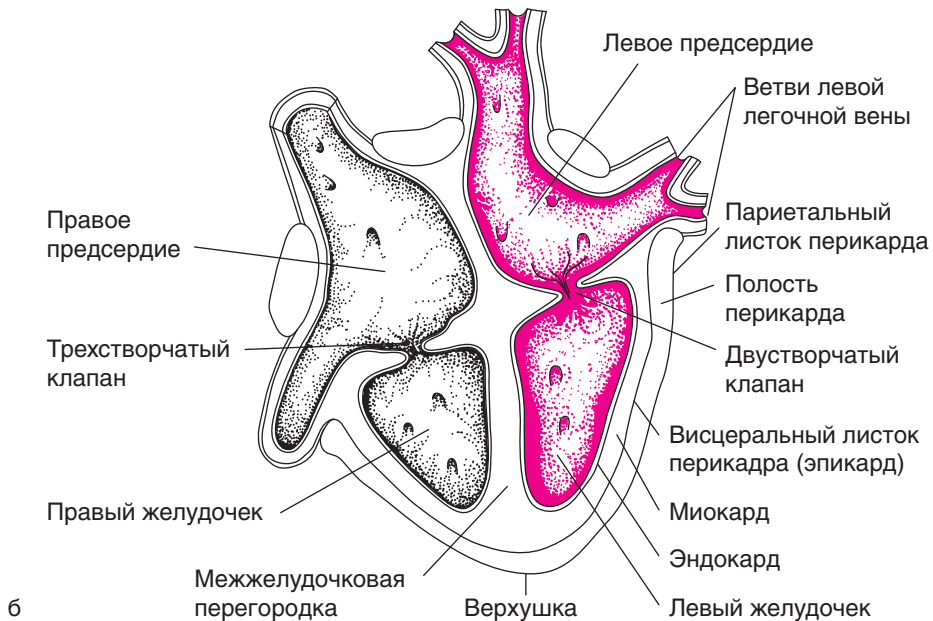
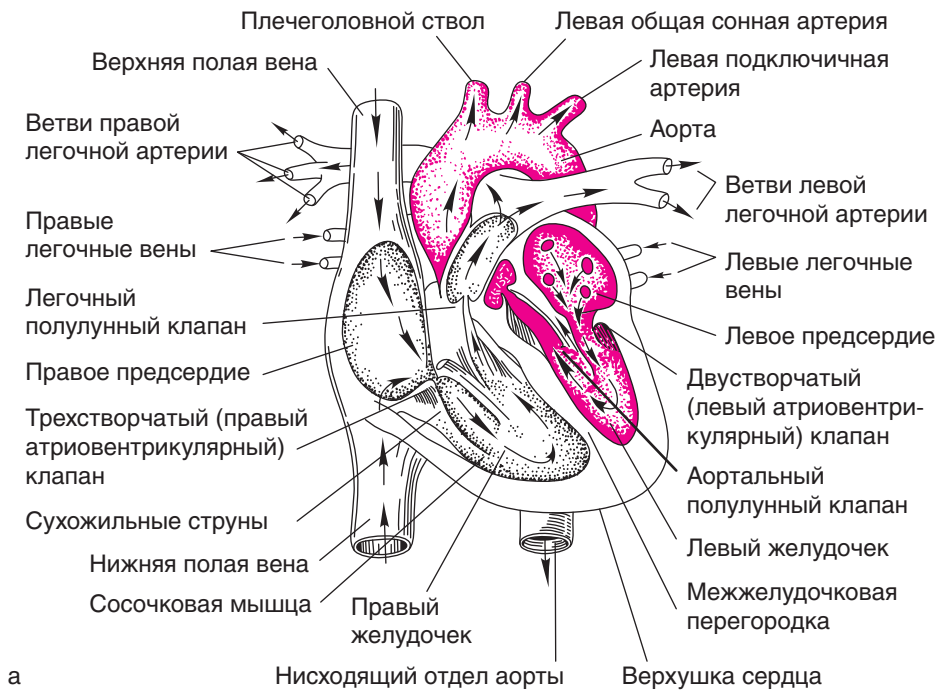


Рис. 19.1. Строение сердца: а — места впадения и выхода основных артерий и вен и направление движения крови; б — полости и клапаны сердца

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

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

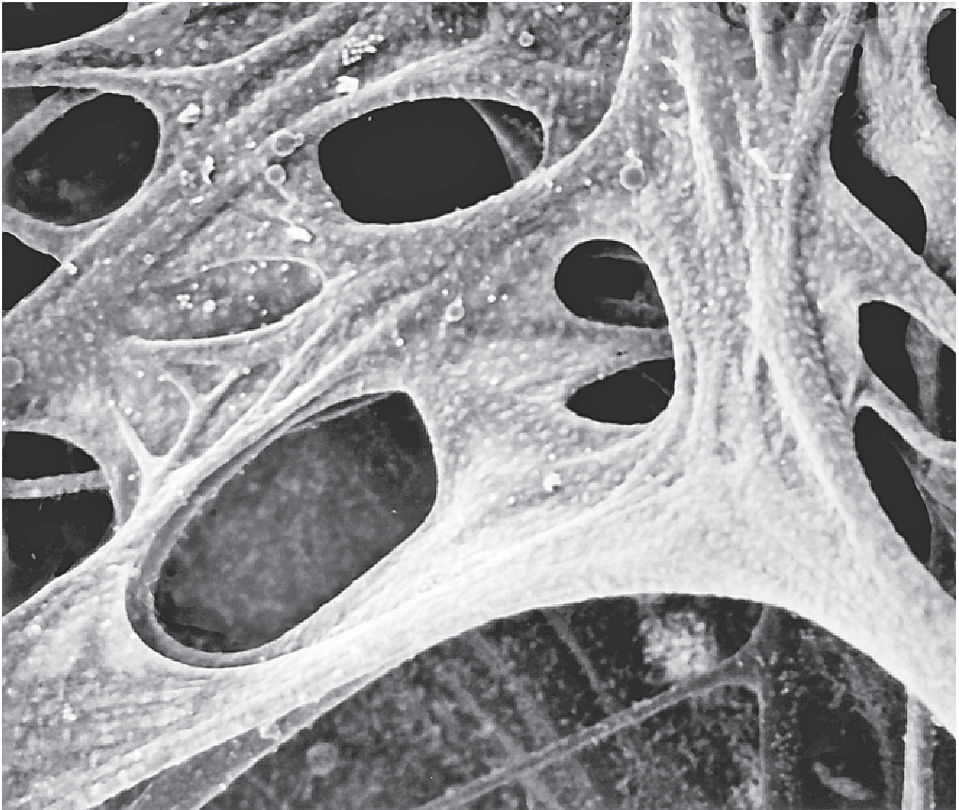


Рис. 19.2. Микрофотография папиллярных мышц левого желудочка крысы (увеличение $\times 120$). На поверхности хорошо видны мелкие эндотелиоциты

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

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

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

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

Значение каждой из венечных артерий в кровоснабжении миокарда различно. Выделяют его *левосторонний, правосторонний и равномерный тип*. Считают, что примерно у половины людей преобладает правосторонний тип кровоснабжения. Разветвляясь, артерии образуют в миокарде по ходу мышечных волокон густую сеть капилляров, которая пронизывает весь миокард. В венечные артерии поступает до 10% крови, выбрасываемой в систолу в аорту. Эта величина значительно (в 3–4 раза) возрастает при физической нагрузке. Количество капилляров в 1 мм³ мышечной ткани составляет в миокарде от 2500 до 4000, то есть на одно мышечное волокно приходится примерно один капилляр. Снабжение сердца кровью происходит преимущественно во время диастолы.

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

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

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

Ультраструктура сердца представлена на рис. 19.4.

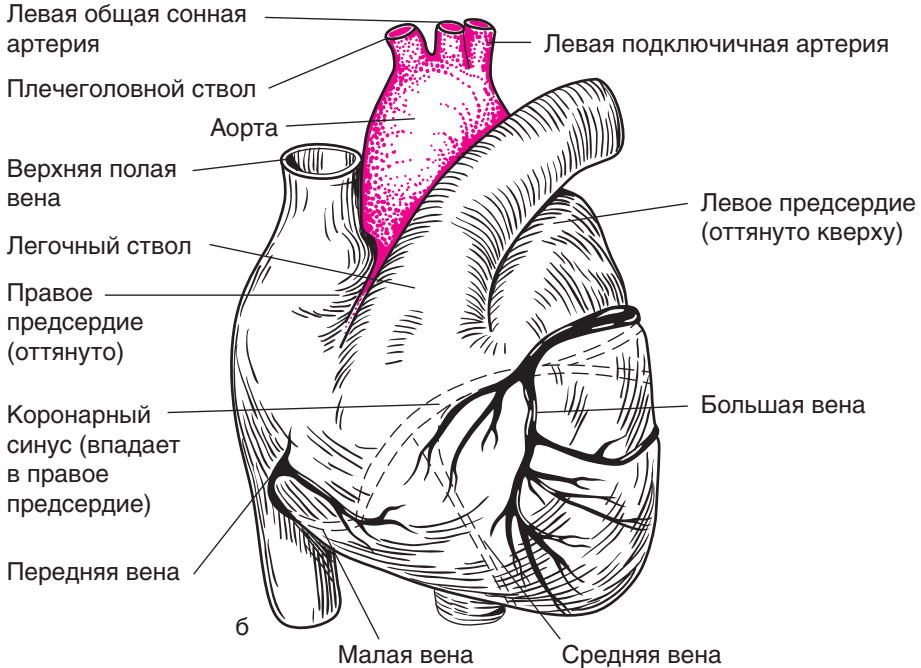
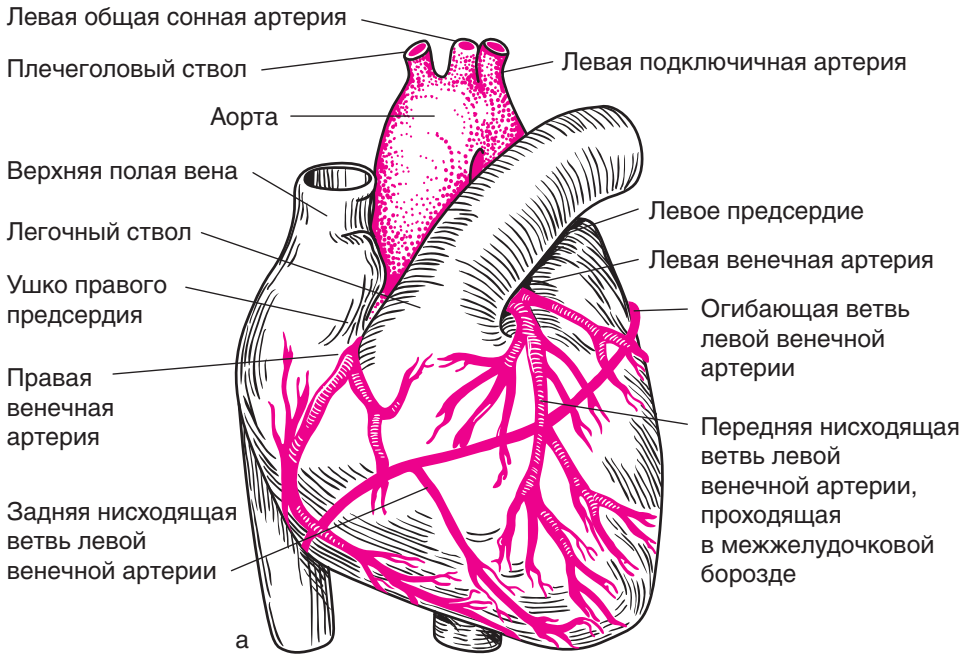


Рис. 19.3. Главные сосуды сердца: а — артерии; б — вены

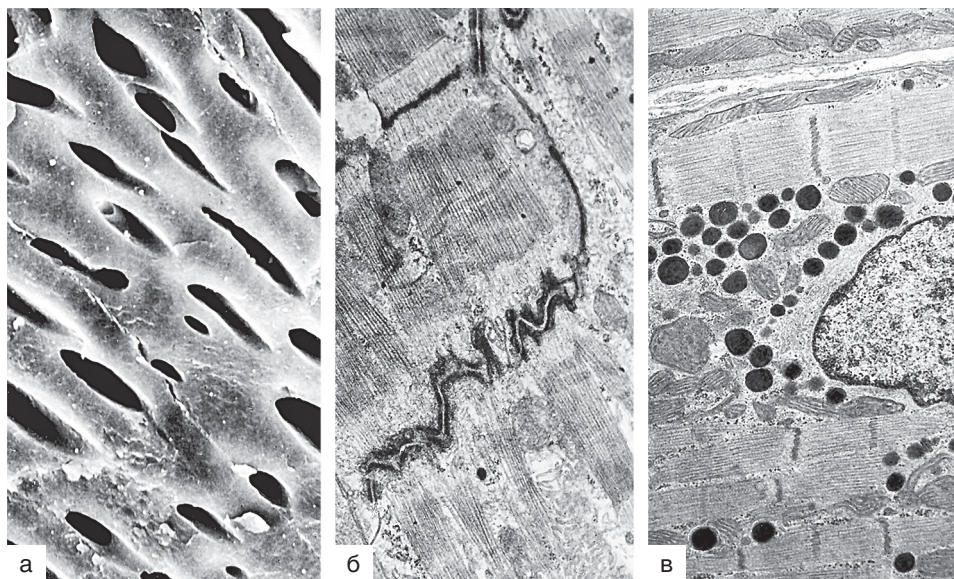


Рис. 19.4. Микрофотографии микроструктуры миокарда: а — сократительные (исчерченные) кардиомиоциты левого желудочка. Увеличение $\times 1000$. Кардиомиоциты связаны друг с другом и образуют сеть, в которой видны просветы кровеносных капилляров; б — типичный вставочный диск в миокарде; в — предсердные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

19.1.1. Сократительные кардиомиоциты

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

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

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

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