

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Саратовский государственный медицинский университет
имени В.И. Разумовского»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Под редакцией заслуженного деятеля науки Российской Федерации
профессора В.Ф. Киричука

3-е издание, исправленное и дополненное

Издательство Саратовского государственного медицинского университета
2017

УДК 612.(075.8)
ББК 28.707.3Я73
Н831

Авторы: профессор В.Ф. Киричук, профессор О.Н. Антипова, доцент Н.Е. Бабиченко, доцент В.М. Головченко, профессор Е.В. Понукалина, доцент И.В. Смышляева, профессор Л.К. Токаева

Нормальная физиология.: учеб. пособие / В.Ф.Киричук, О.Н. Антипова, Н831 Н.Е. Бабиченко [и др.]. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2017. – 651 с.

В учебном пособии в соответствии с учебной программой по нормальной физиологии изложены общие и частные разделы курса: структурно-функциональные основы базисных физиологических процессов (возбуждения, торможения, синаптической передачи), основы нейрогуморальной регуляции физиологических функций, последовательно рассмотрены процессы кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, терморегуляции, метаболических основ жизнедеятельности.

Для самостоятельной внеаудиторной работы студентов лечебного, педиатрического, стоматологического, медико-профилактического, фармацевтического факультетов, факультета высшего сестринского образования.

УДК 612.(075.8)
ББК 28.707.3Я73

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор С.В. Клаучек;
доктор медицинских наук, профессор Н.П. Чеснокова

Рекомендовано к изданию ЦКМС СГМУ

Учебное пособие награждено золотой медалью 27 Московской
Международной книжной выставки-ярмарки, 3–7 сентября 2014 года

© Авторы, 2017
© Саратовский государственный медицинский университет, 2017

СОКРАЩЕНИЯ

АДФ	–	аденозиндифосфорная кислота
АКТГ	–	адренокортикотропный гормон
АМФ	–	аденозинмонофосфат
АРД	–	акцептор результата действия
АТФ	–	аденозинтрифосфат
APUD система	–	диффузная нейроэндокринная система
БАВ	–	биологически активные вещества
БК	–	белковый коэффициент
ВИП	–	вазоактивный интестинальный пептид
ВМК	–	высокомолекулярный кининоген
ВО	–	вторичные ответы
ВПСП	–	возбуждающий постсинаптический потенциал
ГАМК	–	гамма-аминомасляная кислота
ГИП	–	гастроингибирующий полипептид
ГМФ	–	гуанозинмонофосфат
ГТГ	–	гонадотропный гормон
2, 3-ДФГ	–	2,3 – дифосфоглицерат
ДО	–	дыхательный объем
$E_{вд}$	–	общая емкость вдоха
$E_{выд}$	–	общая емкость выдоха
ЖЕЛ	–	жизненная емкость легких
sIgA	–	секреторный иммуноглобулин А
ИЛ	–	интерлейкин
КБП	–	кора больших полушарий
КОС	–	кислотно-основное состояние
КрФ	–	креатинфосфат
КСГ	–	кортикотропинстимулирующий гормон

КСФ	–	колониестимулирующий фактор
КУД	–	критический уровень деполяризации
ЛММ	–	легкий меромиозин
ЛПВП	–	липопротеиды высокой плотности
ЛПЛ	–	липопротеидная липаза
ЛПНП	–	липопротеиды низкой плотности
ЛПОНП	–	липопротеиды очень низкой плотности
МВЛ	–	максимальная вентиляция легких
МОД	–	минутный объем дыхания
МОК	–	минутный объем крови
МПКП	–	миниатюрный потенциал концевой пластинки
МПП	–	мембранный потенциал покоя
МСГ	–	меланоцитстимулирующий гормон (меланотропин)
НАД ⁺ Н	–	восстановленный никотинамидадениндинуклеотид
НАДФ ⁺ Н	–	восстановленный никотинамидадениндинуклеотидфосфат
ОЕЛ	–	общая емкость легких
ОО	–	остаточный объем
ПД	–	потенцил действия
ПДФ	–	продукты деградации фибрина и фибриногена
ПКП	–	потенциал концевой пластинки
ПО	–	первичные ответы
ПОМК-клетки	–	проопиомеланокортинстимулирующие клетки
ПП	–	потенциал покоя
ПП	–	панкреатический полипептид
РАСК	–	регуляция агрегатного состояния крови
RO _{вд}	–	вдоха
RO _{выд}	–	выдоха
РФ	–	ретикулярная формация

СБЙ	—	связанный с белком йод
СОК	—	систолический объем крови
СОЭ	—	скорость оседания эритроцитов
СПР	—	саркоплазматический ретикулум
ССГ	—	соматостатинстимулирующий гормон
СТГ	—	соматотропный гормон
ТММ	—	тяжелый меромиозин
ТПСП	—	тормозный постсинаптический потенциал
ТСГ	—	тиреотропинстимулирующий гормон
ТТГ	—	тиреотропный гормон (тиреотропин)
ФАТ	—	фактор активирующий тромбоциты
ФНО	—	фактор некроза опухоли
ФОЕ	—	функциональная остаточная емкость
ХР	—	холинорецептор
цАМФ	—	циклический аденозинмонофосфат
ЦНС	—	центральная нервная система
ЭДС	—	электродвижущая сила
ЭКоГ	—	электрокортикограмма
ЭМГ	—	электромиограмма
ЭСГ	—	эстрогенстимулирующий гормон
ЭЭГ	—	электроэнцефалограмма

ПРЕДИСЛОВИЕ

Композиция предлагаемого учебного пособия традиционная, но имеет несколько особенностей, главная из которых – его целевое назначение. Учебное пособие предназначено для студентов лечебного, педиатрического, санитарно-гигиенического и стоматологического факультетов.

Студенты-медики, будущие врачи, должны изучать теоретические дисциплины по единой программе, что обеспечит более глубокую фундаментальную подготовку на младших курсах. Такая программа обучения является более гибкой, поскольку создает условия для профилизации обучения на старших курсах. Изучение особенностей структуры и функций организма на теоретических кафедрах сформирует у будущего врача более глубокую научную базу, необходимую для его лечебной деятельности.

Учебное пособие включает материалы по всем системам организма, а также по принципам и механизмам регуляции, надежности физиологических систем, адаптации, экологии человека, воспроизведения. Меньше внимания уделено методам изучения функций отдельных органов и систем организма, так как они более подробно изучаются на практических занятиях.

Одна из важнейших особенностей учебного пособия – рассмотрение схем соответствующих физиологических и функциональных систем организма. Это обобщает изучаемый материал и развивает у студентов творческое и логическое мышление.

В учебном пособии излагаются современные представления по всем разделам физиологии, содержатся оригинальные (авторские) иллюстрации. Последовательность глав учебного пособия такова, что изучение каждого предыдущего раздела способствует лучшему пониманию и усвоению последующего материала.

Особенностью учебного пособия является также то, что в нем представлены данные по молекулярной физиологии. В частности, показано, что клетки организма взаимодействуют не только с помощью информационных молекул, но и посредством электрических сигналов (потенциал действия, рецепторные потенциалы, возбуждающий и тормозный постсинаптические потенциалы).

Главной целью авторов являлось максимально компактное изложение учеб-

ного материала, что дает студентам возможность не только глубокого изучения предмета в период обучения, но и использования учебного пособия в дальнейшем – в процессе врачебной деятельности.

Заведующий кафедрой нормальной физиологии
ФГБОУ ВО Саратовского ГМУ им. В.И. Разумовского
Минздрава России, профессор В.Ф. Киричук

ГЛАВА 11

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

11.1. СУЩНОСТЬ И ЗНАЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ

Дыхание – сложный физиологический процесс обеспечения организма кислородом и утилизации двуокиси углерода в соответствии с метаболическими потребностями существующими в определенный момент времени. Дыхание является одной из эволюционно сложившихся древнейших функций любого живого организма. *Сущность дыхания заключается в регенерации газового состава крови.* Кислород, поступивший в ткани, необходим для осуществления окислительных реакций. В результате образуется энергия, являющаяся источником обеспечения процессов роста и развития организма в целом. Энергия освобождается на этапе **тканевого дыхания** при окислении сложных органических соединений (белков, жиров, углеводов). Значение дыхательного процесса заключается в поддержании оптимального уровня окислительно-восстановительных процессов в организме.

11.2. ЗВЕНЬЯ ДЫХАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА

В настоящее время принято выделять следующие звенья дыхательного процесса:

1) *внешнее (легочное) дыхание* – газообмен кислорода и двуокиси углерода между внешней средой и кровью легочных капилляров. В этом звене можно выделить **два этапа**: а) газообмен между атмосферным и альвеолярным воздухом (так называемая «**легочная вентиляция**»), б) обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью легочных капилляров;

2) *транспорт газов кровью*;

3) *внутреннее (тканевое) дыхание*, которое можно представить в виде **двух этапов**: а) обмен газов между кровью капилляров большого круга кровообращения и тканями организма, б) тканевое дыхание – процесс биологического окисления в митохондриях клеток.

Таким образом, процесс дыхания включает в себя пять основных звеньев, из которых первые четыре изучаются в курсе физиологии, а пятый – в курсе биохимии.

Внешнее дыхание характеризует функцию газообмена организма с воздухом окружающей среды и совершается, главным образом, **легкими**. Газообмен через кожу осуществляется в результате выделения с поверхности кожи углекислого газа и потребления кожей кислорода. Через кожу потребляется 0,3–0,4% всего кислорода и выделяется 0,4–0,6% двуокиси углерода. При физической активности газообмен через кожу значительно возрастает.

В функции легочного газообмена, принимают участие, главным образом, кислород и углекислый газ. Это доказывается различным содержанием газов во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе. Вдыхаемый (атмосферный) воздух содержит 20,94% кислорода, 0,03% углекислого газа, 79,03% азота и другие газы. Выдыхаемый воздух отличается тем, что содержит 16,3% кислорода, 4% углекислого газа, 79,7% азота и другие газы. *Газообмен между атмосферным и альвеолярным воздухом осуществляется по градиенту концентрации. При прохождении через легкие кровь обогащается кислородом и отдает углекислый газ.* Доказательством этого служит различное напряжение дыхательных газов в крови, поступающей в легкие (венозной) и оттекающей от них (артериальной). Напряжение кислорода в венозной крови составляет 35–45 мм рт. ст., углекислого газа – 45–46 мм рт. ст. Напряжение кислорода в артериальной крови составляет 100 мм рт. ст., а углекислого газа – 40 мм рт. ст.

Вторым звеном дыхательного процесса является **транспорт газов кровью**. Дыхательные газы по сосудам разносятся в виде различных соединений. **Кислород транспортируется** в основном артериальной кровью **в виде оксигемоглобина**, образующегося в результате реакции оксигенации. Каждые 100 мл крови переносят около 20 мл кислорода (кислородная емкость крови). Транспорт кислорода также осуществляется **в виде физического растворения**. В данном случае каждые 100 мл крови содержат 1,2–1,4 мл кислорода. Углекислый газ транспортируется в основном венозной кровью. **Транспорт углекислого газа** осуществляется **в виде бикарбонатов калия** внутри эритроцитов и **бикарбона-**

тов натрия в плазме крови. Углекислый газ транспортируется **в виде соединений с гемоглобином (карбгемоглобин)** и **в виде физического растворения**.

Третьим звеном дыхательного процесса является **внутреннее дыхание**. Его наличие доказывается различным содержанием дыхательных газов в артериальной и венозной крови сосудов большого круга кровообращения. В 100 мл артериальной крови содержание кислорода составляет – 18–20 мл, а углекислого газа – 50–52 мл. Венозная кровь содержит около 12 мл кислорода, а углекислого газа – 55–57 мл.

В результате полноценного функционирования звеньев процесса дыхания организм получает из окружающей среды кислород, необходимый для обеспечения полноценной жизнедеятельности органов и тканей, а также происходит удаление углекислого газа, являющегося важнейшим продуктом метаболизма клеток.

11.3. АППАРАТ ВНЕШНЕГО ДЫХАНИЯ И БИОМЕХАНИКА ДЫХАТЕЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ

*Аппарат внешнего дыхания представляет собой совокупность органов, обеспечивающих первое звено процесса дыхания, заключающееся в поступлении воздуха в альвеолы и газообмене между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения. Анатомически к системе органов дыхания относят **носовую полость, гортань, трахею, бронхи и легкие**. Аппарат внешнего дыхания представлен тремя компонентами: 1) **воздухоносные пути**; 2) **легкие**; 3) **грудная клетка с дыхательными мышцами**.*

11.3.1. Воздухоносные пути

Воздухоносные пути условно разделяют на два отдела – верхние и нижние. Разделяющей их границей служит голосовая щель. Верхние дыхательные пути включают в себя носовые ходы, носоглотку, верхнюю часть гортани (до голосовой щели). Нижние дыхательные пути состоят из нижней части гортани, трахеи, бронхиального дерева. *Дыхательные пути не осуществляют газообмен, следовательно, содержат воздух анатомического мертвого пространства. Они*

имеют ряд особенностей. **Структурными особенностями** воздухоносных путей являются **наличие хрящевой ткани**, препятствующей их спадению в процессе дыхания, и **гладкие мышцы**, поддерживающие постоянный умеренный тонус дыхательных путей. Гладкие мышцы иннервируются вегетативной нервной системой. При возбуждении симпатического отдела вегетативной нервной системы просвет дыхательных путей увеличивается, при возбуждении парасимпатического отдела вегетативной нервной системы – уменьшается. Увеличение просвета дыхательных путей происходит в фазе вдоха, а уменьшение – в фазе выдоха.

Слизистая оболочка дыхательных путей имеет большое количество железистых клеток, продуцирующих свой секрет в их просвет. Это способствует увлажнению вдыхаемого воздуха и его очищению. Увлажнение вдыхаемого воздуха начинается в носовой полости за счет влаги слизистой оболочки, образующейся в результате фильтрации жидкости из кровеносных капилляров, а также выделений из желез слизистой оболочки и слезных желез. Оптимальная влажность воздуха необходима для хорошей работы мерцательного эпителия бронхов. При уменьшении влажности слизистого слоя воздухоносных путей отмечается увеличение вязкости секрета, покрывающего реснички, что ухудшает их работу. В полости носа удаляется до 80% мелких частиц размером до 4,5 мкм. Более мелкие частицы (до 1 мкм) оседают на слизистой оболочке носа. Со слизью при помощи мерцательного эпителия частицы передвигаются к глотке и выводятся из организма или попадают в пищеварительный тракт. Слизистого секрета выделяется в трахее и бронхах от 10 до 100 мл в сутки. Попавшие в легкие частицы подвергаются **транскитоу**, т.е. переносятся в интерстиций и поглощаются клетками моноцитарно-макрофагальной системы. Из интерстиция инородные частицы попадают в лимфатическую систему и разрушаются в лимфатических узлах.

Очищению воздуха от попавших частиц способствуют защитные рефлексы – кашель и чихание.

Слизистая оболочка воздухоносных путей имеет обильное кровоснабжение, что обеспечивает согревание вдыхаемого воздуха. Согревание воздуха начинается в верхних дыхательных путях, а в альвеолы воздух поступает при

температуре 37°C . Одной из функций воздухоносных путей является их участие в процессах терморегуляции за счет испарения воды, конвекции и теплопродукции. При раздражении чувствительных окончаний тройничного нерва холодным воздухом афферентные импульсы поступают к парасимпатическим центрам продолговатого мозга, что способствует расширению сосудов оболочки носа, и воздух лучше нагревается.

Следует отметить, что слизистая оболочка дыхательных путей имеет большое количество рецепторов. Раздражение механорецепторов приводит к возникновению защитных рефлексов, раздражение обонятельных – к различным обонятельным ощущениям.

Таким образом, основными функциями дыхательных путей являются:
1) проведение воздуха; 2) обеспечение увлажнения, очищения, согревания воздуха; 3) воздухоносные пути участвуют в реализации защитных рефлексов и обонятельных ощущений.

11.3.2. Легкие

Вторым компонентом аппарата внешнего дыхания являются легкие. Они образованы слепыми окончаниями мелких бронхиол – альвеолами (рис.11.1).

В альвеолах происходит газообмен между кровью легочных капилляров и воздухом, содержащимся в легких. Общее число альвеол составляет примерно 300 млн, а суммарная площадь их поверхности – 80 м^2 . Диаметр альвеолы равен 20–30 мкм. Стенка альвеолы выстлана однослойным плоским эпителием. Альвеолы оплетены многочисленными кровеносными капиллярами. *Эндотелий капилляров вместе с эпителием альвеол образует барьер между кровью и воздухом (аэрогематический барьер) толщиной 0,5 мкм, который не препятствует газообмену и выделению водных паров.* Газообмен между альвеолярным воздухом и кровью осуществляется путем диффузии. Диффузионное пространство образовано тонкой альвеолярно-капиллярной мембраной. Она отделяет кровь легочных капилляров от альвеолярного пространства. Внутренняя поверхность альвеол выстлана тонкой пленкой жидкости. В связи с этим *между стенками альвеол действуют силы поверхностного натяжения, такие же силы действу-*

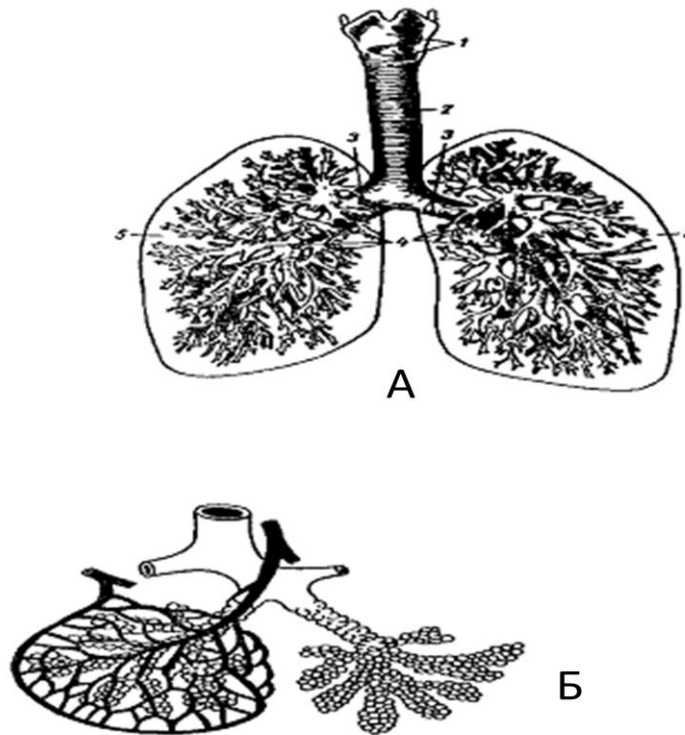


Рис. 11.1. Схема воздухоносных путей:
 А: 1 – гортань; 2 – трахея; 3 – бронхи; 4 – бронхиальное дерево; 5 – легкие;
 Б – Схема строения доли легкого, левая доля покрыта сетью капилляров

ют в каждой из множества альвеол, поэтому легкие стремятся к спадению.

Таким образом, альвеолярный воздух и кровь легочных капилляров разделяются мембранной структурой, называемой **аэрогематическим барьером**.

Аэрогематический барьер состоит из следующих компонентов: сурфактанта, альвеолярного эпителия и подлежащей базальной мембраны, тонкой прослойки соединительной ткани, базальной мембраны капилляров и их эндотелия.

Сурфактант – поверхностное активное вещество, состоящее на 30% из белка и на 70% из фосфолипидов, которое выстилает альвеолоциты изнутри. Сурфактант выполняет следующие **функции**: 1) **снижает поверхностное натяжение альвеол**, стабилизируя их и препятствуя их спадению, вследствие чего повышается эластичность легочной ткани и облегчается работа дыхательных мышц на вдохе; 2) **облегчает газообмен**; 3) обладает **водоотталкивающими свойствами** и является **пеногасителем**, препятствует заполнению альвеол жидкостью; 4) обладает **антибактериальным действием**.

Сурфактант является продуктом секреции альвеолоцитов 2-го типа. Он

взаимодействует с молекулами воды и уменьшает силу поверхностного натяжения альвеол. При вдохе молекулы сурфактанта на поверхности альвеол располагаются менее плотно, что увеличивает силу поверхностного натяжения. При этом эластическая тяга легких увеличивается, и давление в плевральной полости становится более отрицательным. При выдохе объем легких уменьшается, соответственно молекулы сурфактанта располагаются более плотно, что уменьшает силу поверхностного натяжения. Эластическая тяга легких уменьшается, и давление в плевральной полости становится менее отрицательным. Сурфактант начинает вырабатываться уже в периоде эмбрионального развития. Выработка его стимулируется блуждающим нервом. Сурфактант быстро теряет свою активность, поэтому выработка его в организме происходит постоянно.

11.3.3. Грудная клетка и дыхательные мышцы

Третьим компонентом аппарата внешнего дыхания является грудная клетка с дыхательными мышцами. За счет сокращения дыхательных мышц изменяются объемы грудной клетки. По отношению к фазам дыхания дыхательные мышцы можно разделить на **инспираторные** (участвующие в фазе вдоха) и **экспираторные** (участвующие в фазе выдоха). При сокращении инспираторных мышц увеличивается размер грудной клетки. Инспираторными мышцами являются диафрагма, наружные межреберные и межхрящевые мышцы (рис. 11.2).

При спокойном дыхании объем грудной клетки изменяется в основном за счет сокращения диафрагмы и перемещения ее купола. При форсированном дыхании участвуют дополнительные или вспомогательные инспираторные мышцы: трапециевидные, передние лестничные и грудино-ключично-сосцевидные. Они включаются в работу при легочной гипервентиляции или при дыхательной недостаточности. Экспираторными являются внутренние межреберные мышцы и мышцы живота.

Каждое ребро, входящее в состав грудной клетки, способно вращаться вокруг оси, проходящей через две точки – подвижного соединения с телом и поперечным отростком соответствующего позвонка. За счет этого во время вдоха

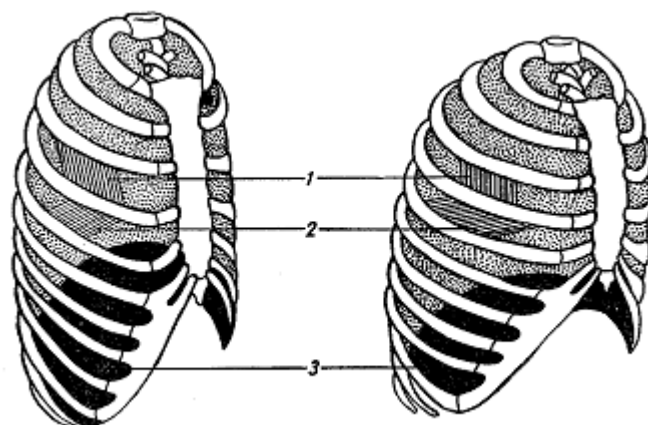


Рис. 11.2. Положение грудной клетки и диафрагмы: при вдохе (слева) и при выдохе (справа): 1 – наружные межреберные мышцы; 2 – внутренние межреберные мышцы; 3 – диафрагма

верхние отделы грудной клетки расширяются преимущественно в передне-заднем направлении. Нижние отделы грудной клетки больше расширяются преимущественно в боковых направлениях. Сокращаясь, наружные межреберные и межхрящевые мышцы в фазе вдоха поднимают ребра, а в фазе выдоха, напротив, ребра опускаются за счет активности внутренних межреберных мышц.

Важную роль в процессе дыхания играет диафрагма. Она имеет форму купола, обращенного в сторону грудной полости. Во время спокойного вдоха купол диафрагмы опускается на 1,5–2 см. Периферическая мышечная часть диафрагмы несколько отходит от внутренней поверхности грудной клетки, поднимая при этом в боковых направлениях три нижних ребра. Во время глубокого дыхания купол диафрагмы может смещаться до 10 см. В первой половине выдоха в диафрагмальной мышце постепенно уменьшается сила сокращения мышечных волокон. Купол диафрагмы плавно поднимается вверх, чему способствуют эластическая тяга легких и увеличение внутрибрюшного давления, которое в фазе выдоха создают мышцы живота. За счет движения диафрагмы во время дыхания обеспечивается до 70–80% вентиляции легких.

Таким образом, основная функция аппарата внешнего дыхания заключается в осуществлении поступления воздуха из окружающей среды в альвеолы и газообмена между альвеолярным воздухом и кровью капилляров малого круга кровообращения.

11.4. ХАРАКТЕРИСТИКА ДЫХАТЕЛЬНОГО ЦИКЛА. МЕХАНИЗМ ВДОХА И ВЫДОХА

11.4.1. Дыхательный цикл

Дыхательный цикл состоит из фазы вдоха (**инспирации**) и фазы выдоха (**экспирации**). В некоторых случаях регистрируется непостоянная дыхательная пауза. При частоте дыхательных движений 16–20 в минуту продолжительность вдоха составляет от 0,9 до 4,7 с, продолжительность выдоха – от 1,2 до 6 с, т.е. в норме продолжительность выдоха превышает продолжительность вдоха. Фазы вдоха и выдоха соотносятся соответственно как 1:1,1. *Периодичность дыхания связана с ритмическим расширением и уменьшением объема грудной клетки. От степени выраженности изменения объемов грудной клетки зависит соответственно глубина вдоха и выдоха.*

Процесс вдоха и выдоха осуществляется за счет работы различных групп мышц. *Вдох является процессом активным и начинается с сокращения инспираторных мышц под влиянием импульсов из ЦНС.* При сокращении инспираторных мышц ребра поднимаются, перемещаются вокруг оси, проходящей через сочленения в грудных позвонках. В результате объем грудной клетки увеличивается, особенно в ее нижних отделах, что способствует их лучшей вентиляции по сравнению с верхушками лёгких. Различия в окружности грудной клетки в положении вдоха и выдоха у здорового мужчины составляют 7–10 см, у женщины – 5–8 см. Сокращение мышцы диафрагмы также ведет к изменению объема грудной клетки. Во время вдоха диафрагма уплощается, а во время выдоха купол ее поднимается в грудную клетку. **Различают грудной, брюшной и смешанный типы дыхания.** При грудном типе – в акте дыхания участвуют, в основном, межрёберные мышцы, при брюшном – мышцы диафрагмы, при смешанном – задействованы и те, и другие. У мужчин преобладает брюшной тип дыхания, у женщин – грудной.

11.4.2. Механизм вдоха и выдоха

Механизм вдоха и выдоха можно проиллюстрировать моделью Дондерса

(рис. 11.3).

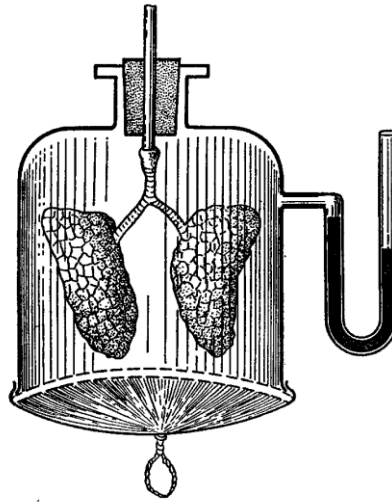


Рис. 11.3. Модель Дондерса, демонстрирующая роль внутриплеврального давления в дыхательном акте

Суть ее заключается в том, что в замкнутом объеме находятся легкие мелкого животного. Трахея через отверстие сообщается с атмосферой. При потягивании за нитку, прикрепленную к резиновому дну стеклянного сосуда, объем легкого увеличивается. Это приводит к падению давления в нем, легкие расширяются, и в них поступает воздух. При уменьшении объема процесс имеет обратное направление и воздух выходит из легких. Механизм, аналогичный этому, наблюдается в естественных природных условиях.

В полностью изолированной от атмосферного воздуха грудной клетке легкие, благодаря своим эластическим свойствам, стремятся к сжатию и возможности занять пространство вокруг корня. ***Процесс активного вдоха начинается с сокращения инспираторных мышц под влиянием импульсов, поступающих из дыхательного центра от инспираторных нейронов.*** При сокращении инспираторных мышц размер грудной клетки увеличивается, и легкие, находясь в герметически замкнутом пространстве, пассивно растягиваются и увеличивают свой размер. Голосовая щель препятствует активному поступлению воздуха в лёгкие, и давление в них уменьшается на 1,5–2 мм рт. ст. ниже атмосферного. За счёт разности давления воздух из окружающей среды поступает в лёгкие.

Выдох состоит из двух частей – активной и пассивной. *Пассивная часть*

выдоха приходит на смену активному вдоху. Поступление импульсов от инспираторных нейронов прекращается, инспираторные мышцы расслабляются и объем грудной клетки уменьшается. Активная часть выдоха характеризуется тем, что при возвращении грудной клетки в исходное положение активируются экспираторные нейроны дыхательного центра. Импульсы от экспираторных нейронов поступают к экспираторным мышцам, и объем грудной клетки еще больше уменьшается. При этом объем легких также уменьшается, давление в легких становится на 3–4 мм рт. ст. больше атмосферного, и воздух из легких поступает в окружающую среду.

11.4.3. Отрицательное внутриплевральное (внутригрудное) давление и его происхождение

Плевральная щель – это узкое пространство между висцеральным и париетальным листками плевры, заполненное небольшим количеством жидкости, обеспечивающей прилегание и скольжение двух листков плевры относительно друг друга. Отрицательным давлением в плевральной щели (полости) называется потому, что оно в норме всегда ниже атмосферного на 4–8 мм рт. ст. Давление в плевральной щели зависит от фазы дыхательного цикла. При максимальном вдохе отрицательное давление возрастает – становится ниже атмосферного на 20 мм рт. ст., а при максимальном выдохе – почти равным атмосферному (особенно в нижних отделах легких). Причинами отрицательного внутригрудного (внутриплеврального) давления являются: 1) **неравномерный рост** легких и грудной клетки и 2) **наличие эластической тяги** легких. В период внутриутробного развития легкие плода находятся в спавшемся состоянии, т.е. в состоянии ателектаза. В момент первого вдоха новорожденного легкие расправляются и занимают всю грудную клетку. Со второй недели жизни ребенка отмечается неравномерный рост легких и грудной клетки: грудная клетка опережает рост легких. Легкие в силу своей эластичности растягиваются и стремятся догнать по размерам грудную клетку. В результате этого между висцеральным и париетальным листками плевры расстояние увеличивается, давление становится отрицательным (ниже атмосферного).

У взрослого человека легкие растянуты больше своего естественного объема и соответственно стремятся к спадению. **Сила, с которой легкие стремятся к спадению, называется эластической тягой легких.** Она направлена к корню легкого. Эластичность – это сочетание растяжимости и упругости. Важным фактором в поддержании отрицательного давления в плевральной щели является фильтрующаяся в нее жидкость, которая всасывается обратно висцеральной и париетальной плеврой в лимфатическую систему. **Так как плевральная щель не сообщается с атмосферой, то давление в ней ниже атмосферного на величину эластической тяги легких: при спокойном вдохе – на 8 мм рт. ст., при спокойном выдохе – на 4 мм рт. ст.** Эластическую тягу легких формируют эластиновые и коллагеновые волокна, гладкие мышцы сосудов легких, а также поверхностное натяжение пленки жидкости, покрывающей внутреннюю поверхность альвеол. Силы поверхностного натяжения альвеол составляют $\frac{2}{3}$ величины эластической тяги легких. Величина поверхностного натяжения альвеолярной пленки существенно изменяется в присутствии сурфактанта.

11.4.4. Значение отрицательного внутриплеврального (внутригрудного) давления

Отрицательное внутригрудное давление способствует поддержанию **легких в расправленном состоянии.** В случае повреждения грудной клетки или легких в плевральную полость входит воздух. Это явление называется **пневмотораксом.** При этом легкие сжимаются под давлением вошедшего воздуха, вследствие эластичности ткани легких и поверхностного натяжения альвеол. В результате этого во время акта дыхания легкие оказываются не способными следовать за движениями грудной клетки, и газообмен в них уменьшается или полностью прекращается. При одностороннем пневмотораксе дыхание только одним легким на неповрежденной стороне может обеспечить дыхательную потребность организма. Двусторонний пневмоторакс делает невозможным естественное дыхание, и в этом случае единственным способом жизнеобеспечения является искусственное дыхание.

Отрицательное внутригрудное давление также **способствует гемодина-**

мике. Наличие отрицательного внутригрудного давления **облегчает венозный возврат крови к сердцу**, благоприятствует поддержанию сосудов малого круга кровообращения в расправленном состоянии, **облегчает поступление лимфы к сердцу**, а также **прохождению пищевого комка по пищеводу**.

11.5. ЛЕГОЧНАЯ ВЕНТИЛЯЦИЯ

Легочной вентиляцией называется непрерывное обновление газового состава альвеолярного воздуха. Величина легочной вентиляции определяется глубиной дыхания, или дыхательным объемом, и частотой дыхательных движений. Во время дыхательных движений легкие заполняются вдыхаемым воздухом, объем которого является частью общего объема легких. По совокупности временных и объемных характеристик дыхательного цикла можно судить об активности дыхательной системы.

11.5.1. Легочные объемы

Объем воздуха в легких и дыхательных путях зависит от следующих показателей: 1) **антропометрических** индивидуальных характеристик человека и дыхательной системы; 2) **свойств** легочной ткани; 3) **поверхностного натяжения** альвеол; 4) **функциональной** активности дыхательных мышц. Легочные объемы и емкости представлены на рис. 11.4.

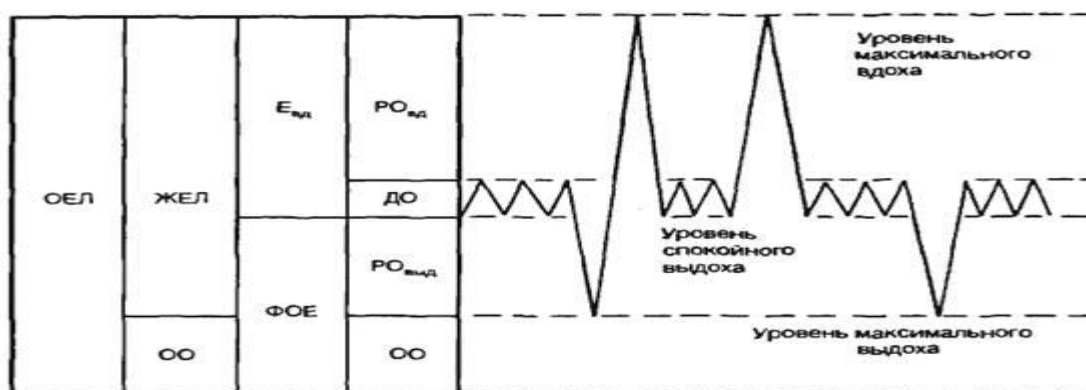


Рис. 11.4. Легочные объемы и емкости

Дыхательный объем (ДО) – объем воздуха, который вдыхает и выдыхает человек при спокойном дыхании. У взрослого здорового человека ДО составляет примерно 500 мл. Величина ДО зависит от положения тела в пространстве, ус-

ловий измерения (в состоянии покоя или при физической нагрузке). Дыхательный объем рассчитывается как средняя величина примерно после пяти – шести спокойных дыхательных движений.

Резервный объем вдоха ($PO_{вд}$) – максимальный объем воздуха, который способен вдохнуть испытуемый после спокойного вдоха. Величина $PO_{вд}$ составляет от 1,5 до 1,8 л.

Резервный объем выдоха ($PO_{выд}$) – максимальный объем воздуха, который способен выдохнуть человек после спокойного выдоха. Величина $PO_{выд}$ в среднем составляет от 1 до 1,4 л. Эта величина меньше в горизонтальном положении, чем в вертикальном, и уменьшается при ожирении.

Остаточный объем (ОО) – объем воздуха, который остается в легких после максимального выдоха. Его величина равна 1–1,5 л.

Исследование легочных объемов позволяет оценить степень физического развития человека, имеет большую диагностическую значимость в клиническом обследовании больного.

11.5.2. Легочные емкости

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) – включает в себя дыхательный объем, резервный объем вдоха, резервный объем выдоха. У мужчины среднего возраста величина ЖЕЛ составляет от 3,5 до 5 л и более. К факторам, влияющим на ЖЕЛ, относятся: 1) **степень физического развития** – чем больше рост и размеры тела человека, тем больше ЖЕЛ; 2) **возраст** – с возрастом ЖЕЛ увеличивается, достигая максимума к 30–40 годам, после чего уменьшается вследствие постепенной утраты эластичности легких и снижения силы дыхательных мышц; 3) **положение тела** – ЖЕЛ уменьшается при переходе из вертикального в горизонтальное положение; 4) **прием пищи** – после приема пищи (особенно большого количества) ЖЕЛ уменьшается; 5) к снижению ЖЕЛ ведет **беременность**; 6) постоянная **физическая активность** увеличивает ЖЕЛ.

Жизненная емкость легких является одним из показателей степени физического развития человека. При заболеваниях сердечно-сосудистой системы, туберкулезе, бронхите, плеврите, пневмонии и др. ЖЕЛ уменьшается. Величина

ЖЕЛ считается патологической, если она составляет 70–80% от должного значения.

Общая емкость вдоха ($E_{вд}$) равна сумме дыхательного объема и резервного объема вдоха. У человека $E_{вд}$ составляет в среднем 2,0–2,3 л.

Общая емкость выдоха ($E_{выд}$) равна сумме дыхательного объема и резервного объема выдоха и составляет в среднем 1,5–2,0 л.

Функциональная остаточная емкость (ФОЕ) – объем воздуха в легких после спокойного выдоха. Функциональная остаточная емкость является суммой резервного объема выдоха и остаточного объема. На величину ФОЕ существенно влияют уровень физической подготовленности человека и положение тела в пространстве (ФОЕ меньше в горизонтальном положении, чем в положении сидя и стоя). Функциональная остаточная емкость также уменьшается при ожирении вследствие снижения общей растяжимости грудной клетки.

Общая емкость легких (ОЕЛ) – объем воздуха в легких после окончания полного глубокого вдоха. Общая емкость легких рассчитывается двумя способами: $ОЕЛ = ОО + ЖЕЛ$ или $ФОЕ + E_{вд}$.

У детей легочные дыхательные объемы и емкости значительно изменены по сравнению со взрослыми. Это связано с недостаточным развитием и силой сокращения дыхательной мускулатуры, а также с повышенным сопротивлением воздухоносных путей току воздуха, обусловленным малым просветом воздухоносных путей. У детей, несмотря на поверхностный характер дыхания, величина ЖЕЛ относительно велика, что в значительной мере объясняется податливостью грудной клетки.

Практически все статические легочные объемы могут снижаться при патологических состояниях, приводящих к ограничению расправления легких. К ним относятся нейромышечные заболевания различного генеза, болезни грудной клетки, поражения плевры, повышение жесткости легочной ткани, а также заболевания, вызывающие уменьшение числа функционирующих альвеол (ателектаз, рубцовые изменения легочной ткани и др.)

Для сопоставления результатов измерений легочных объемов и емкостей необходимы определенные стандартные условия: температура в легких (альвео-

лярного воздуха) должна соответствовать температуре тела, воздух должен находиться при определенном давлении и насыщен водяными парами. Это состояние называется стандартным и обозначается как BTPS (body temperature, pressure, saturated).

11.5.3. Альвеолярная вентиляция

Газообмену между атмосферным воздухом и внутренней средой организма способствует постоянное обновление воздуха, заполняющего многочисленные альвеолы легких. Альвеолярная вентиляция является составным компонентом общей легочной вентиляции. Альвеолярная вентиляция главным образом определяет характер газообмена между кровью и воздухом, заполняющим альвеолы. *Состав воздуха в каждой альвеоле определяется рядом факторов: 1) величиной анатомического мертвого пространства легких; 2) зависимостью распределение воздуха по воздухоносным путям от чисто физических причин; 3) доминирующим значением для газообмена в легких соответствия вентиляции альвеол и перфузии легочных капилляров.*

Анатомическим мертвым пространством называют воздухопроводящую систему, которая не участвует в газообмене. Это верхние дыхательные пути, трахея, бронхи и терминальные бронхиолы. ***В анатомическом мертвом пространстве вдыхаемый воздух нагревается, увлажняется, что предупреждает высыхивание альвеолярно-капиллярной мембраны легких.*** Анатомическое мертвое пространство составляет от 100 до 200 мл, что в среднем соответствует 2 мл на 1 кг массы тела. Известно, что ряд факторов может изменять объем анатомического мертвого пространства: увеличение дыхательного объема, сопровождающееся растяжением дыхательных путей; частота дыхания, изменяющая время, необходимое для диффузии газов; ритмические сокращения сердца и пульсация крупных сосудов. Анатомическое мертвое пространство изменяется при повышении и понижении тонуса гладких мышц бронхов.

Альвеолярное мертвое пространство. В здоровом легком некоторое количество альвеол верхушки и нижних частей лёгких нормально вентилируется, но частично или полностью не перфузируется кровью. *Объем воздуха содержа-*

щийся в неперфузируемых альвеолах называется альвеолярным мертвым пространством. В условиях физиологической нормы альвеолярное мертвое пространство появляется в случае снижения сердечного выброса, уменьшения давления в малом круге кровообращения, а при патологических состояниях – в случае анемии, легочной эмболии или эмфиземе. В подобных зонах легких не происходит газообмена.

Сумма объемов анатомического и альвеолярного мертвых пространств называется **физиологическим (функциональным) мертвым пространством**.

Во время спокойного вдоха (объемом 500 мл) в альвеолы поступает только 350 мл атмосферного воздуха. Остальные 150 мл представляют собой альвеолярный воздух анатомического мертвого пространства.

Газообмен в альвеолах легких осуществляется путем диффузии: углекислый газ выделяется из крови в альвеолы, а кислород поступает из альвеол в венозную кровь легочных капилляров. При этом богатая углекислым газом венозная кровь насыщается кислородом и превращается в артериальную с малым содержанием углекислого газа. Газообмен между альвеолами и кровью идет постоянно, но во время систолы левого желудочка его эффективность возрастает.

Газы, входящие в состав атмосферного, альвеолярного и выдыхаемого воздуха, создают определенное парциальное давление (давление, приходящееся на долю данного газа в газовой смеси). Альвеолярный воздух представлен в основном смесью O_2 , CO_2 и N_2 , а также водяными парами, которые оказывают определенное парциальное давление.

Движущей силой, обеспечивающей газообмен в альвеолах, является разность парциальных давлений pO_2 и pCO_2 в альвеолярной смеси газов и напряжений этих газов в крови.

Альвеолярную вентиляцию за один дыхательный цикл можно рассчитать по формуле $AVL = f \times (ДО - МП)$, где f – частота дыхания в 1 мин; ДО – дыхательный объем; МП – мертвое пространство в мл (в среднем равно 150 мл). Величина альвеолярной вентиляции тем ниже, чем больше частота дыхания и меньше дыхательный объем.

Минутный объем дыхания (МОД) – это общее количество воздуха, ко-

торое проходит через легкие за 1 минуту. У человека в покое МОД составляет в среднем 8 л и вычисляется по формуле $\text{МОД} = \text{ЧДД (за 1 мин)} \times \text{ДО}$.

Максимальная вентиляция легких (МВЛ) – это объем воздуха, который проходит через легкие за 1 минуту во время максимальных по частоте и глубине дыхательных движений. Максимальная вентиляция вызывается произвольно, возникает во время работы, при избыточном содержании углекислоты (гиперкапнии) во вдыхаемом воздухе. При максимальной произвольной вентиляции легких частота дыхания может возрасть до 50–60 в 1 мин, а ДО – до 2–4 л. В этих условиях МОД может возрасть до 100–200 л/мин. Максимальную вентиляцию легких измеряют, как правило, в течение 15 с из-за возможности развития гипервентиляции и связанных с ней нежелательных нарушений.

11.5.4. Газообмен в альвеолах

От интенсивности легочной вентиляции зависит парциальное давление газов в альвеолах. При ее увеличении (гипервентиляции) парциальное напряжение кислорода повышается, а углекислого – газа снижается. При снижении лёгочной вентиляции (гиповентиляции) происходят противоположные изменения. Существующие градиенты парциальных давлений – **напряжения углекислоты в притекающей венозной крови, превышающие парциальное давление в альвеолярном воздухе, и парциальное давление кислорода в альвеолах, которое значительно выше, чем напряжение в венозной крови, притекающей к легким, определяют противоположно направленное движение кислорода в кровь, а углекислоты – в альвеолярный воздух.**

Альвеолярная площадь достаточно велика и составляет 50–80 м², что обеспечивает оптимальные условия для эффективной диффузии дыхательных газов. Толщина диффузионного барьера составляет 1 мкм. Он легко проницаем для дыхательных газов. **Диффузионный барьер** состоит из альвеолярного эпителия, интерстициального пространства, отделяющего основные мембраны, эндотелия капилляров, плазмы крови, мембраны эритроцитов, внутренней среды эритроцитов (рис. 11.5).

Таким образом, в результате диффузии кислород из альвеол поступает в

кровь, и, соответственно, напряжение его в крови повышается до 100 мм рт. ст. Диффузия углекислого газа из венозной крови в альвеолярный воздух снижает парциальное давление углекислоты из оттекающей от альвеол артериальной крови до 40 мм рт. ст.

Следовательно, выделяют три основных фактора, определяющих газообмен: 1) альвеолярная вентиляция; 2) интенсивность легочного кровотока; 3) диффузионная способность легочной ткани.

Необходимо отметить, что эти факторы могут изменяться в зависимости от расположения легочных долей. Верхушки легких хуже вентилируются и поэтому чаще поражаются туберкулезом. В нормальных условиях у здорового человека активно функционирует 1/7 часть общего количества альвеол, причем активно функционирующие участки постоянно меняются. Этот факт очень важен,

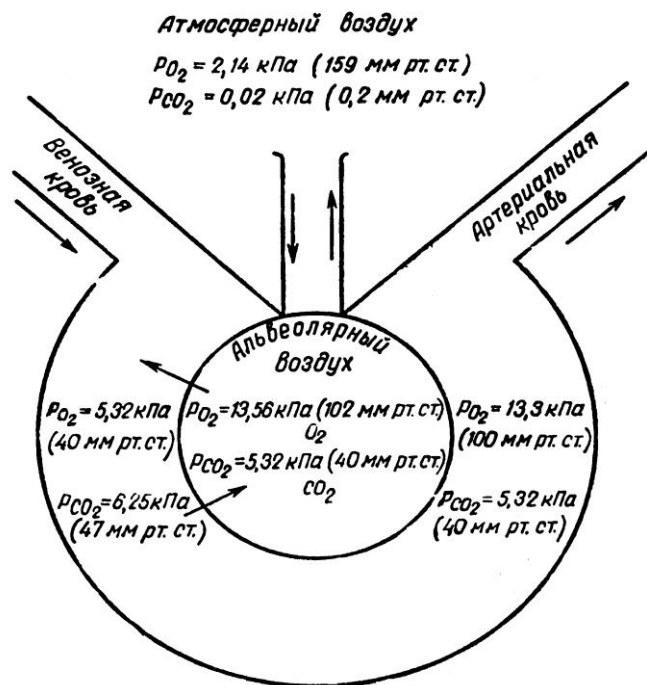


Рис. 11.5. Схема диффузии газов через мембрану альвеол

так как в случае патологического процесса для удовлетворительного обеспечения жизнедеятельности организма кислородом достаточно функционирования одного легкого.

Изменение кровотока через артериовенозные шунты, по которым венозная кровь, минуя легкие, поступает в артерии большого круга кровообращения, является также дополнительно учитываемым внелегочным фактором, влияющим

на содержание дыхательных газов в крови.

11.6. ТРАНСПОРТ ГАЗОВ КРОВЬЮ

11.6.1. Транспорт кислорода

Из крови, обогащенной кислородом, кислород транспортируется к органам и тканям организма в двух формах: 1) в связанном состоянии с гемоглобином – в виде оксигемоглобина, 2) в виде физического растворения газа в плазме крови.

Физическое растворение кислорода. Кислород, как и все газы, в соответствии со своим напряжением и растворимостью может физически растворяться в жидкости. Доля кислорода, переносимого за счет физического растворения, относительно невелика и составляет в артериальной крови 0,003 мл на 1 мл крови. Этот процесс имеет огромное значение для организма, так как транспорт газов в легких и тканях всегда идет с обязательным участием физического растворения.

Большая часть кислорода переносится кровью в виде **химических соединений с гемоглобином**. Один моль гемоглобина может связать до четырех молей кислорода. 1 г гемоглобина в среднем способен связать 1,34–1,36 мл кислорода. **Кислородная емкость крови** – это то количество кислорода, которое содержится в 1 л крови. Учитывая, что в норме в 1 л крови содержится 140–150 г гемоглобина (Hb), то максимально в 1 л крови содержится около 0,2 л кислорода.

Связывание кислорода с гемоглобином и его высвобождение из оксигемоглобина зависят от напряжения кислорода. Соотношение количества гемоглобина и оксигемоглобина в крови иллюстрирует **кривая диссоциации оксигемоглобина** (рис. 11.6). Содержание оксигемоглобина в крови зависит от напряжения кислорода. Чем оно выше, тем больше содержится оксигемоглобина в крови. При напряжении 80 мм рт. ст. практически весь гемоглобин насыщен кислородом. Теоретически **кривая диссоциации оксигемоглобина** имеет гиперболическую форму. Положение кривой не является строго фиксированным и зависит от ряда факторов. Кривая может сдвигаться относительно оси абсцисс

вправо или влево в зависимости от сопутствующего напряжения углекислоты и величины рН (эффект Бора). При этом реальная физиологическая кривая имеет S-образную форму. Эффект Бора имеет важное физиологическое значение для транспорта кислорода и углекислоты. При увеличении напряжения углекислого газа в тканях кривая диссоциации оксигемоглобина сдвигается вправо, что демонстрирует повышение способности оксигемоглобина отдавать кислород тканям и тем самым высвобождаться для дополнительного связывания углекислоты и переноса ее избытка из ткани в легкие. При снижении напряжения углекислоты (гипокапнии) и смещении рН крови в щелочную сторону (при алко-

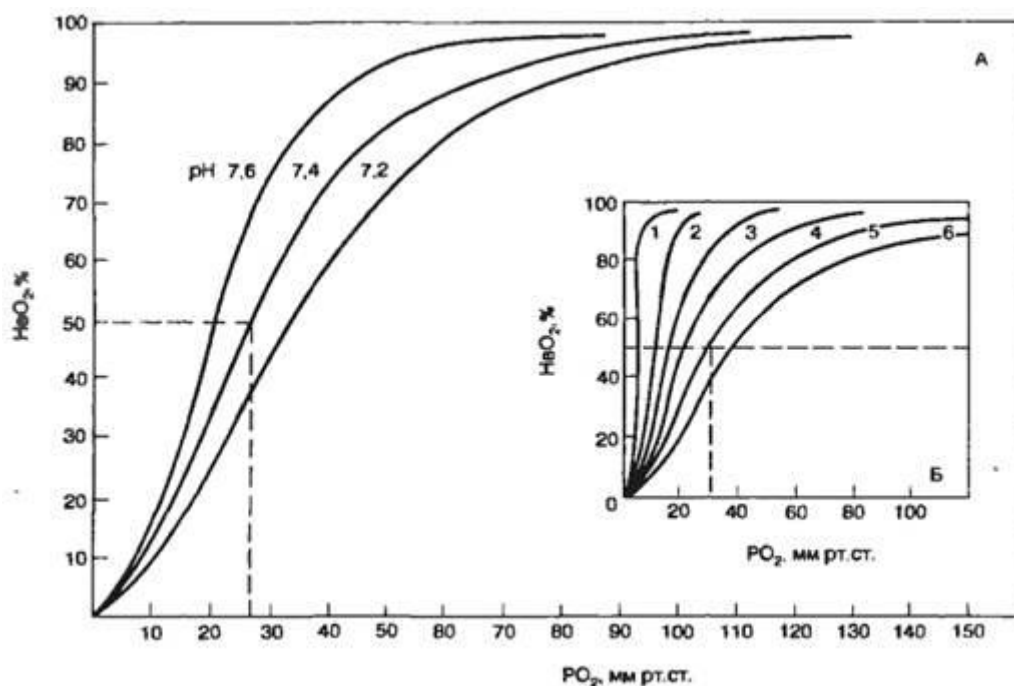


Рис. 11.6. Кривая диссоциации оксигемоглобина цельной крови: А – влияние изменения рН крови на сродство гемоглобина к O₂; Б – влияние изменения температуры на сродство гемоглобина к O₂. Кривые 1–6 соответствуют температуре 0, 10, 20, 30, 38 и 43°C

лозе) происходит сдвиг кривой диссоциации оксигемоглобина влево, что означает уменьшение способности оксигемоглобина отдавать кислород тканям и захватывать углекислоту для транспорта ее к легким. Сдвиги кривой диссоциации оксигемоглобина наглядно иллюстрируют взаимосвязь транспорта кислорода и углекислого газа в крови.

Кривая диссоциации оксигемоглобина имеет важное биологическое зна-

чение, так как участок кривой, соответствующий низким значениям напряжения кислорода, характеризует содержание оксигемоглобина в капиллярах тканей, а участок кривой, лежащий в области высокого напряжения кислорода (80–100 мм рт. ст.) – в крови легочных капилляров.

Эффективность транспорта кислорода к тканям определяется следующими факторами: 1) количеством оксигемоглобина, образовавшегося в легких; 2) количеством отдаваемого тканям кислорода, которое зависит от степени распада оксигемоглобина в восстановленный гемоглобин. Процесс эффективного переноса кислорода к тканям отражается на S-образной форме кривой диссоциации оксигемоглобина: 1) в области **высокого** напряжения кислорода кривая близка к насыщению кислородом крови; 2) в области **низких** значений напряжения кислорода в тканях значительная часть оксигемоглобина отдает кислород и превращается в восстановленную форму.

11.6.2. Транспорт углекислого газа

Углекислота, которая образуется в тканях, переносится с кровью к легким и выделяется с выдыхаемым воздухом в окружающую среду.

Процесс переноса углекислоты из ткани в легкие осуществляется следующим образом. Наибольшее парциальное напряжение углекислоты в клетках тканей и тканевой жидкости – 60 мм рт. ст. В притекающей артериальной крови напряжение углекислоты равно 40 мм рт. ст. В результате этого по градиенту давления углекислота движется из тканей в капилляры большого круга кровообращения. Парциальное напряжение углекислоты возрастает и в венозной крови составляет 46–48 мм рт. ст. Под влиянием высокого парциального напряжения часть углекислоты физически растворяется в плазме крови.

Транспорт углекислоты отличается от транспорта кислорода. Она транспортируется тремя способами: 1) в виде **физического растворения**; 2) в виде химического соединения с гемоглобином – **карбгемоглобина**; 3) в виде **бикарбонатов – кислых солей угольной кислоты**, основная форма транспорта. Известно, что растворимость углекислого газа в крови выше, чем растворимость кислорода. Однако лишь небольшая часть от общего его количества находится в

растворенном состоянии, большая же часть углекислого газа содержится в крови и в эритроцитах в виде солей угольной кислоты, а также в небольшом количестве углекислый газ содержится в соединении с гемоглобином в виде карбгемоглобина. Около 2/3 всех соединений углекислого газа находится в плазме крови и около 1/3 – в эритроцитах.

Транспорт CO_2 за счет физического растворения. Содержание физически растворённой углекислоты в артериальной крови составляет 0,026 мл/мл крови, что в 9 раз больше содержания физически растворенного кислорода (коэффициент растворения CO_2 гораздо выше).

Транспорт CO_2 гемоглобином. Углекислота, вступая в соединение с белковым компонентом гемоглобина, образует карбоаминовую связь и химическое соединение **карбгемоглобин**. Его роль в транспорте углекислого газа достаточно велика. Около 25–30% углекислого газа, находящегося в крови капилляров большого круга кровообращения, транспортируется в виде карбгемоглобина. В легких гемоглобин присоединяет кислород и переходит в **оксигемоглобин**. Гемоглобин, вступая в реакцию с бикарбонатами, вытесняет из них угольную кислоту, которая расщепляется карбоангидразой на углекислый газ и воду. Углекислый газ диффундирует через мембрану лёгочных капилляров и переходит в альвеолярный воздух. Уменьшение напряжения углекислого газа в капиллярах лёгких способствует расщеплению карбгемоглобина с освобождением углекислого газа.

Основной формой транспорта углекислого газа являются бикарбонаты – кислые соли угольной кислоты. Угольная кислота образуется в эритроцитах из углекислого газа и воды. Содержащийся в эритроцитах фермент – **карбангидраза** является биологическим катализатором, значительно ускоряющим расщепление угольной кислоты в капиллярах легких. В тканевых капиллярах при участии карбангидразы происходит синтез угольной кислоты в эритроцитах, причём активность карбангидразы эритроцитов настолько велика, что синтез угольной кислоты ускоряется примерно в десять тысяч раз. Угольная кислота отнимает основания от восстановленного гемоглобина, в результате чего образуются соли угольной кислоты. В эритроцитах образуется бикарбонат калия, а в

плазме – бикарбонат натрия (рис. 11.7).

Таким образом, в венозной крови углекислота находится в следующих соединениях: 1) в связи с гемоглобином – карбгемоглобин (10%); 2) в виде бикарбонатов в эритроцитах (35%); 3) в виде бикарбонатов натрия в плазме (55%). *Углекислый газ переносится к легким в форме бикарбонатов и в виде соединения с гемоглобином (карбгемоглобин).* Необходимо отметить, что тканевое ды-

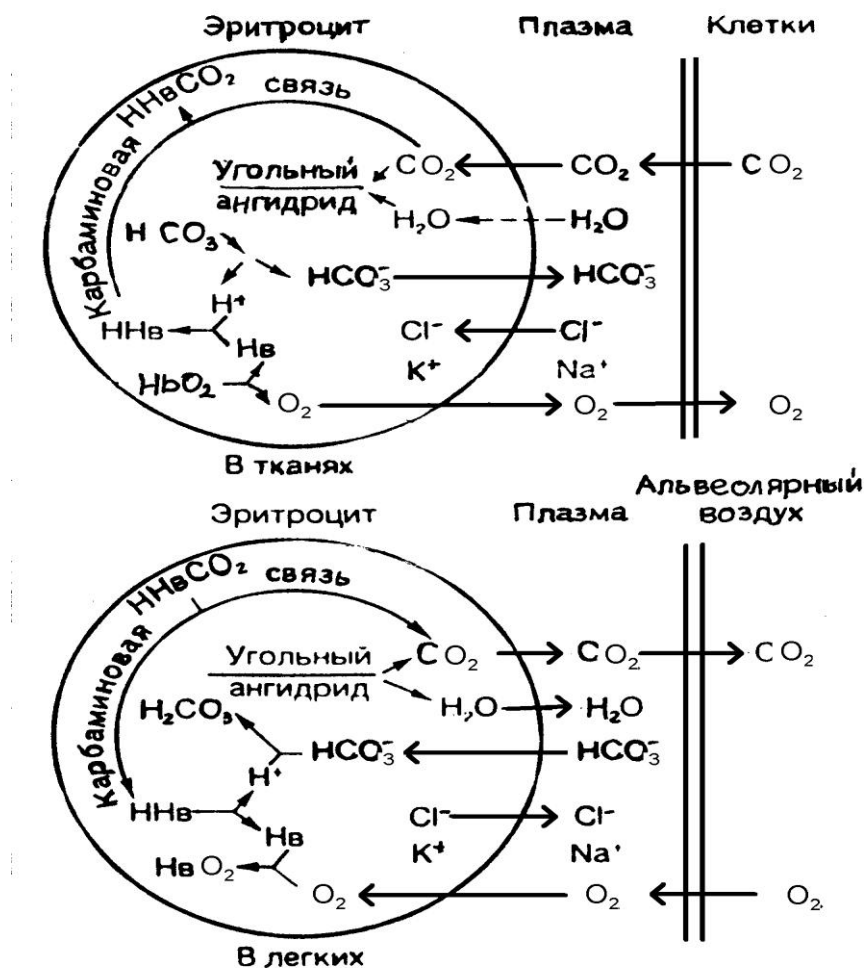


Рис. 11.7. Участие эритроцитов в обмене O_2 и CO_2 в тканях и легких

хание обеспечивается тесными функциональными взаимосвязями между системами дыхания, крови и кровообращения. Конечной целью дыхания является обеспечение всех клеток организма кислородом и удаление из них углекислого газа.

11.7. РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

На всех этапах жизнеобеспечения, связанных с процессом дыхания, регуляция интенсивности дыхания направлена на конечный приспособительный результат – оптимизацию газового состава крови и поддержание постоянства внутренней среды организма.

11.7.1. Физиология дыхательного центра

Дыхательный центр – это совокупность нейронов, расположенных на различных уровнях ЦНС и обеспечивающих приспособление дыхания к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды.

В 1812 году французский ученый Легаллуа обнаружил, что дыхательный центр находится в продолговатом мозге, так как разрушение именно этого отдела приводит к остановке дыхания. Исследования М. Флуранса в 1842 году также свидетельствовали о том, что главная часть дыхательного центра находится в продолговатом мозге. Он обнаружил, что разрушение медиальной части продолговатого мозга в углу ромбовидной ямки ведет к полной остановке дыхания. Важное значение в определении локализации дыхательного центра имели экспериментальные исследования русского физиолога Н.А. Миславского, который в 1885 году установил, что дыхательный центр у млекопитающих находится в продолговатом мозге на дне IV желудочка в области ретикулярной формации. Он доказал, что дыхательный центр представляет собой парное, симметрично расположенное образование, в состав которого входят *инспираторная* и *экспираторная* части.

Нейроны дыхательного центра обладают свойством *автоматии*. В основе автоматии дыхательного центра лежит циркуляция процесса возбуждения в его нейронах, которая обеспечивает саморегуляцию вдоха и выдоха. Первые опыты по изучению ритмической активности дыхательного центра были проведены И.М. Сеченовым на изолированном продолговатом мозге лягушки. В более поздних работах с помощью микроэлектродной техники подтвердилась способность нейронов дыхательного центра продолговатого мозга к генерации нервных импульсов. Основная часть нейронов дыхательного центра продолговатого мозга

относится к ретикулярной формации, нейроны которой обладают спонтанной электрической активностью. Кроме того, автоматии дыхательного центра способствуют гуморальные влияния (в основном CO_2 крови), которые оказывают непосредственное влияние на нейроны дыхательного центра. Автоматию дыхательного центра обеспечивают также афферентная импульсация от хемо- и механорецепторов рефлексогенных зон сердечно-сосудистой системы, реципрокные отношения нейронов дыхательного центра, возбуждающее влияние вышележащих отделов ЦНС.

К функциям дыхательного центра относят: 1) обеспечение процесса вдоха и выдоха; 2) приспособление дыхания к физиологическим потребностям организма.

Различают несколько уровней регуляции дыхательного цикла: 1) **спинальный**; 2) **бульбарный**; 3) **супрапонтинный**; 4) **корковый** (рис. 11.8).

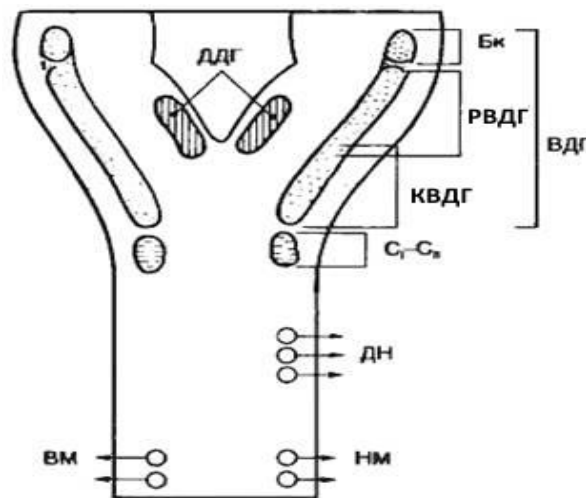


Рис. 11.8. Проекция местоположения дыхательного центра на дорсальную поверхность продолговатого мозга:

ДДГ и ВДГ – соответственно дорсальная и вентральная дыхательные группы; Бк – комплекс Бетцингера; РВДГ и КВДГ – рoстральная и каудальная части ВДГ; $\text{C}_1 - \text{C}_8$ – сегменты спинного мозга; ДН, НМ и ВМ – соответственно диафрагмальный нерв и нервы наружных и внутренних межреберных мышц

Спинальный уровень регуляции. Центр диафрагмальных нервов находится на уровне 3–4-го шейных сегментов спинного мозга. Центры межреберных нервов, иннервирующих дыхательную мускулатуру грудной клетки, локализованы в грудном отделе спинного мозга на уровне 4–10-го сегментов. Мышцы живота иннервируются на уровне четырех грудных и трех поясничных сегмен-

тов. **Спинальный уровень регуляции не имеет самостоятельного значения**, его деятельность регулируется вышележащими отделами ЦНС, в частности мотонейроны спинного мозга получают импульсы от нейронов продолговатого мозга.

Бульбарный уровень регуляции осуществляется скоплением нейронов, входящих в состав продолговатого мозга, ретикулярной формации продолговатого мозга и варолиева моста. По характеру образования аксональных связей дыхательные нейроны этого уровня регуляции делятся на бульбоспинальные (аксоны идут к мотонейронам спинного мозга) и проприобульбарные (аксональные связи образуют замкнутые комплексы нейронных сетей на уровне продолговатого мозга). Дыхательные нейроны располагаются по всему продолговатому мозгу, но имеются зоны наиболее плотного скопления в **дорсомедиальной и вентролатеральной областях продолговатого мозга, образующие дорсальную и вентральную группы дыхательных ядер**.

По характеру влияния на фазы дыхания дыхательные нейроны разделяются на две группы – **инспираторные** (обеспечивают вдох) и **экспираторные** (обеспечивают выдох). Инспираторные и экспираторные нейроны иннервируют дыхательные мышцы. По проявлению активности нейронов относительно фазы вдоха и фазы выдоха различают шесть основных типов нейронов: 1) **ранние инспираторные**, наиболее активные в начале фазы вдоха; 2) **поздние инспираторные**, максимально активные в конце инспирации; 3) **полные инспираторные**, с постоянной активностью или с нарастающей активностью во время вдоха; 4) **постинспираторные**, имеющие максимальную активность в начале фазы выдоха; 5) **экспираторные** с постоянно проявляющейся активностью или нарастающей во второй части фазы выдоха; 6) **преинспираторные**, имеющие максимальный пик активности непосредственно перед началом вдоха. В состав дыхательного центра продолговатого мозга входят также нейроны, активность которых совпадает с ритмом дыхания, и они иннервируют мышцы верхних дыхательных путей, например, гортани (рис. 11.9).

Дорсальная группа дыхательных нейронов включает в себя полные инспираторные и поздние инспираторные нейроны. **Эти нейроны получают аф-**

ферентные импульсы от легочных рецепторов растяжения по волокнам блуждающего нерва. Частично инспираторные нейроны дорсальной группы связаны аксонами с дыхательными мотонейронами спинного мозга.



Рис. 11.9. Биоэлектрическая активность основных типов дыхательных нейронов в течение трех нейронных фаз дыхательного цикла: 1 – ранние; 2 – полные; 3 – поздние инспираторные; 4 – постинспираторные; 5 – экспираторные; 6 – преинспираторные нейроны

Вентральная группа дыхательных нейронов подразделяется на *ростральную* и *каудальную* части. *Ростральная часть состоит из инспираторных нейронов следующих групп: ранних, полных, поздних инспираторных и постинспираторных.* Ранние инспираторные и постинспираторные нейроны относятся к группе проприобульбарных нейронов. Часть полных и поздних инспираторных нейронов контактирует с дыхательными мотонейронами спинного мозга и, следовательно, возбуждают инспираторные мышцы, участвуя в фазе активного вдоха.

Каудальная часть вентральной группы дыхательных нейронов представлена экспираторными нейронами. Все они направляют аксоны в спинной мозг, иннервируя внутренние межреберные мышцы и мышцы брюшной стенки. Экспираторные нейроны, локализованные ростральнее вентральной группы, образуют комплекс, аксоны нейронов которого связаны с другими типами нейро-

нов дыхательного центра.

Инспираторные и экспираторные нейроны находятся в реципроктных отношениях друг с другом, что способствует смене фаз вдоха и выдоха.

В бульбарный уровень регуляции входят **нейроны варолиевого моста**. Они образуют два ядра, называемых **пневмотаксическим центром**. Одно ядро содержит преимущественно инспираторные, экспираторные и фазовопереходные нейроны, а другое – только инспираторные нейроны. *Пневмотаксический центр поддерживает определенный уровень активности нейронов продолговатого мозга и регулирует смену фаз вдоха и выдоха.* При перерезке ЦНС между продолговатым мозгом и варолиевым мостом наблюдается уменьшение частоты дыхания, так как устраняются активирующее влияние пневмотаксического центра, удлинение фазы вдоха, а также нерегулярная смена фаз вдоха и выдоха. Имеются данные, что пневмотаксический центр регулирует глубину дыхания.

Супрапонтинный уровень регуляции включает в себя средний мозг, гипоталамус, таламус, мозжечок, базальные ганглии, компоненты лимбической системы. *Образования среднего мозга и мозжечка (двигательные ядра) регулируют адаптацию дыхания к двигательной активности организма. Гипоталамус выполняет важную функцию, заключающуюся в интеграции вегетативной регуляции соматических функций организма, в том числе регулирует частоту и глубину дыхания при физической нагрузке, повышении температуры внешней и внутренней среды (возникает одышка).*

Об участии **коры большого мозга** в регуляции дыхания можно судить на основании факта произвольной регуляции частоты и глубины дыхания в широком диапазоне, а также на основании возможности выработки дыхательных условных рефлексов. Сознательное изменение частоты и глубины дыхания согласовывает дыхание с выполнением рабочих движений, а также с речевой функцией человека. Различные эмоциональные проявления значительно влияют на характер дыхания. В условиях физиологической нормы кора больших полушарий оказывает тормозное влияние на нижерасположенные структуры ЦНС. В целом **кора больших полушарий обеспечивает приспособление дыхания к изменяющимся условиям существования организма.**

Таким образом, выделяют **четыре уровня регуляции дыхания, ведущую роль среди которых играет бульбарный отдел дыхательного центра.**

11.7.2. Генерация дыхательного ритма

Известно, что возбуждение дыхательного центра плода осуществляется благодаря автоматии или пейсмекерным свойствам сети дыхательных нейронов продолговатого мозга. Спонтанная активность нейронов дыхательного центра появляется уже к концу периода внутриутробного развития. Этот механизм поддерживает вентиляцию легких у новорожденных в первые дни после рождения. В процессе развития организма формируются многочисленные нейронные связи дыхательного центра с различными отделами ЦНС. В этой связи пейсмекерный механизм дыхательной активности утрачивает свое физиологическое значение. У взрослого человека ритм активности нейронов дыхательного центра обусловлен сложными взаимодействиями, возникающими между дыхательными нейронами в различных фазах дыхательного цикла. ***Фазам вдоха и выдоха соответствуют три фазы активности нейронов дыхательного центра продолговатого мозга: вдоху соответствует инспираторная фаза; пассивной части выдоха – постинспираторная; активной – фаза активной экспирации.***

Генерация дыхательного ритма осуществляется шестью типами дыхательных нейронов продолговатого мозга. Инспираторная активность дыхательного центра начинается с мощного стартового разряда ранних инспираторных нейронов, который появляется спонтанно в тот момент, когда они полностью освобождаются от сильного торможения со стороны постинспираторных нейронов. Полное растормаживание ранних инспираторных нейронов происходит в момент активации преинспираторных нейронов дыхательного центра, которые окончательно блокируют экспираторные нейроны. Стартовый разряд ранних инспираторных нейронов приводит к активации полных инспираторных нейронов, которые способны в дальнейшем самовозбуждать друг друга, благодаря чему поддерживается и увеличивается частота генерации потенциалов действия в течение фазы вдоха. Ранние инспираторные нейроны прекращают генерировать потенциалы действия в середине фазы вдоха, и это растормаживает поздние ин-

спираторные нейроны, что приводит к проявлению их активности в конце вдоха. Максимальная активность поздних инспираторных нейронов проявляется в момент прекращения активности других типов нейронов дыхательного центра. В свою очередь, прекращение активности всех типов инспираторных нейронов приводит к растормаживанию постинспираторных нейронов, процесс которого начинается уже в период убывания активности ранних инспираторных нейронов. С момента активации постинспираторных нейронов прекращается инспирация и начинается фаза пассивной экспирации. В этой фазе заторможены все другие типы нейронов дыхательного центра (сохраняется активность респираторно-связанных нейронов, регулирующих тонус мышц верхних дыхательных путей, прежде всего гортани). Вторая фаза выдоха (активной экспирации) полностью зависит от ритмогенеза инспираторной и постинспираторной фаз. При быстрых дыхательных движениях постинспираторная фаза может непосредственно перейти в фазу последующей инспирации (рис. 11.10).

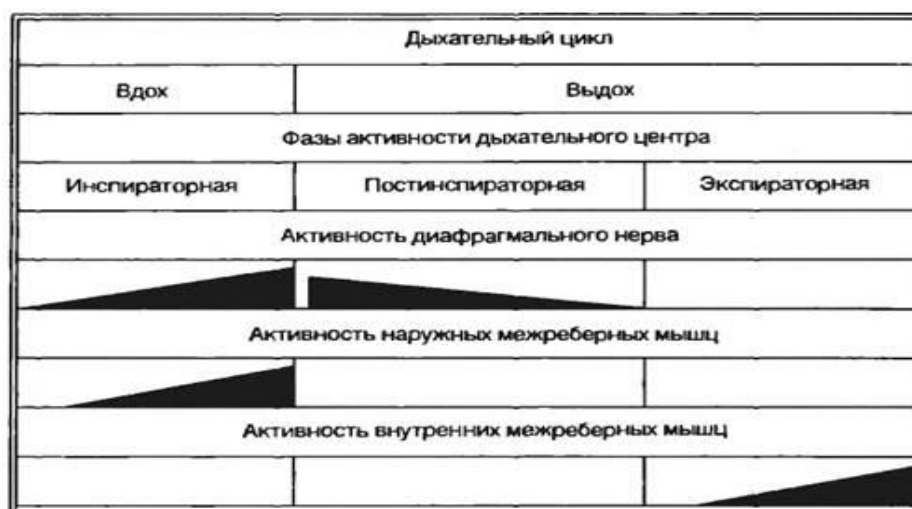


Рис. 11.10. Соотношение фаз дыхательного цикла и фаз активности нейронов дыхательного центра: площадь темных фигур соответствует степени биоэлектрической активности диафрагмального нерва и дыхательных мышц в различных фазах активности дыхательного центра

Функциональная активность дыхательных мышц в различных фазах активности дыхательного центра изменяется следующим образом. В фазе инспирации сокращаются волокна диафрагмы и наружных межреберных мышц. В этот же период расширяется голосовая щель, что способствует вдоху. В фазе пассивной экспирации (постинспираторной) освобождается энергия инспираторных мышц. Происходят медленное расслабление мышц диафрагмы и одновременное

сокращение мышц гортани, сужение голосовой щели, что создает препятствие потоку воздуха на выдохе. В фазе активной экспирации экспираторный поток воздуха усиливается за счет сокращения внутренних межреберных мышц и мышц брюшной стенки.

Таким образом, ритмическая активность бульбарного дыхательного центра обусловлена несколькими причинами: 1) **взаимодействием проприобульбарных** нейронов дыхательного центра; 2) **поступлением импульсов от различных рефлексогенных зон организма**; 3) **поступлением импульсов от вышерасположенных отделов ЦНС**.

На основании изложенного можно сделать следующий вывод: для поддержания ритмической активности дыхательного центра необходимы сложные взаимоотношения между нейронам, рефлекторные влияния от различных рефлексогенных зон и импульсы, поступающие от вышележащих отделов ЦНС.

11.7.3. Рефлекторная регуляция дыхания

Нейроны дыхательного центра имеют связи с многочисленными механо- и хеморецепторами дыхательных путей, альвеол лёгких и сосудистых рефлексогенных зон. Рефлекторный механизм регуляции заключается в рефлекторных влияниях на дыхательный центр с различных рецепторов.

Все рефлекторные влияния на дыхательный центр делятся **на две группы**: 1) **постоянные** рефлекторные влияния; 2) **непостоянные** рефлекторные влияния. Постоянные рефлекторные влияния осуществляются: а) **с рецепторов легочной ткани**; б) **проприорецепторов дыхательных мышц**; в) **хеморецепторов сердечно-сосудистой системы**.

Постоянные рефлекторные влияния с рецепторов легочной ткани. В легких обнаружено большое количество рецепторов – механорецепторы, ирритантные рецепторы, J-рецепторы (юкстаальвеолярные). Наибольшее значение имеют механорецепторы легких, которые возбуждаются при изменении объема легких. Они располагаются в гладких мышцах воздухоносных путей (от трахеи до бронхов) и паренхиме легочной ткани (до 1 тысячи в каждом легком). Им-

пульсы от механорецепторов легких по волокнам блуждающего нерва поступают в продолговатый мозг и тормозят активность инспираторных нейронов. Таким образом осуществляется **инспираторно-тормозной рефлекс Геринга-Брейера**. Он имеет значение **в рефлекторной регуляции смены актов вдоха и выдоха, глубины и частоты дыхания**. Экспериментально доказано, что раздувание легких воздухом приводит к торможению вдоха и наступлению выдоха. Уменьшение объема легких (при выкачивании из них воздуха) тормозит выдох и ускоряет вдох.

Второй вид постоянных рефлекторных влияний осуществляется с проприорецепторов дыхательных мышц. При вдохе сокращаются инспираторные мышцы и возбуждаются их мышечные веретена. Импульсы поступают в продолговатый мозг и вызывают торможение инспираторных нейронов – на смену вдоху приходит выдох. При активном выдохе сокращаются экспираторные мышцы, импульсы поступают в продолговатый мозг и вызывают возбуждение инспираторных нейронов. По принципу реципроктности экспираторные нейроны тормозятся, и выдох прекращается. **Рефлекторные влияния с проприорецепторов дыхательных мышц направлены на оптимизацию дыхательного процесса в изменяющихся условиях существования.**

Третий вид постоянных рефлекторных влияний – рефлекторные влияния с хеморецепторов сердечно-сосудистой системы (рефлекс Гейманса). Периферические хеморецепторы находятся в каротидных тельцах, расположенных в области бифуркации общих сонных артерий, в аортальных тельцах, расположенных на верхней и нижней поверхностях дуги аорты. Наибольшее значение для регуляции дыхания имеют хеморецепторы каротидных телец, контролирующие газовый состав поступающей к мозгу крови. **Импульсы от каротидных хеморецепторов поступают в продолговатый мозг к инспираторным нейронам, что приводит к углублению дыхания за счет увеличения продолжительности вдоха.** Рефлексы, приводящие к изменению активности дыхания, возникают при уменьшении парциального давления кислорода в артериальной крови ниже 100 мм рт. ст. и увеличении напряжения углекислого газа крови.

Таким образом, к постоянным рефлекторным влияниям на дыхательный

центр относят:

- 1) рефлекторные влияния с механорецепторов легких;
- 2) рефлекторные влияния с проприорецепторов дыхательных мышц;
- 3) рефлекторные влияния с хеморецепторов сердечно-сосудистой системы.

Непостоянные рефлекторные влияния. В эпителиальном и субэпителиальном слоях воздухоносных путей, а также в области корней легких располагаются **ирритантные рецепторы**, причем наибольшее их скопление имеется в прикорневой зоне легких. Ирритантные рецепторы относятся к механо- и хеморецепторам. Это быстро адаптирующиеся рецепторы, импульсы от которых идут по волокнам блуждающего нерва. Возбуждение ирритантных рецепторов происходит при выраженном увеличении и уменьшении объема легких, а также при воздействии на слизистую оболочку дыхательных путей табачного дыма, пыли, едких газов и т.д. Раздражителями этих рецепторов являются различные биологически активные вещества, образующиеся в легких (например, гистамин). Раздражение ирритантных хеморецепторов гистамином может вызвать рефлекторное сокращение гладких мышц бронхов, что приводит к возникновению бронхоспазма при бронхиальной астме. При раздражении ирритантных хеморецепторов возникают ощущения першения в горле, кашель. **Физиологическое значение рефлексов, возникающих с ирритантных хеморецепторов, заключается в сужении просвета бронхов и снижении альвеолярной вентиляции, что препятствует поступлению различных токсических веществ в альвеолы и кровь.**

В стенках альвеол и около капилляров находятся **юкстальвеолярные, или J-рецепторы**. Их возбуждение происходит при интерстициальном отеке легочной ткани, микроэмболии, легочной венозной гипертензии. Рефлекторно с J-рецепторов возникают: частое поверхностное дыхание, гипотензия и брадикардия.

Возбуждение **тепловых и холодовых рецепторов** кожи может привести к возбуждению дыхательного центра и усилению дыхания. Погружение человека в холодную воду приводит к торможению выдоха и возникновению затяжного вдоха. Повышение температуры тела при заболеваниях также сопровождается

гипервентиляцией. Незначительное понижение температуры приводит к стимуляции дыхания, а значительная гипотермия угнетает активность дыхательного центра.

При раздражении интерорецепторов – механорецепторов желудка – наблюдается угнетение сердечной деятельности и тормозится активность нейронов дыхательного центра.

Раздражение механорецепторов сердечно-сосудистой системы (при изменении величины кровяного давления) сопровождается изменением активности нейронов дыхательного центра.

Болевые рецепторы также могут оказывать рефлекторное влияние на характер дыхания. Боль, как правило, приводит к начальной задержке дыхания с последующей одышкой.

Рефлексы с рецепторов суставов и «недыхательных» скелетных мышц играют определенную роль в поддержании рефлекторной одышки при физической нагрузке.

Защитные рефлексы – кашель и чихание – способствуют очищению воздуха от попавших частиц. Кашлевой рефлекс начинается с глубокого вдоха. Он возникает в результате раздражения ирритантных рецепторов слизистой оболочки гортани, глотки, трахеи и бронхов. От них импульсы поступают по верхнегортанному, тройничному и блуждающему нервам в ядро солитарного тракта, а оттуда – к экспираторным нейронам, обеспечивающим форсированный выдох через рот и выброс воздуха с попавшими в воздухоносные пути частицами. Главную роль в осуществлении кашлевого рефлекса играют мышцы живота. Чихание возникает в результате раздражения рецепторов тройничного нерва оболочки носа. Механизм чихания сходен с механизмом кашля, но воздух изгоняется в основном через нос. При этом возникает избыточное слезоотделение, что способствует очищению воздуха, так как слезная жидкость, оттекающая через слезоносовый канал, увлажняет эпителий полости носа.

11.7.4. Гуморальные механизмы регуляции дыхания

Гуморальная регуляция дыхательного процесса осуществляется как при

непосредственном влиянии изменения газового состава крови на нейроны дыхательного центра, так и при воздействии гуморальных факторов на периферические хеморецепторы аорты и каротидного синуса при изменении газового состава крови.

Хеморефлексы дыхания. Парциальное давление кислорода и углекислого газа в артериальной крови человека поддерживается на достаточно стабильном уровне. **Гипоксия и снижение рН крови (ацидоз)** вызывают усиление легочной вентиляции (гипервентиляцию), а **гипероксия и увеличение рН крови (алкалоз)** приводят к ее снижению (гиповентиляции).

Центральные и периферические хеморецепторы контролируют нормальное содержание кислорода, углекислого газа и величины рН внутренней среды организма.

Адекватным раздражителем для периферических хеморецепторов является уменьшение парциального давления кислорода артериальной крови и в меньшей степени – увеличение парциального давления углекислого газа и изменение рН крови. Для центральных хеморецепторов большое значение имеет изменение концентрации ионов водорода во внеклеточной жидкости мозга.

Артериальные (периферические) хеморецепторы находятся в каротидных и аортальных тельцах. Импульсы по синокаротидному и аортальному нервам поступают в продолговатый мозг к нейронам дыхательного центра. При снижении напряжения кислорода в пределах 60–80 мм рт.ст. наблюдается слабое усиление вентиляции, а при снижении напряжения кислорода ниже 50 мм рт.ст. – выраженная гипервентиляция. Изменение напряжения углекислого газа и величины рН крови только потенцирует эффект гипоксии на артериальные хеморецепторы, но не является адекватным раздражителем для этого типа хеморефлексов дыхания. **Основным раздражителем периферических хеморецепторов является недостаток кислорода в артериальной крови (гипоксия).**

Считается, что центральные хеморецепторы находятся в ростральных отделах продолговатого мозга вблизи его вентральной поверхности, а также в различных зонах дорсального дыхательного ядра. *Адекватным раздражителем для центральных хеморецепторов является изменение концентрации ионов водорода*

да во внеклеточной жидкости мозга, причем гиперкапния и ацидоз стимулируют активность центральных хеморецепторов, а гипокапния и алкалоз – тормозят.

Влияние газового состава крови на активность нейронов дыхательного центра доказано в опыте с перекрестным кровообращением (опыт Фредерика). У двух наркотизированных собак перерезали и перекрестно соединяли сонные артерии и яремные вены (рис. 11.11).

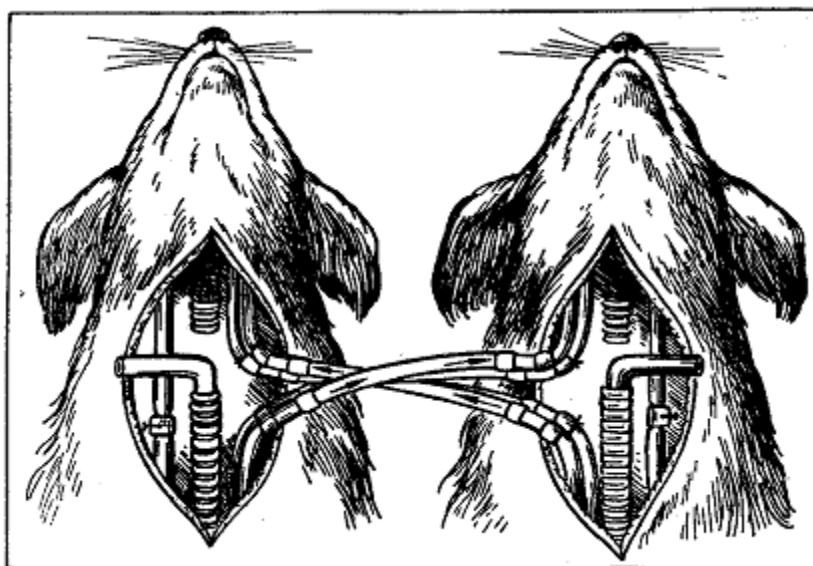


Рис. 11.11. Схема опыта Фредерика с перекрестным кровообращением

В результате проведенной операции голова первой собаки получала кровь от туловища второй, а голова второй собаки – от туловища первой. При пережатии трахеи первой собаки у нее наблюдалась остановка дыхания, а у второй собаки отмечалась резкая одышка. Происходит это потому, что в крови первой собаки накапливается избыточное количество углекислого газа, который поступает с кровью в голову второй собаки и стимулирует активность нейронов дыхательного центра, что приводит к возникновению одышки. В результате этого в крови второй собаки отмечаются повышенное содержание кислорода (гипероксия) и пониженное содержание углекислого газа (гипокапния). Кровь второй собаки, богатая кислородом и бедная углекислым газом, поступает к голове первой собаки и тормозит активность нейронов дыхательного центра, что, в свою очередь, приводит к остановке дыхания у первой собаки. Опыт Фредерика показывает,

что деятельность дыхательного центра стимулируется при избытке в крови углекислого газа и тормозится при повышении напряжения кислорода.

Таким образом, *на активность нейронов дыхательного центра основное влияние оказывает газовый состав крови, причем периферические и центральные хеморецепторы по-разному воспринимают изменение газового состава крови, а также изменение величины рН внутренней среды организма.*

11.8. ДЫХАНИЕ В УСЛОВИЯХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ НОРМЫ И ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ДЫХАНИЯ

Дыхательные движения грудной клетки при оптимальном соотношении в крови кислорода и углекислого газа получили название **эйпноэ**, что характеризует умеренную степень возбуждения нейронов дыхательного центра. При увеличении содержания в крови углекислого газа и недостатке кислорода отмечается возникновение частых и глубоких дыхательных движений – **гиперпноэ**, обусловленное усилением активности нейронов дыхательного центра. Чрезмерное возрастание углекислого газа в крови вызывает появление одышки на фоне нарушения ритма дыхания – **диспноэ**. Повышение концентрации кислорода и снижение содержания углекислого газа в крови приводит к угнетению активности нейронов дыхательного центра. В результате этого дыхание становится редким и поверхностным, а также может произойти его остановка – **апноэ**.

Различные патологические состояния сопровождаются **периодическим дыханием**. Это такой тип дыхания, при котором ряд дыхательных движений чередуется с паузами. Продолжительность пауз различна и колеблется в пределах 5–20 с и более. При **периодическом дыхании типа Чейна – Стокса** после паузы появляются слабые дыхательные движения, усиливающиеся впоследствии. После достижения максимума вновь наблюдается ослабление дыхания, а затем и прекращение – наступает новая пауза. По окончании паузы цикл повторяется. Его продолжительность составляет 30–60 с. **Периодическое дыхание Биота** характеризуется внезапно появляющимися, а также внезапно прекращающимися дыхательными движениями постоянной амплитуды. К терминальным типам дыхания относят дыхание **Куссмауля** – шумное учащенное дыхание без субъек-

тивных ощущений удушья – и **гаспинг** (отдельные глубокие вдохи).

11.8.1. Дыхание плода и механизм первого вдоха новорожденного

Альвеолярное пространство и бронхи плода на 40% заполнены амниотической жидкостью и жидкостью, секретируемой альвеолами. Внутренняя поверхность альвеол начинает покрываться сурфактантом после 6-го месяца внутриутробного развития.

Газообмен плода происходит через плаценту, к которой по пупочным артериям поступает смешанная кровь из брюшной аорты. Толщина гематоплацентарного барьера составляет в среднем 3,5 мкм. Относительно низкое парциальное давление кислорода в крови плода компенсируется повышенным сродством фетального гемоглобина к кислороду. Наряду с этим, в крови плода содержится повышенное количество эритроцитов. Благодаря особенностям кровообращения плода его жизненно важные органы (головной мозг, сердце, печень) получают высокоокисигенированную кровь. В других органах с относительно низким уровнем оксигенации образование АТФ осуществляется не только за счет окисления, но и анаэробным путем. Это объясняет тот факт, что ткани плода более устойчивы к гипоксии.

Периодические дыхательные движения плода появляются с 11-й недели внутриутробного развития. Они не обеспечивают газообмен, но способствуют развитию легких плода, дыхательной мускулатуры, увеличивают приток крови к сердцу вследствие периодического возникновения отрицательного внутригрудного давления.

Первому вдоху новорожденного способствует развитие гипоксии и гиперкапнии в результате нарушения плацентарного газообмена во время родов. Во время родов и сразу после рождения резко усиливается афферентная импульсация от экстерорецепторов кожи – тактильных, холодовых, проприорецепторов, вестибулярных рецепторов и других, что приводит к активации нейронов дыхательного центра.

После рождения грудная клетка новорожденного резко расширяется, что также способствует первому вдоху.

Легкие новорожденного в течение нескольких суток после родов расправлены неравномерно. В результате продолжающегося синтеза сурфактанта и всасывания оставшейся плацентарной жидкости происходит стабилизация альвеол, что способствует улучшению вентиляции легких.

У новорожденных грудная клетка более податлива, и сокращения диафрагмы могут вызвать значительное втяжение межреберий. У недоношенных детей при ослаблении тонуса межреберных мышц во время сна может возникнуть не только парадоксальное втяжение межреберий, но и нарушение дыхания различной степени выраженности.

11.8.2. Дыхание при физической нагрузке

Физическая нагрузка для организма является наиболее частым естественным физиологическим процессом. Усиление активности со стороны различных групп мышц сопровождается увеличением легочной вентиляции, повышением потребления кислорода и продукции углекислого газа. Это способствует достаточной оксигенации органов и тканей при физической нагрузке, а также выведению углекислоты. Повышение МОД связано с увеличением частоты и глубины дыхательных движений. У тренированных людей в основном увеличивается глубина дыхания, а у нетренированных – частота дыхательных движений.

Регуляция дыхания при физической нагрузке осуществляется за счет нервных и гуморальных механизмов. Физическая нагрузка сопровождается изменением газового состава крови, рН крови, а также повышением температуры тела.

При физической нагрузке концентрация в крови углекислого газа и молочной кислоты увеличивается, что приводит к повышению функциональной активности нейронов дыхательного центра как за счет гуморальных механизмов, так и нервных импульсов, поступающих от сосудистых рефлексогенных зон. Большое значение в регуляции дыхания при физической нагрузке имеет усиление импульсации с проприорецепторов дыхательных и скелетных мышц, приводящее также к повышению активности нейронов дыхательного центра. Регуляция активности нейронов дыхательного центра осуществляется за счет потока нервных импульсов, поступающих от клеток коры головного мозга, обладающих

высокой чувствительностью к недостатку кислорода и избытку углекислого газа.

Физическая нагрузка приводит не только к изменению в системе органов дыхания, но и к возникновению приспособительных реакций в сердечно-сосудистой системе. Увеличиваются сила и частота сердечных сокращений, повышается артериальное давление, происходит перераспределение сосудистого тонуса – сосуды работающих мышц расширяются, а сосуды других областей суживаются. При интенсивной физической нагрузке открываются дополнительные капилляры в работающих органах, и происходит выброс крови из депо.

Таким образом, система органов дыхания при физической нагрузке обеспечивает возрастающие потребности организма в кислороде.

11.9. НЕДЫХАТЕЛЬНЫЕ (НЕГАЗООБМЕННЫЕ) ФУНКЦИИ ЛЕГКИХ

Легкие являются не только органом дыхания, но и выполняют ряд функций не связанных с газообменом. За счет **экскреторной (выделительной)** функции легких происходит удаление из организма углекислого газа, воды и некоторых летучих веществ (эфира, этанола, ацетона, закиси азота и др.) Легкие участвуют в **терморегуляции** организма. Практически со всей поверхности легких и дыхательных путей происходит отдача тепла вместе с парами воды. Это играет большую роль в приспособительных реакциях организма при повышении температуры окружающей среды. Процесс теплообразования осуществляется за счет протекающих на территории легких окислительных реакций, в результате которых образуется большое количество энергии (см. главу 15).

Легкие выполняют функцию **депо крови 2-го порядка**. Сосуды большого и малого кругов кровообращения могут депонировать до 20–25% от общего объема циркулирующей крови. При уменьшении объема циркулирующей крови определенное ее количество компенсаторно дополнительно поступает в общий кровоток из сосудистых депо легких. В этих условиях движение крови может осуществляться через артериовенозные шунты, минуя капилляры. Сосудистое русло легких представляет собой важное депо крови.

Большое значение для организма человека имеет участие легких в **мета-**

близиме биологически активных веществ. В лёгких осуществляется выработка тромбосана A_2 , простагландинов, гистамина, серотонина, а также некоторых ферментов (метилтрансферазы, моноаминоксидазы, гликозилтрансферазы). В мелких углублениях на внутренней поверхности легочных капилляров находится большое количество фермента, катализирующего процесс превращения ангиотензина I в ангиотензин II. Инактивация биологически активных веществ происходит за счет их ферментативного расщепления на поверхности эндотелия легочных капилляров. В легких происходит разрушение до 80% брадикинина, а также инактивируется 90–95% простагландинов групп E и F.

Легкие тесно взаимосвязаны с системой гемостаза благодаря способности синтезировать про- и антикоагулянты (тромбопластин, факторы VII, тромбосан A_2 , гепарин и др.). Легкие являются основным источником тромбопластина в организме, находящимся в эндотелии легочных капилляров. В зависимости от содержания тромбопластина в крови его выработка может увеличиваться или уменьшаться. На поверхности эндотелиальных клеток легких находятся антикоагулянты (С-белок, a_2 -макроглобулин). Важное значение в регуляции гемостаза имеют ангиотензинпревращающий фермент и кининаза I, которые регулируют активность калликреин-кининовой системы. Развитие патологических изменений в легких приводит к различным нарушениям в системе гемостаза.

Легкие играют важную роль в **поддержании неспецифической резистентности организма.** Различные микроорганизмы и вирусы, а также мельчайшие частицы пыли могут с током воздуха попадать в полость альвеол. Здесь они подвергаются фагоцитозу альвеолярными макрофагами. В фагоцитозе микроорганизмов в дыхательных путях активное участие принимают также нейтрофильные лейкоциты. Фагоцитозу альвеолярными макрофагами подвергаются также вещества, образующиеся в самих легких: компоненты легочного сурфактанта, альвеолоциты и продукты их распада. Продвигаясь по воздухоносным путям, альвеолярные макрофаги частично проглатываются или выделяются во внешнюю среду, а частично вместе с поглощенными частичками мигрируют в интерстициальную ткань.

Кроме клеточных механизмов в поддержании неспецифической рези-

стенности участвует ряд гуморальных факторов. В легких и воздухоносных путях могут секретироваться лизоцим, интерферон, лактоферрин, протеазы и другие компоненты. Интерферон оказывает противовирусное действие; лизоцим расщепляет гликозаминогликаны, входящие в состав клеточной оболочки микробов, что делает их нежизнеспособными; лактоферрин связывает железо, необходимое для жизнедеятельности бактерий, вызывая тем самым бактериостатический эффект.

Легкие участвуют в реакциях специфической клеточной и гуморальной защиты за счёт наличия в стенке альвеол Т-лимфоцитов, а в секреторной жидкости альвеол и воздухоносных путей – иммуноглобулинов, в частности, иммуноглобулина класса А.

Таким образом, *легкие наряду с дыхательной функцией выполняют ряд важнейших газообменных функций, направленных, в целом, на поддержание постоянства внутренней среды организма, а также защиту организма от вредных факторов внешней среды.*

ГЛАВА 12

ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

12.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОЦЕССА ПИЩЕВАРЕНИЯ

12.1.1. Сущность и значение процесса пищеварения

Под **пищеварением** понимается комплекс процессов, протекающих в пищеварительном канале и обеспечивающих последовательное расщепление сложных пищевых веществ до простых низкомолекулярных соединений, лишенных видовой специфичности, способных к всасыванию и участию в обмене веществ в организме.

Человек и животные относятся к **гетеротрофным организмам**, получающим простые органические соединения в процессе пищеварения, в ходе которого сложные органические компоненты пищи под действием пищеварительных ферментов расщепляются на более простые вещества. Единственным источником получения питательных веществ является пища или пищевые продукты растительного и животного происхождения. *Преобразование пищевых продуктов в питательные вещества происходит при участии системы пищеварения. Основными питательными веществами являются белки, углеводы, жиры, минеральные соли, вода, витамины. В процессе переработки пищевых продуктов организм постоянно получает все необходимые для него питательные вещества, имеющие для него энергетическую и пластическую ценность.* При этом вода, минеральные соли, витамины усваиваются организмом в неизменном виде. Клетки получают необходимый **строительный материал**, который используется в процессе роста, развития и дифференцировки тканей, а также снабжаются **энергией (энергетическим материалом)**, необходимой для поддержания жизнедеятельности и осуществления функциональных отправлений организма.

Различают физические, химические и физиологические процессы, которым подвергается пища в пищеварительном канале.

Физические процессы заключаются в механической обработке пищи в виде ее размельчения, набухания, перетирания, перемешивания с пищеварительными соками, растворения ряда находящихся в ней веществ. В результате в ро-

товой полости **образуются пищевые комки или болюсы**, превращающиеся в нижележащих отделах пищеварительного канала в **пищевую кашу – химус**.

Химические процессы – это последовательное расщепление белков, жиров, углеводов на простые низкомолекулярные соединения под действием ферментов пищеварительных соков (слюны, желудочного, поджелудочного, кишечного соков). При этом происходит расщепление специфических внутримолекулярных связей с участием молекул воды, что ведет к образованию все более простых химических соединений или мономеров. Такие реакции называют **гидролизом**, а ферменты, их осуществляющие, гидролитическими или **гидролазами**. В составе пищеварительных соков содержатся три вида гидролаз: **протеазы**, расщепляют белки до аминокислот, **липазы** – жиры и липиды до моноглицеридов и жирных кислот, **карбогидразы** – углеводы до моносахаров.

Универсальным **физиологическим процессом**, протекающим в пищеварительном канале, является процесс всасывания продуктов расщепления белков, жиров, углеводов из просвета пищеварительной трубки в кровь или лимфу. При этом вода, минеральные соли, витамины усваиваются организмом в неизмененном виде.

12.1.2. Типы пищеварения

Различают два принципа классификации типов пищеварения.

I. В зависимости **от происхождения гидролаз** различают три типа пищеварения: аутолитическое, симбионтное и собственное (рис. 12.1).

Аутолитическое пищеварение осуществляется за счет экзогенных гидролаз, которые поступают в организм вместе с принимаемой пищей, так как собственное пищеварение развито еще недостаточно. Так, например, у новорожденных детей переваривание питательных веществ грудного молока происходит с помощью ферментов, поступающих в пищеварительный канал в составе молока.

Симбионтное пищеварение обеспечивается ферментами, которые синтезированы симбионтами макроорганизма, т.е. бактериями и простейшими пищеварительного канала. У человека такой тип пищеварения наблюдается в толстом кишечнике, где происходит переваривание клетчатки под действием ферментов

облигатной микрофлоры. В результате образуются вторичные продукты переваривания. Однако роль этого типа пищеварения у человека невелика, поскольку преобладает собственное пищеварение.

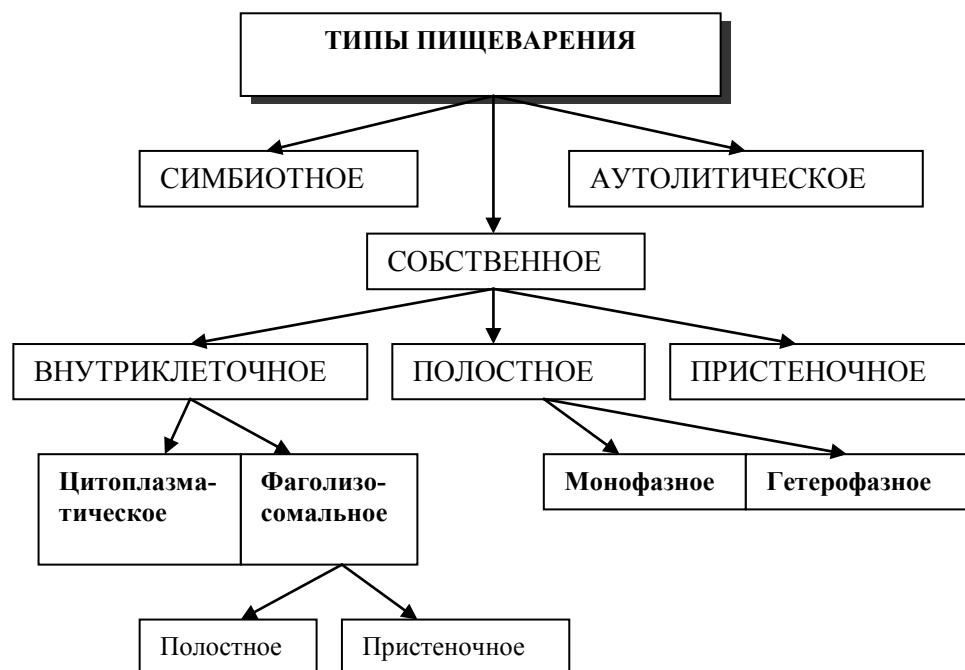


Рис. 12.1. Типы пищеварения

Собственное пищеварение – это основной тип пищеварения, свойственный человеку и многим животным. Переваривание питательных веществ осуществляется гидролитическими ферментами, синтезированными клетками собственных пищеварительных желез макроорганизма.

II. По локализации процесса гидролиза различают внутриклеточное и внеклеточное пищеварение.

Внутриклеточное пищеварение является филогенетически наиболее древним. Оно протекает внутри клетки, куда мельчайшие частицы попадают путем фагоцитоза или пиноцитоза (эндоцитоза). Переваривание поглощенных частиц осуществляется лизосомальными гидролазами в цитозоле или в пищеварительной вакуоли. Получены данные, что в раннем постнатальном периоде у млекопитающих энтероциты тонкого кишечника обладают способностью к эндоцитозу частичек пищи и их последующему перевариванию.

Внеклеточное пищеварение является главным и ведущим у взрослого

человека и высокоорганизованных животных. Оно осуществляется ферментами, находящимися во внеклеточной среде. Согласно представлениям А.М. Уголева оно подразделяется на полостное и пристеночное пищеварение.

Полостное пищеварение реализуется в полостях пищеварительного канала. Гидролитическое расщепление белков, жиров и углеводов осуществляется под действием ферментов пищеварительных соков – слюны, желудочного, поджелудочного, кишечного соков. *В каждом отделе пищеварительного канала имеются свои специфические условия для процесса пищеварения, зависящие от определенной величины рН среды, ферментного состава секретов, их переваривающей активности.* Полостное пищеварение протекает в жидкой среде химуса, а также на поверхности твердых пищевых частиц, растительных волокон, слизистых комочков, слущенных энтероцитов. В ходе полостного пищеварения образуются, как правило, промежуточные продукты гидролиза, главным образом олигомеры. Данный тип пищеварения называется также **дистантным**, поскольку переваривание веществ идет в среде, удаленной от места синтеза и секреции гидролаз.

Пристеночное (контактное или мембранное) пищеварение у человека и млекопитающих животных осуществляется в тонком кишечнике на поверхности мембран энтероцитов, на границе раздела вне- и внутриклеточной среды. В области апикальной части энтероцитов образуется множество цитоплазматических выростов, или микроворсинок, покрытых мембраной и формирующих так называемую **щеточную кайму**. Снаружи щеточная кайма покрыта гликокаликсом, состоящим из мукополисахаридных нитей и Ca^{2+} -мостиков, а также кишечной слизи. *Пищеварение осуществляется гидролитическими ферментами поджелудочного и кишечного соков, адсорбированными в слизистом слое. При этом наблюдаются промежуточные этапы гидролиза олигомеров до димеров. Конечные стадии расщепления димеров до мономеров обеспечивают собственно кишечные ферменты, встроенные в апикальные мембраны энтероцитов.* В непосредственной близости располагаются также транспортные мембранные системы энтероцитов, благодаря чему осуществляется сопряжение заключительных этапов гидролиза веществ и процессов всасывания мономеров в кровь или лим-

фу.

12.1.3. Понятие о системе пищеварения.

Функции системы пищеварения

Система пищеварения представляет собой физиологическую систему, включающую пищеварительный канал, открывающиеся в него выводными протоками пищеварительные железы и механизмы, регулирующие ее функции.

Пищеварительный канал представляет собой извитую трубку длиной около 8–10 метров, которая начинается ротовым и заканчивается анальным отверстием. В пищеварительном канале выделяют верхний, средний и нижний отделы (рис. 12.2). **Верхний отдел** включает в себя ротовую полость, глотку, пищевод,

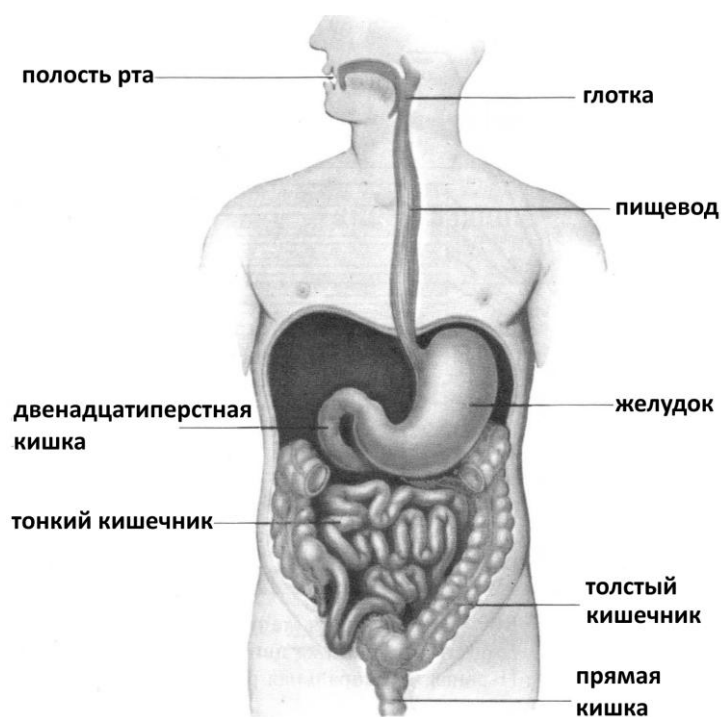


Рис. 12.2. Пищеварительный канал

желудок и начальный участок двенадцатиперстной кишки. В **средний отдел** объединяются оставшаяся часть двенадцатиперстной кишки и весь тонкий кишечник. **Нижний отдел** представлен толстым кишечником. Желудок, тонкая и толстая кишки образуют желудочно-кишечный тракт.

Весь пищеварительный канал, за исключением ротовой полости, имеет однотипное трубчатое строение. Его стенка состоит из трех слоев. Внутренний

слой представлен слизистой оболочкой и подслизистой основой. Средний слой образован мышечными волокнами. В ротовой полости, глотке, начальных отделах пищевода и в сфинктере прямой кишки располагаются поперечнополосатые мышцы, что обеспечивает произвольную регуляцию актов жевания, глотания, дефекации. В остальных отделах пищеварительного канала находятся гладкомышечные волокна, обладающие способностью к автоматии, т.е. самопроизвольно возбуждаться и сокращаться при отсутствии раздражителей.

В полости пищеварительного канала открываются выводные протоки пищеварительных желез: слюнных, печени, поджелудочной железы и др.

Регуляторные механизмы системы пищеварения представлены разнообразными нервными и гуморальными воздействиями на процессы пищеварения. Большая роль отводится структурам пищевого центра, рефлекторной регуляции с различных рецепторов как самого пищеварительного канала, так и других рефлексогенных зон организма. Гуморальная регуляция обеспечивается гастроинтестинальными гормонами, гормонами желез внутренней секреции, биологически активными веществами, продуктами переваривания питательных веществ, компонентами пищеварительных соков и рядом других веществ.

Функции системы пищеварения весьма разнообразны. Их можно разделить на пищеварительные и непищеварительные функции.

Пищеварительные функции связаны с процессами пищеварения на территории пищеварительного канала. Они направлены на переработку, расщепление и усвоение организмом продуктов переваривания белков, жиров и углеводов в соответствии с его потребностями в питательных веществах и условиями существования.

Различают следующие пищеварительные функции:

1. Секреторная функция заключается в образовании секреторной клеткой экзокринной железы специфического продукта – секрета, а также выделении его через секреторные ходы и протоки в полость пищеварительного канала. К таким секретам относятся различные пищеварительные соки – слюна, желудочный, поджелудочный, кишечный соки, желчь. В составе этих секретов содержатся различные ферменты, осуществляющие гидролиз пищевых веществ; электро-

литы, поддерживающие оптимальную величину pH; мукоидные вещества, обладающие защитными свойствами по отношению к слизистой оболочке, и ряд других веществ.

2. Моторная (двигательная или эвакуаторная) функция обеспечивается строго координированными сокращениями поперечно-полосатых и гладких мышц пищеварительного канала. Эта функция осуществляется на всех этапах пищеварения. За счет моторной функции производятся механическая обработка пищи, ее измельчение, перемешивание с пищеварительными соками, облегчаются процессы всасывания веществ, происходит эвакуация содержимого в дистальном направлении, удаляются непереваренные остатки пищи, обеспечивается защитный рефлексорный акт рвоты.

Моторная функция связана также с работой **сфинктерного аппарата** пищеварительного тракта. Он включает в себя около 35 сфинктеров или жомов, образованных скоплениями гладкомышечных волокон различного направления. Они выполняют функцию специальных замыкательных образований, благодаря которым пищеварительный канал подразделяется на функциональные отделы. В каждом отделе осуществляются последовательные этапы пищеварения в строго определенных специфических условиях. Кроме того, периодическая работа сфинктеров обеспечивает депонирование содержимого в определенных отделах пищеварительной трубки или их опорожнение. *Благодаря координированной работе сфинктерного аппарата эвакуация содержимого осуществляется в норме только в дистальном направлении.* При этом исключается возможность обратного забрасывания содержимого в вышерасположенные отделы пищеварительной трубки, или так называемые **рефлюксы**.

3. Всасывательная функция заключается в переносе продуктов гидролиза белков, жиров, углеводов, а также воды, минеральных солей, витаминов из полости пищеварительного канала через слизистую оболочку в кровь или лимфу с помощью специальных транспортных механизмов. *Всасывательная функция выражена неодинаково в различных отделах пищеварительного канала.* Самая высокая интенсивность процессов всасывания отмечена в тонком кишечнике, где в ходе полостного и пристеночного пищеварения образуются конечные

низкомолекулярные продукты, способные к всасыванию. Здесь имеются специальные структурные образования и функциональные особенности, благодаря которым значительно увеличивается площадь всасывательной поверхности, осуществляется длительная задержка содержимого, что облегчает всасывание веществ во внутреннюю среду организма.

Непищеварительные функции системы пищеварения весьма разнообразны. Они направлены на поддержание относительного динамического постоянства состава и свойств внутренней среды организма, в силу чего их можно назвать гомеостатическими.

1. Экскреторная, или выделительная, функция заключается в том, что в составе секретов пищеварительных желез выводятся из организма через желудочно-кишечный тракт различные эндогенные и экзогенные вещества. Так, например, удаляются из организма различные метаболиты, в том числе CO_2 , небелковые азотсодержащие вещества (мочевина, аммиак, креатинин, креатин), а также соли тяжелых металлов, лекарственные вещества, красители, изотопы, катионы и анионы – H^+ и HCO_3^- , желчные пигменты и ряд других веществ. Выраженность и значение экскреторных процессов возрастает при нарушении выделительной функции почек.

2. Инкреторная, или эндокринная, функция обусловлена деятельностью диффузной эндокринной системы (APUD системы) пищеварительного тракта. В эту систему объединяются специализированные эндокринные клетки слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта и поджелудочной железы, вырабатывающие регуляторные пептиды и амины. Эти вещества принято называть **гастроинтестинальными гормонами, энтеринами или пептид-гормонами**. В настоящее время их насчитывается более 30 различных видов. Они обладают широким спектром биологического действия (табл. 12.1).

В пищеварительном канале пептид-гормоны оказывают стимулирующее, тормозящее или модулирующее влияние на моторную, секреторную, всасывательную функции, регулируют процессы обмена веществ, образование других гастроинтестинальных гормонов, обладают трофическим влиянием. Указанные эффекты гормонов могут реализоваться двумя путями: эндокринным (через

кровь) или паракринным (через тканевую жидкость) на близлежащие клетки. Кроме того, пептид-гормонам свойственны и общие эффекты, в частности они принимают участие в регуляции сосудистого тонуса, функций сердечно-сосудистой системы, ЦНС.

Таблица 12.1

Основные эффекты гастроинтестинальных гормонов

Гормон	Физиологические эффекты
Гастрин	Стимулирует секрецию соляной кислоты и пепсина в желудке, отделение поджелудочного сока. Усиливает моторику желудка, тонкой кишки и желчного пузыря
Секретин	Стимулирует секрецию бикарбонатов и воды поджелудочной железой, печенью, бруннеровыми железами. Усиливает желчеобразование и секрецию тонкой кишки. Тормозит секрецию соляной кислоты в желудке и его моторную активность
Холецистокинин-панкреозимин (ХК-ПЗ)	Усиливает моторику желчного пузыря, расслабляет сфинктер Одди, стимулирует желчевыделение, секрецию ферментов поджелудочной железой. Тормозит секрецию соляной кислоты в желудке, но усиливает секрецию пепсина. Тормозит моторику желудка, стимулирует моторную функцию тонкой кишки. Угнетает аппетит
Бомбезин	Стимулирует высвобождение гастрина и холецистокинина
Вазоактивный интестинальный пептид (ВИП)	Расслабляет гладкие мышцы кровеносных сосудов, желчного пузыря, желудка, тонкой кишки, сфинктеров. Тормозит действие ХК-ПЗ, секрецию желудка. Усиливает секрецию бикарбонатов поджелудочной железой, кишечную секрецию
Гастроингибирующий пептид (ГИП)	Тормозит высвобождение гастрина, секрецию и моторику желудка. Стимулирует кишечную секрецию
Мотилин	Усиливает моторику желудка и тонкой кишки. Стимулирует секрецию пепсина в желудке, секрецию тонкой кишки
Панкреатический полипептид (ПП)	Антагонист ХК-ПЗ. Тормозит секрецию ферментов и бикарбонатов поджелудочной железой. Расслабляет мышцы желчного пузыря. Усиливает моторику желудка и тонкой кишки
Соматостатин	Тормозит высвобождение гастроинтестинальных гормонов и секрецию желудка
Энтероглюкагон	Стимулирует мобилизацию углеводов. Тормозит секрецию желудка и поджелудочной железы. Ослабляет моторику желудка и кишечника
Вещество Р	Усиливает слюноотделение, секрецию поджелудочной железы. Стимулирует моторику кишечника

Серотонин	Тормозит секрецию соляной кислоты в желудке. Стимулирует секрецию поджелудочной железы, желчевыделение, кишечную секрецию
Гистамин	Стимулирует секрецию желудка, поджелудочной железы, расширяет капилляры, усиливает моторику желудка и кишечника

3. Защитная функция пищеварительного канала обеспечивается целым рядом механизмов, которые направлены против чужеродных агентов, патогенных антигенных факторов экзогенной или эндогенной природы, попадающих в пищеварительный канал. Различают неспецифические и специфические механизмы защиты.

К неспецифическим защитным факторам системы пищеварения относятся:

а) внешние барьеры, образованные покровным эпителием слизистой оболочки всего пищеварительного канала. Большую роль играют барьерные функции слизистой оболочки ротовой полости, которая является входными воротами из окружающей среды в пищеварительный канал, а оттуда – во внутреннюю среду организма.

б) гуморальные факторы, представленные бактерицидными веществами в составе слюны и других пищеварительных соков. К ним относятся лизоцим, соляная кислота, компоненты желчи, молочная кислота.

в) протеазы и нуклеазы в составе пищеварительных соков, вызывающие расщепление белков и нуклеиновых кислот в составе микробных клеток и вирусов.

г) клеточные факторы, обладающие фагоцитарной активностью, нейтрофилы, моноциты, тканевые макрофаги, фиксированные в слизистой оболочке и подслизистом слое.

Специфические механизмы защиты осуществляются иммунокомпетентными элементами (Т- и В-лимфоцитами, плазматическими клетками, неидентифицированными лимфоидными клетками) периферической иммунной системы пищеварительного канала.

Органы периферической иммунной системы представлены миндалинами

глоточного кольца, солитарными лимфатическими фолликулами, пейеровыми бляшками кишечника, червеобразным отростком, отдельными плазматическими клетками слизистой оболочки пищеварительного канала.

Периферическая иммунная система пищеварительного канала выполняет две важнейшие функции:

- а) обеспечивает распознавание пищевых и микробных антигенов и формирование устойчивости (толерантности) организма по отношению к ним;
- б) подавление размножения патогенных микроорганизмов.

Эти функции обеспечиваются целым комплексом защитных механизмов, в частности продукцией интерферона, лизоцима, простагландинов, всех видов иммуноглобулинов иммунокомпетентными клетками, формированием иммунной памяти. Большую роль в специфических защитных реакциях играет продукция плазматическими клетками слизистой оболочки секреторного иммуноглобулина А (sIgA), устойчивого к воздействию протеолитических ферментов пищеварительного канала. Секреторный иммуноглобулин А связывает и инактивирует токсины бактериального происхождения, небактериальные продукты, а также патогенные микробы, препятствуя их внедрению в слизистую оболочку.

4. Функции, обусловленные жизнедеятельностью бактериальной микрофлоры. В пищеварительном канале человека обнаруживаются различные виды микроорганизмов. *В условиях физиологической нормы микрофлора пищеварительного тракта и целостный макроорганизм образуют так называемый эндоэкологический микробный биоценоз.* Он характеризуется неравномерным распределением и строго специфичным составом микроорганизмов в различных отделах пищеварительного тракта. Так, значительное количество бактерий обнаруживается в ротовой полости, подвздошной кишке, в толстом же кишечнике их содержание максимальное. Микрофлора кишечника на 90 % представлена бифидобактериями и бактероидами, около 10 % приходится на сопутствующую микрофлору, в частности кишечную палочку, лактобактерии, и менее 1% – на протеи, дрожжи, стафилококки и др. При этом в норме преобладают анаэробные микроорганизмы.

В процессе своей жизнедеятельности нормальная микрофлора кишеч-

ника или зубиоз выполняет целый ряд функций, полезных для организма человека.

Во-первых, собственная облигатная микрофлора предотвращает размножение патогенных микроорганизмов, обеспечивая при этом формирование иммунобиологической реактивности организма. Во-вторых, микроорганизмы осуществляют синтез различных веществ, в том числе витаминов группы В (В₆, В₁₂), витамина К, пантотеновой кислоты, лактофлавина и др. В-третьих, ферменты бактерий расщепляют различные непереваренные вещества, такие как целлюлоза, пектины, гемицеллюлоза и др. В-четвертых, микроорганизмы расщепляют использованные ферменты пищеварительных соков – энтерокиназу, щелочную фосфатазу, трипсин, амилазу, а также желчные кислоты. В-пятых, в процессе жизнедеятельности бактерий образуются кислые соединения, например молочная кислота, которые оказывают бактериостатическое действие, препятствуют гнилостным и бродильным процессам в кишечнике.

В то же время в результате воздействия различных факторов (кишечные инфекции, длительный прием антибиотиков, дисбактериоз) наблюдается нарушение нормального соотношения микроорганизмов в кишечнике, или зубиоза. Это ведет к проявлению отрицательной роли микроорганизмов и неблагоприятным последствиям в виде бурного размножения в кишечнике стафилококка, протей, дрожжей, образования избыточного количества эндотоксинов, их всасывания в кровь, развития гнилостных и бродильных процессов, а также различных заболеваний.

12.1.4. И.П. Павлов – создатель учения о физиологии пищеварения

Конец XIX и начало XX столетия ознаменовались крупнейшими достижениями в области физиологии пищеварения. И.П. Павловым и его школой был разработан и широко внедрен в практику лабораторного эксперимента новый метод исследования пищеварительных процессов – метод хронических фистул. В классических опытах на здоровых собаках И.П. Павлов изучил основные закономерности деятельности различных отделов пищеварительного канала. Была дана подробная характеристика работы желудочно-кишечного тракта при прие-

ме различных видов пищи, вскрыты особенности секреторного процесса и определены основные физиологические механизмы его регуляции.

Накопленный большой экспериментальный материал позволил И.П. Павлову создать новое учение о работе главных пищеварительных желез и о деятельности системы пищеварения в целом, которое до сих пор является основой наших взглядов в этой области физиологии.

Результаты исследований И.П. Павлова в области физиологии пищеварения обобщены в его книге «Лекции о работе главных пищеварительных желез», изданной в 1897 году. В 1904 году И.П. Павлову за его работы по физиологии пищеварения была присуждена Нобелевская премия.

12.2. ЭТАПЫ ПРОЦЕССА ПИЩЕВАРЕНИЯ

Согласно представлениям И.П. Павлова существует конвейерный принцип организации деятельности пищеварительного тракта (рис. 12.3). Пищеварение представляет собой сложный непрерывный процесс, протекающий в несколько взаимосвязанных этапов, обеспечивающих последовательную преемственную механическую и химическую обработку пищи. Переходя из одного отдела в другой, вещества продвигаются по так называемому пищеварительному конвейеру, пока не расщепятся до простых низкомолекулярных соединений, способных всасываться в кровь или лимфу.

Каждый этап осуществляется в определенных отделах пищеварительного тракта, где имеются специфические анатомо-физиологические особенности, обусловленные строением, кровоснабжением, иннервацией, различным клеточным составом пищеварительных желез. Благодаря этому на каждом этапе секретятся разнообразные пищеварительные соки, содержащие определенные группы ферментов, имеющие различную величину рН. Одновременно в различных отделах пищеварительного канала формируются разные виды двигательной активности в виде перистальтических и неперистальтических сокращений.

Согласно «конвейерному» принципу различают следующие этапы процесса пищеварения:

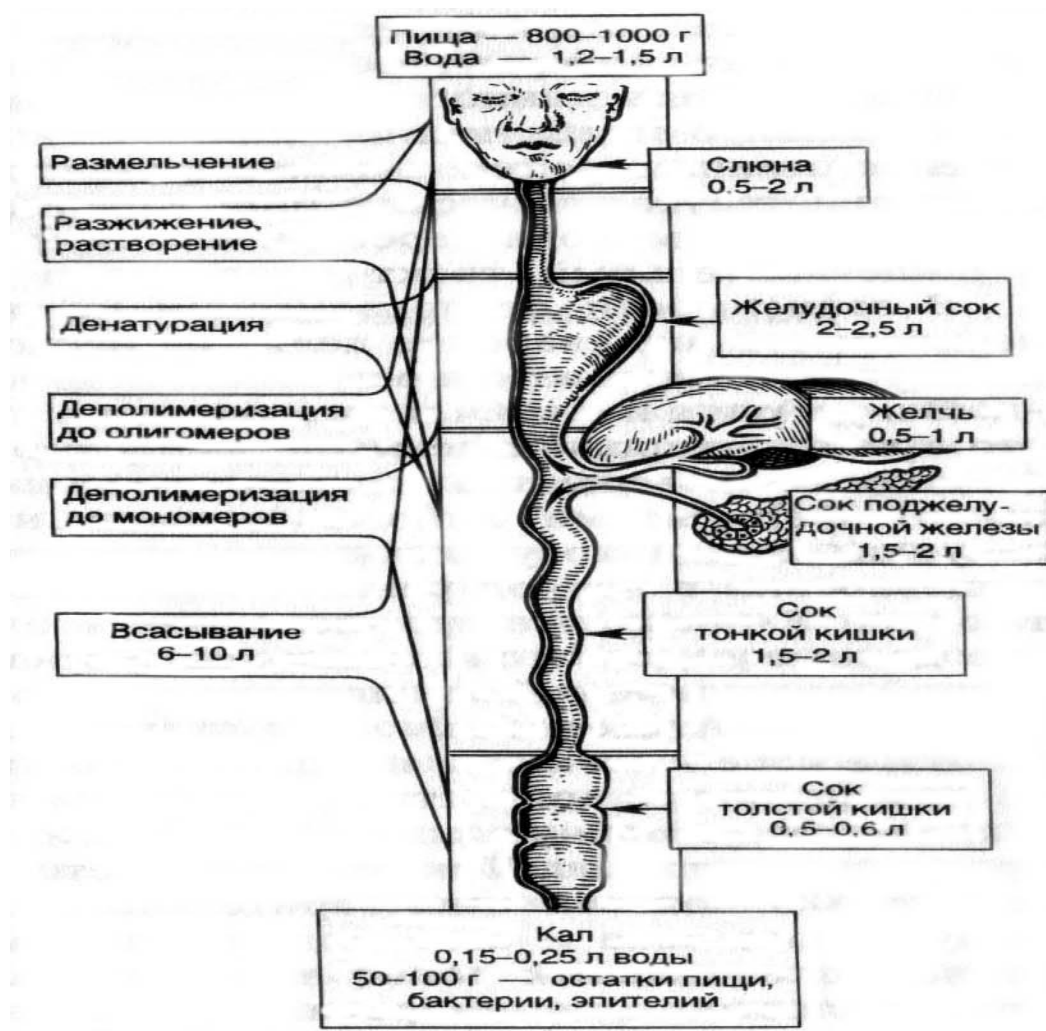


Рис. 12.3. Последовательность процессов в пищеварительном «конвейере»

- 1) пищеварение в ротовой полости,
- 2) желудке,
- 3) двенадцатиперстной кишке,
- 4) тонком кишечнике,
- 5) в толстом кишечнике.

12.2.1. Особенности пищеварения в ротовой полости

Ротовая полость является начальным отделом пищеварительного канала. Здесь осуществляется **первый этап процесса пищеварения**. Он начинается с момента попадания пищи в ротовую полость и завершается проглатыванием пищевого комка. Различают несколько особенностей ротового пищеварения:

1. Ротовая полость – это входные ворота из окружающей среды в пищеварительный тракт, а из него – во внутреннюю среду организма (кровь, лимфу, тканевую жидкость).

2. С вдыхаемым воздухом, водой или пищей сюда могут попасть различные микроорганизмы, вредные, токсические вещества, поэтому в ротовой полости имеются достаточно мощные защитные механизмы, обусловленные барьерными функциями слизистой оболочки полости рта, факторами специфической и неспецифической резистентности слюны, гематосаливарным барьером.

3. В слизистой оболочке губ, щек, языка располагаются как многочисленные свободные нервные окончания, так и специализированные рецепторные клетки, представленные тактильными, температурными, болевыми, вкусовыми рецепторами. Ротовая полость имеет разнообразные афферентные и эфферентные связи с ЦНС, поэтому является **важной рефлексогенной зоной организма**. При раздражении ее рецепторов наблюдаются рефлекторные влияния на секреторную, моторную функции пищеварительного канала, может отмечаться изменение деятельности сердца, тонуса кровеносных сосудов, величины артериального кровяного давления и т.д.

12.2.1.1. Физиологическая сущность и значение ротового пищеварения

Ротовое пищеварение – это первое звено в сложной цепи процесса пищеварения. Ротовое пищеварение начинается с **акта еды**, который подготавливает пищеварительный канал к усвоению питательных веществ и является для него **пусковым механизмом**.

Пища в ротовой полости находится около 16–18 с. **Ротовая полость, по И.П. Павлову, является пробирным отделением пищеварительного канала.** Здесь осуществляется **апробация вкусовых качеств веществ**, попадающих в ротовую полость, т.е. совершается своеобразный «осмотр» того, что в нее поступает извне: одно пропускается дальше, другое выбрасывается во внешнюю среду. Отсюда следует представление И.П. Павлова о **приемлемых и отвергаемых веществах**. Отвергаемые вещества, попавшие в ротовую полость, обезврежива-

ются или же удаляются из нее. Например, кислота в ротовой полости нейтрализуется до известной степени, или действие ее значительно ослабляется за счет разведения жидкой отмывающей слюной.

В ротовой полости происходят **механическая обработка пищи**, ее измельчение, перетирание, смачивание слюной и формирование пищевого комка – болюса.

Одновременно начинается **химическая обработка пищи** под действием различных ферментов слюны, в частности, амилалитических, расщепляющих углеводы.

В полости рта осуществляется также **частичное всасывание** таких веществ, как лекарственные препараты, вода, глицин, различные катионы и анионы и др.

Указанные процессы в ротовой полости обеспечиваются секреторным актом слюноотделения и двигательными актами жевания и глотания. У новорожденных и детей грудного возраста аналогом акта жевания является акт сосания.

12.2.1.2. Акт слюноотделения. Слюнные железы

Акт слюноотделения – это секреторный процесс, обусловленный деятельностью слюнных желез. Интенсивное слюноотделение начинается через 1–3 с после поступления пищи в рот, усиливается этот процесс во время акта жевания и угнетается после окончания еды.

Слюнные железы делятся на мелкие и крупные. **Многочисленные мелкие или малые слюнные железы** локализуются в подслизистом и межмышечном слоях губ, щек, дна ротовой полости, твердого и мягкого неба, языка и глотки. Указанные железы обладают непрерывной секрецией. Они постоянно выделяют слюну, что обеспечивает смачивание и увлажнение слизистой оболочки ротовой полости, эмали зубов, способствует фонации.

Крупные слюнные железы находятся вне ротовой полости и связаны с ней выводными протоками. Эти железы, как правило, выделяют свой секрет не постоянно, а периодически в процессе пищеварения. Самой крупной из слюнных

желез является околоушная, которая у человека расположена спереди и несколько ниже ушной раковины. Проток околоушной железы открывается на слизистой оболочке щеки, на уровне второго верхнего большого коренного зуба. Вторыми по величине являются подчелюстные, а затем подъязычные слюнные железы. Подъязычные железы располагаются непосредственно под слизистой оболочкой ротовой полости, а подчелюстные – под мышцами дна ротовой полости. Они имеют общие выводные протоки, которые открываются по обе стороны от уздечки языка на уровне второго нижнего резца.

По анатомо-функциональным особенностям (строению и характеру выделяемого секрета) различают три группы слюнных желез. К первой группе относятся **слизистые слюнные железы**, состоящие преимущественно из мукоидных клеток. Секрет этих желез достаточно вязкий из-за высокого содержания муцина и мукопротеинов. Это мелкие слюнные железы, которые находятся в слизистой оболочке корня языка, твердого и мягкого неба, а также подъязычная железа. Во вторую группу входят так называемые **белковые железы**, образованные преимущественно серозными клетками. Их секрет более жидкий, содержит много воды, белка и солей. К этим железам относятся околоушные железы и мелкие слюнные железы боковой поверхности языка. Третью группу составляют слюнные железы, получившие название **смешанных**, так как в состав ацинозной ткани входят слизистые и серозные клетки. Характерная особенность их секрета состоит в том, что он содержит наряду с солями значительное количество белков и муцина. К смешанным железам относятся подчелюстные железы, а также мелкие слюнные железы слизистой оболочки губ и кончика языка.

12.2.1.3. Состав, свойства и значение слюны

Слюнные железы состоят из ацинусов и выводных протоков. В ацинусах образуется главным образом **первичный секрет**, содержащий преимущественно органические вещества. Проходя через выводные протоки, слюна обогащается неорганическими компонентами и превращается во **вторичный секрет**.

Слюна, полученная непосредственно из выводного протока железы, получила название **чистой слюны**. В ротовой полости образуется **смешанная слю-**

на. В ее состав входят секреты околоушных, подчелюстных, подъязычных слюнных желез, а также многочисленных мелких слюнных желез языка, дна полости рта, неба. В полости рта к смешанной слюне добавляются микроорганизмы, продукты их жизнедеятельности, слущенные эпителиальные клетки, слюнные тельца – нейтрофильные лейкоциты, проникшие в слюну через слизистую оболочку десен, частицы пищи, зубной налет, в результате чего образуется так называемая **ротовая жидкость**.

Слюна – это первый пищеварительный сок. У взрослого человека за сутки ее образуется **0,5–2 л**. Смешанная слюна имеет вид вязкой, опалесцирующей жидкости, несколько мутноватой благодаря наличию в ней клеточных элементов. Относительная **плотность** слюны **1,001–1,017**, **pH** смешанной слюны может колебаться от **5,8 до 7,4**. *Слюна состоит из воды (99,4–99,5 %), а также органических и неорганических веществ (сухой остаток –0,5–0,6 %).*

К неорганическим веществам относятся катионы натрия, калия, кальция, магния, анионы хлоридов, гидрокарбонатов, фосфатов, сульфатов, фторидов, бромидов. В слюне содержатся также различные микроэлементы – железо, медь, литий, никель. На долю минеральных веществ приходится третья часть сухого остатка слюны.

Органическая часть сухого остатка представлена различными группами соединений:

1. Белки – альбумины, глобулины, в том числе иммуноглобулины, а также свободные аминокислоты. В небольших количествах в слюне содержатся белки, сходные по своим свойствам с агглютиногенами эритроцитов.

2. Небелковые азотсодержащие соединения: мочевины, аммиак, креатинин, креатин и др.

3. Вещества мукоидной природы – муцин, мукополисахариды. Муцин обеспечивает вязкость слюны, склеивает частицы пищи, участвует в образовании болюса, облегчает акт глотания.

4. Лизоцим, миелопероксидаза, нуклеазы обладают бактерицидным эффектом, а лизоцим оказывает также противокариесное и регенерирующее действие.

5. Продукты углеводного обмена – моносахара, лактат, пируват, цитрат.

6. Ферменты. В слюне содержится **около 50 различных ферментов**, которые действуют только в слабощелочной среде. Различают **пищеварительные и непищеварительные ферменты слюны**.

Основными **пищеварительными ферментами** слюны являются альфа-амилаза и мальтаза. **Альфа-амилаза** действует на крахмал (полисахарид), расщепляет 1,4-гликозидные связи с образованием декстринов, а затем – мальтозы и сахарозы (дисахариды). **Мальтаза** действует на мальтозу и сахарозу и расщепляет их до глюкозы. В слюне обнаружены также различные **непищеварительные ферменты**, такие как протеазы (саливаин, glandулаин, катепсин), пептидазы, липаза, фосфатазы и др. Ферменты попадают в слюну из трех основных источников: из ткани самой слюнной железы, образуются при распаде лейкоцитов, а также имеют бактериальное происхождение.

7. Ферменты калликреин-кининовой системы и гиалуронидаза. Они регулируют проницаемость сосудистой стенки и тонус сосудов слюнных желез, а следовательно, и интенсивность кровоснабжения слюнных желез.

8. Факторы системы свертывания крови и фибринолиза, противосвертывающие вещества.

9. Различные гормоны и гормоноподобные вещества – паротин, инсулиноподобный белок, ростовые факторы, эритропоэтин, тимотропный фактор.

10. Витамины – аскорбиновая кислота, витамины группы В, пантотеновая, фолиевая кислоты и др.

12.2.1.4. Функции слюны

В ротовой полости слюна выполняет целый ряд функций, как пищеварительных, так и непищеварительных.

Прежде всего, она участвует в ротовом пищеварении, за счет своих свойств способствует механической и химической обработке пищи:

1. Слюна **смачивает, увлажняет пищу**, обеспечивает ее гомогенизацию при жевании.

2. В слюне растворяются различные вещества (соли, сахара), что необходимо для вкусовой рецепции, различения четырех видов вкусовых стимулов – кислого, горького, сладкого и соленого и возникновения вкусовых ощущений.

3. Слюна склеивает частицы пищи, способствует образованию болюса.

4. За счет муцина болюс становится более скользким, что необходимо для физиологического протекания актов жевания и глотания.

5. Пищеварительное действие слюны осуществляется за счет ферментов – альфа-амилазы и мальтазы.

Пища находится в полости рта непродолжительное время, однако действие ферментов слюны продолжается еще некоторое время в желудке. Это становится возможным потому, что пищевой комок, попавший в желудок, пропитывается кислым желудочным соком не сразу, а постепенно – в течение 20–30 мин. В это время во внутренних слоях пищевого комка продолжается действие ферментов слюны и происходит дальнейшее расщепление углеводов.

6. Слюна способствует рефлексорной секреции желудочного и других пищеварительных соков.

7. Слюна участвует в механизмах терморегуляции в ротовой полости, регулирует температуру принимаемой пищи.

Помимо пищеварительных функций, слюна выполняет **разнообразные непищеварительные функции**, направленные на поддержание гомеостаза в ротовой полости.

1. Слюна обладает защитными функциями:

а) защищает слизистую оболочку и эмаль зубов **от высыхания;**

б) при попадании в ротовую полость отвергаемых веществ выделяется большое количество жидкой отмывающей слюны, содержащей значительное количество белка, который связывает и нейтрализует токсические вещества;

в) обеспечивает быструю остановку кровотечений за счет содержания факторов свертывания крови;

г) обладает буферными свойствами (содержит бикарбонатную, фосфатную и белковую буферную системы) **и регулирует pH в ротовой полости;**

д) **участвует в механизмах неспецифической резистентности полости рта**, так как в слюне содержатся лизоцим, интерферон, лактоферрин, миелопероксидаза, катионные белки, нуклеазы, а также клеточные факторы неспецифической резистентности (нейтрофильные лейкоциты и макрофаги);

е) **обеспечивает противомикробный иммунитет** за счет иммунокомпетентных элементов ротовой полости, иммуноглобулинов слюны;

ж) **предотвращает размножение патогенных микроорганизмов** за счет собственной резидентной микрофлоры.

2. Экскреторная функция заключается в том, что в составе слюны могут выделяться некоторые продукты обмена: мочевины, мочевая кислота, лекарственные средства (хинин, стрихнин) и ряд других веществ, поступивших в организм (соли ртути, свинца, алкоголь).

3. Трофическая функция обусловлена способностью слюны регулировать обменные процессы в слизистой оболочке полости рта, стимулировать ее регенерацию и репарацию.

4. Минерализующая функция осуществляется при оптимальной величине pH (не менее 6,0). В этом случае слюна перенасыщена соединениями кальция, фосфора, фтора, натрия, наблюдается транспорт этих веществ в твердые ткани зуба. При уменьшении величины pH наблюдается деминерализующий эффект.

5. Инкреторная функция обеспечивается содержащимися в слюне различными гормонами и гормоноподобными веществами, в частности паротинном, инсулиноподобным белком, тимотропным фактором, фактором роста нервных волокон, эпидермальным фактором роста и другими.

6. Слюна увлажняет слизистую оболочку ротовой полости, тем самым способствует **фонации**.

7. За счет изменения интенсивности слюноотделения и состава органических и неорганических веществ слюны участвует в регуляции водно-солевого обмена организма.

12.2.1.5. Методы изучения деятельности слюнных желез

Различают острые и хронические методы исследования слюнных желез. **Острые методы** позволяют изучать у животных секрецию слюнных желез при

раздражении нервов и действии фармакологических веществ, исследовать биоэлектрические потенциалы железистых клеток с помощью микроэлектродов.

Хронические методы дают возможность изучить динамику секреции желез и сдвиги в составе слюны при воздействии различных пищевых и отвергаемых веществ. В лаборатории И.П. Павлова его учеником Д.Л. Глинским (1895) была разработана и выполнена операция наложения хронической фистулы слюнной железы (рис. 12.4).



Рис. 12.4. Хроническая фистула слюнной железы

У собаки под наркозом вырезают кусочек слизистой оболочки, в центре которого имеется отверстие протока околоушной слюнной железы. Слюнным проток не должен быть поврежден. Затем прокалывают щеку, и вырезанный кусочек слизистой оболочки через отверстие прокола выводят на наружную поверхность щеки. Через несколько дней рана заживает и слюна поступает наружу через выведенный проток слюнной железы (рис. 12.5).

Перед опытом к щеке собаки у места выхода протока приклеивают воронку, к которой подвешивают градуированную пробирку. В нее стекает слюна, которая становится доступной для исследования. Такая слюна получила название чистой слюны. У человека для получения чистой слюны используется специальная капсула Лешли – Красногорского (рис. 12.6).

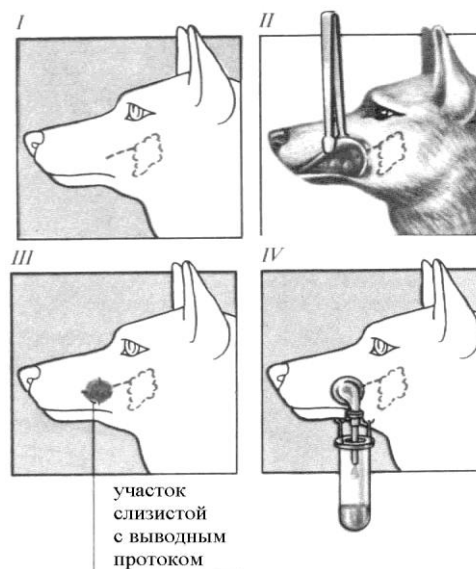


Рис. 12.5. Схема операции наложения фистулы околоушной слюнной железы

12.2.1.6. Влияние качества пищи на слюноотделение

И.П. Павловым установлена весьма точная и тонкая реакция слюнных желез на раздражение рецепторов ротовой полости отвергаемыми и приемлемыми веществами. Было показано, что **качество и количество отделяемой слюны определяется характером раздражителя.**

Качество слюны, ее ферментный состав зависят от особенностей пищевого рациона. Если в состав пищи входят продукты растительного происхождения, то в слюне увеличивается количество ферментов, обеспечивающих расщепление углеводов. Если собак, в слюне которых нет амилазы и мальтазы, содержать на растительной пище, то в слюне появляются эти ферменты.



Рис. 12.6. Получение чистой слюны с помощью капсулы Лешли–Красногорского

ся при введении в ротовую полость несъедобных веществ (например, кислоты, щелочи, песка). В слюне, выделяющейся на пищевые веществ, содержится значительное количество ферментов, она богата муцином, придающим ей вязкость. При попадании в ротовую полость несъедобных, отвергаемых веществ слюна более жидкая и обильная, бедна органическими соединениями (табл. 12.2).

Количество слюны также зависит от характера пищи. Если в пище содержится мало воды, например при употреблении сухарей, выделяется слюна с большим содержанием жидкости. Когда же в состав пищи включено значительное количество воды, то ее содержание в выделяющейся слюне уменьшается.

Слюна, выделяющаяся при поступлении в ротовую полость пищи, отличается от слюны, отделяющейся

Таблица 12.2

Состав слюны, выделившейся за 1 мин из смешанных слюнных желез собаки при введении в ротовую полость различных веществ (средние данные)

Вещество	Количество слюны, мл	Плотные вещества, %	Органические вещества, %	Неорганические вещества, %
Мясо	1,1	1,27	0,95	0,32
Молоко	2,4	1,41	0,98	0,43
Белый хлеб	2,2	0,96	0,59	0,37
Сухари	3,0	1,43	0,96	0,47
Мясной порошок	4,4	1,48	0,86	0,62
Песок	1,9	0,48	0,13	0,35
0,5%-ный раствор HCl	4,3	0,78	0,18	0,5

Благодаря отделению обильной жидкой слюны вредные вещества смываются со слизистой оболочки ротовой полости и не поступают внутрь организма. Если в полость рта попадет кислота или щелочь, то слюна разбавляет эти вещества и тем самым уменьшает их вредное действие на организм.

12.2.1.7. Иннервация слюнных желез. Регуляция слюноотделения

Чувствительными (центростремительными, афферентными) нервами, связывающими ротовую полость с центром слюноотделения, являются волокна **тройничного, лицевого, языкоглоточного нервов** (рис. 12.7). По этим нервам импульсы передаются в ЦНС от рецепторов ротовой полости. **Центр слюноотделения** находится в области ретикулярной формации продолговатого мозга и **входит в состав комплексного пищевого центра продолговатого мозга**. Он представлен нижним и верхним слюноотделительными ядрами (верхнее – ядро лицевого нерва, нижнее – ядро языкоглоточного нерва).

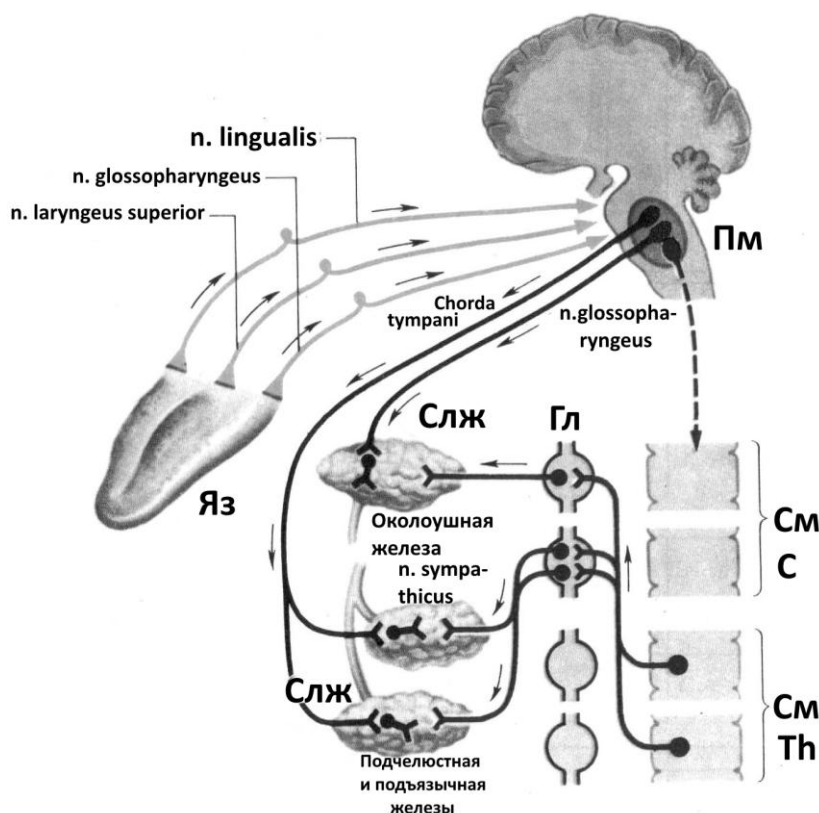


Рис. 12.7. Регуляция выделения слюны из околоушной, подчелюстной, подъязычной слюнных желез:
Пм – продолговатый мозг; См – спинной мозг; Слж – слюнные железы; Яз – язык; Гл – ганглии; С – шейный отдел; Th – грудной отдел

Эфферентная иннервация слюнных желез осуществляется вегетативной нервной системой. **Эфферентными** (центробежными) нервными волокнами, иннервирующими каждую слюнную железу, являются **волокна парасимпатического и симпатического отделов вегетативной нервной системы**.

Парасимпатическая иннервация околоушной слюнной железы осуществляется преганглионарными волокнами в составе яacobсонова нерва (ветвь языкоглоточного нерва – IX пара черепных нервов), которые идут до ушного ганглия. Здесь располагаются эфферентные постганглионарные нейроны, иннервирующие околоушную слюнную железу. Подчелюстная и подъязычная железы иннервируются парасимпатическими секреторными волокнами в составе барабанной струны лицевого нерва (VII пара черепных нервов), идущими до подъязычного и подчелюстного ганглиев, где располагаются постганглионарные нейроны. *При раздражении парасимпатических волокон наблюдаются расширение кровеносных сосудов слюнных желез, увеличение кровотока в тканях желез и усиление их кровоснабжения, что сопровождается обильной секрецией жидкой слюны, содержащей мало органических веществ. Такая иннервация получила название «секреторной».*

Симпатическая иннервация слюнных желез осуществляется преганглионарными симпатическими нервными волокнами, которые начинаются от нейронов боковых рогов спинного мозга (на уровне II–IV грудных сегментов) и оканчиваются в верхнем шейном симпатическом ганглии. В нем располагаются эфферентные или постганглионарные нейроны, иннервирующие все слюнные железы. *При возбуждении симпатических нервных волокон отмечены сужение кровеносных сосудов слюнных желез, уменьшение их кровоснабжения. При этом выделяется небольшое количество вязкой и густой слюны, содержащей в большом количестве органические вещества, поэтому симпатические нервные волокна называются «трофическими».*

При «пищевой секреции» сначала преобладает возбуждение парасимпатических волокон, а затем присоединяется влияние симпатических нервов.

Слюноотделение осуществляется по принципу безусловных и условных рефлексов.

Слюноотделение является ответной реакцией на раздражение тактильных, температурных, вкусовых и болевых рецепторов ротовой полости. Отделение слюны может наблюдаться и при раздражении рецепторов желудка, эмоциональном возбуждении.

Если воздействовать на рецепторы полости рта раствором новокаина, перерезать афферентные или эфферентные пути или разрушить центр слюноотделения, то раздражение рецепторов не вызовет слюноотделения. Это служит доказательством рефлекторного механизма секреции слюнных желез. При действии слабых раздражителей слюноотделение начинается через 20–30 с, сильных – через 1–3 с.

Безусловнорефлекторное слюноотделение происходит при попадании пищи в ротовую полость. Пища раздражает рецепторы ротовой полости, от них импульсы по афферентным путям поступают в центр слюноотделения комплексного пищевого центра, расположенного в продолговатом мозге. Из слюноотделительного центра по эфферентным волокнам в составе VII и IX пар черепных нервов возбуждение доходит до слюнных желез, и они начинают выделять слюну.

Слюноотделение может осуществляться и **условнорефлекторно**. Вид, запах пищи, звуковые раздражения, связанные с приготовлением пищи, вид человека, дающего пищу, и многие другие раздражители, совпадающие по времени с кормлением животного, приводят к отделению слюны. При виде и запахе пищи возбуждаются зрительные и обонятельные рецепторы, возникшие в них нервные импульсы поступают в мозговые отделы зрительного и обонятельного анализаторов, затем по временной нервной связи – в корковое представительство комплексного пищевого центра (центра слюноотделения). Оттуда возбуждение идет в продолговатый мозг, бульбарный центр слюноотделения и по эфферентным путям – к слюнным железам, которые начинают обильно выделять слюну. Таким образом, рефлекторная дуга условного рефлекса проходит через кору больших полушарий головного мозга.

У человека, в отличие от животных, слюна может выделяться не только при виде и запахе пищи, раздражениях, связанных с приготовлением знакомой

пищи, но и даже при разговоре и воспоминании о ней. У человека и животных условнорефлекторное слюноотделение возможно только при наличии аппетита.

Таким образом, регуляция активности нейронов центра слюноотделения осуществляется за счет афферентной импульсации, идущей от рецепторов ротовой полости, а также нервных воздействий, поступающих из коры больших полушарий головного мозга и гипоталамической области.

Определенную роль в регуляции слюноотделения могут играть и **гуморальные факторы**. Так, обеднение крови питательными веществами является мощным стимулом, повышающим активность слюноотделительного центра. Кровь же, богатая питательными веществами, тормозит деятельность центра слюноотделения. Усиление слюноотделения может наблюдаться при повышении содержания в крови углекислого газа, при гипоксии головного мозга. Различные фармакологические препараты могут усиливать или уменьшать отделение слюны.

12.2.1.8. Акт жевания

Акт жевания – это сложный рефлекторный акт, который обеспечивает измельчение пищи, смачивание ее слюной, частичную химическую обработку пищи, формирование пищевого комка-болюса, а также рефлекторно стимулирует слюноотделение, секреторную и моторную функции желудка и тонкого кишечника.

В акте жевания принимают участие **верхняя и нижняя челюсти с зубными рядами, жевательные мышцы, мышцы языка и мягкого неба, мимические мышцы, слизистая оболочка ротовой полости и слюнные железы.**

Акт жевания представляет собой стереотипный повторяющийся процесс смещения нижней челюсти относительно верхней за счет комбинированных поступательных и вращательных движений в височно-нижнечелюстном суставе.

В условиях физиологической нормы акт жевания является строго координированным произвольным актом. Он осуществляется на базе безусловно-рефлекторного механизма, но находится под контролирующим влиянием коры больших полушарий головного мозга, подкорковых ядер и структур

среднего мозга (красное ядро и черная субстанция). Участие высших отделов ЦНС в регуляции акта жевания обеспечивает координацию сокращений различных групп мышц челюстно-лицевой области, а также их произвольное сокращение. В момент нахождения пищи в полости рта происходит раздражение различных рецепторов слизистой оболочки, жевательных мышц, зубов и периодонта. Афферентные импульсы идут по чувствительным нервным волокнам в составе V (тройничный нерв), VII (лицевой нерв) и IX (языкоглоточный нерв) пар черепных нервов в комплексный пищевой центр продолговатого мозга, в центр акта жевания. Из него нервные импульсы по восходящим путям поступают в выше лежащие отделы ЦНС, в кору больших полушарий головного мозга, обеспечивая тем самым произвольный компонент в регуляции акта жевания. Эфферентные импульсы передаются по кортико-бульбарному пути к моторному ядру жевательного центра продолговатого мозга, а затем по центробежным волокнам в составе V, VII и XII пар черепных нервов к жевательным, мимическим мышцам и мышцам языка, вызывая их ритмическую строго координированную сократительную активность.

12.2.1.9. Акт глотания

Акт глотания – это сложный рефлекторный акт, который обеспечивает перемещение пищевого комка через ротовую полость, глотку и пищевод в желудок.

Он обусловлен **координированными сокращениями поперечнополосатых мышц** ротовой полости, глотки и **гладких мышц** пищевода (рис. 12.8).

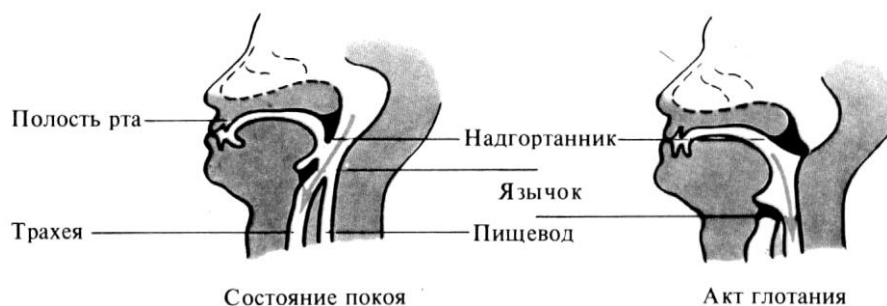


Рис. 12.8. Состояние верхних отделов пищеварительного тракта при акте глотания

Акт глотания регулируется рефлекторно. Основной механизм – **безусловно-рефлекторный**, обусловленный раздражением рецепторов языка, глотки, механорецепторов пищевода. **Произвольный компонент с участием коры больших полушарий головного мозга** имеет только ротовая фаза.

Акт глотания включает в себя ряд последовательных взаимосвязанных процессов, которые протекают в три фазы.

1. Ротовая фаза (произвольная) – сформированный пищевой комок объемом 5–15 см³ за счет координированных движений языка и щек перемещается по спинке языка к его корню, а далее – за передние дужки глоточного кольца.

2. Глоточная фаза (быстрая непроизвольная) – пищевой комок проходит через зев, раздражая его рецепторы. Во второй фазе происходит рефлекторное сокращение мышц ротоглоточной области и гортани:

а) мышц, поднимающих мягкое небо, что препятствует попаданию пищевого комка в носоглотку;

б) отмечается смещение подъязычной кости, поднятие гортани и закрытие надгортанником входа в гортань;

в) последовательно сокращаются мышцы верхнего, среднего и нижнего констрикторов глотки.

Одновременно движению пищевого комка способствует разность давлений между ротовой полостью и нижележащими отделами глотки.

3. Пищеводная фаза (медленная непроизвольная) заключается в продвижении пищевого комка по пищеводу за счет непроизвольных перистальтических сокращений мышц пищевода (диагастальсис), обусловленных раздражением механорецепторов слизистой оболочки. Перемещению пищевого комка способствует также ряд факторов: сила тяжести комка, градиенты внутриполостного давления, присасывающее действие отрицательного внутригрудного давления. Жидкая пища проходит по пищеводу за 1–3 с, а твердая – за 8–9 с.

12.2.2. Особенности пищеварения в желудке

Пища из ротовой полости поступает в желудок, где осуществляется следующий этап процесса пищеварения. **Химическая обработка** пищи происходит

за счет различных ферментов, поскольку отмечается послойное расположение пищи. Так, во внутренних слоях пищевого содержимого, где сохраняется нейтральная или слабоосновная среда, продолжается действие ферментов слюны. В пристеночных же слоях, которые непосредственно контактируют со слизистой оболочкой, отмечается резко кислая среда, присоединяется воздействие ферментов желудочного сока, и происходит наиболее интенсивное расщепление белков до различных промежуточных продуктов. **Механическая обработка** пищи обеспечивается сокращениями гладких мышц желудка. Под влиянием химических и механических воздействий пищевые комки в желудке превращаются в **пищевую кашу (химус)**.

12.2.2.1. Функции желудка

Различают пищеварительные и непищеварительные функции желудка.

Пищеварительные функции представлены секреторной, моторной, эвакуаторной, всасывательной, резервуарной функциями.

Желудок является **резервуаром** для пищи или своеобразным **пищевым депо**. Его вместимость у взрослого человека – около 2–3 л. В полости желудка пища может задерживаться до 3–10 часов, подвергаясь дальнейшей химической и механической обработке. В желудке осуществляется также регуляция температуры пищи, она согревается или охлаждается до температуры внутренней среды организма.

1. Секреторная функция желудка обеспечивается железами, находящимися в его слизистой оболочке и вырабатывающими желудочный сок, ферменты которого обладают протеолитической активностью и обеспечивают расщепление белков.

2. Моторная функция осуществляется за счет сокращений гладкой мускулатуры стенок желудка, благодаря чему происходят перемешивание пищевого содержимого в желудке, его размельчение, растворение, сортирование и образование пищевой кашицы (химуса).

3. Эвакуаторная функция заключается в том, что по мере механической и химической обработки жидкое содержимое желудка перемещается в антраль-

ную часть, а оттуда равномерными порциями эвакуируется в двенадцатиперстную кишку.

4. Всасывательная функция желудка способствует поступлению в организм из желудка продуктов расщепления белка, воды, минеральных солей, спирта, лекарственных веществ и других соединений.

Желудку свойственны также разнообразные **непищеварительные функции**, которые рассматриваются ниже.

1. Экскреторная функция желудка заключается в выделении с желудочным соком продуктов обмена белка (мочевина), углеводов (молочная кислота), различных лекарственных веществ (йод, хинин, морфин, мышьяк, салициловый натрий).

2. Инкреторная функция связана с тем, что в желудке обнаружены специализированные клетки APUD-системы, где вырабатывается ряд гормонов, оказывающих регулирующее воздействие на процессы пищеварения. В частности, в области тела желудка и его антральной части располагаются D и D₁ клетки, продуцирующие соматостатин и ВИП (вазоактивный интестинальный полипептид), Р-клетки, вырабатывающие бомбезин, а также ЕС- и ECL-клетки, синтезирующие серотонин, гистамин, катехоламины. В пилорическом отделе желудка содержатся G-клетки, где образуется гормон гастрин.

3. Регуляция процессов кроветворения обеспечивается соединениями, которые вырабатываются в желудке и связывают витамин В₁₂, необходимый для полноценного эритропоэза. Витамин В₁₂ (кобаламин) называют **внешним фактором Кастла**. Он поступает в организм вместе с животной пищей, корнеплодами, бобовыми, однако в желудке может легко разрушаться под действием пищеварительных ферментов. Было установлено, что в составе «невидимой» слизи желудка содержатся особый **Р-связывающий белок (транскобаламин I)**, обладающий высокой степенью сродства к витамину В₁₂, и **гастромукопротеид (внутренний фактор Кастла)**. Они образуют комплексное соединение, которое транспортируется в двенадцатиперстную кишку. Здесь под действием ферментов поджелудочного сока R-белок разрушается, а комплекс «внутренний фактор Кастла – кобаламин» передвигается далее в подвздошную кишку, где адсорбирует-

ся при участии мембраносвязанных рецепторов энтероцитов. В крови кобаламин связывается с другим транспортным белком – **транскобаламином II** и переносится в печень и костный мозг, где участвует в регуляции эритропоэза.

4. Желудок принимает также участие в **регуляции реакции (pH) внутренней среды** организма за счет изменения интенсивности секреции водородных (H^+) ионов, анионов Cl^- . Из крови ионы хлора секретируются в полость желудка в соединении с ионами водорода, образующимися в эпителии желудка при участии карбоангидразы. Во внутреннюю среду организма (в плазму крови) вместо хлоридов реабсорбируются бикарбонатные (HCO_3^-) анионы.

5. Бактерицидная функция желудка осуществляется за счет соляной кислоты желудочного сока, создающей резко кислую среду, губительную для многих бактерий, а также различных бактерицидных веществ в составе содержимого желудка и слизи, в частности лизоцима, сиаломуцинов, способных связывать вирусы.

12.2.2.2. Анатомо-физиологические особенности желудка

Анатомически желудок состоит из кардиального и пилорического отделов.

Кардиальный отдел составляет 2/3 желудка, пилорический – 1/3. Кардиальный отдел включает в себя собственно кардиальную часть, тело и дно желудка. Пилорический отдел подразделяется на две части: правую, или пилорический канал (анtrum), и левую, или преддверие (рис. 12.9). Внутренняя поверхность желудка выстлана однослойным

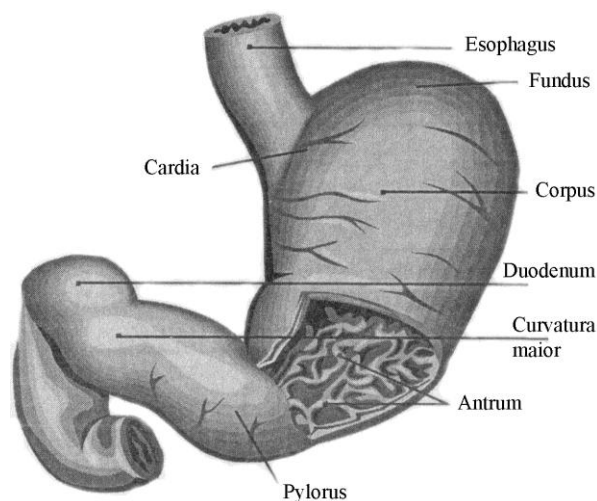


Рис. 12.9. Отделы желудка

высокопризматическим эпителием, обладающим способностью непрерывно секретировать гелеобразный мукоидный секрет, или «видимую» слизь, а также слабоосновную жидкость. Эти секреты покрывают слизистую оболочку слоем толщиной до 1,5 мм и вместе с покровным эпителием образуют мукозо-бикарбонатный барьер, защищающий внутреннюю поверхность желудка от переваривающего действия кислотно-пептического фактора.

С функциональной точки зрения в желудке выделяют несколько секреторных зон с железами желудка, которые отличаются по клеточному составу и характеру выделяемого секрета. Среди них различают кардиальную часть, область малой кривизны, тело и дно желудка, пилорическую зону.

Афферентная и эфферентная иннервации желудка осуществляются вегетативной нервной системой.

Афферентные импульсы от рецепторов желудка поступают в ЦНС по волокнам блуждающего нерва. **Эфферентная иннервация** желудка осуществляется экстрамуральной нервной системой (симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы) и интрамуральными образованиями (ми-энтеральное сплетение с клетками Догеля I типа). **Симпатическая иннервация обеспечивается волокнами чревных нервов, а парасимпатическая – волокнами блуждающих нервов.** Кроме того, в эфферентной иннервации желудка участвуют волокна диафрагмального нерва.

12.2.2.3. Железы желудка

В соответствии с функциональными зонами **в слизистой оболочке желудка различают несколько видов желез, в частности кардиальные, фундальные, пилорические и интермедиарные.** Желудочные железы открываются выводными протоками на дне желудочных ямок в слизистой оболочке. В зависимости от локализации в той или иной зоне железы имеют неоднородный состав, представленный главными, обкладочными, добавочными, мукоидными, аргентаффиными клетками и др.

Кардиальные железы находятся, соответственно, в кардиальной части желудка, имеющей форму кольца шириной 1–4 см и расположенной между пи-

щеводом и телом желудка. В этих железах преобладают **мукоидные клетки**, вырабатывающие **слизь**, а также обнаруживаются обкладочные и аргентаффиновые клетки.

К фундальным железам относятся железы тела, дна и малой кривизны желудка.

Эти железы играют основную роль в секреции желудочного сока. В их состав входят **главные клетки**, вырабатывающие **пепсиногены**, **обкладочные клетки (париетальные glanduloциты)**, выделяющие **соляную кислоту**, а также **добавочные и мукоидные клетки**, образующие **мукоидный секрет** («невидимую» слизь, бикарбонаты, гастромукопротеид или внутренний фактор Кастла). Желудочный сок, вырабатываемый железами этих отделов желудка, особенно в области малой кривизны, имеет резко кислую реакцию и высокую протеолитическую активность.

В пилорической части желудка располагаются **пилорические железы**, содержащие главным образом мукоидные клетки, которые непрерывно секретируют слизь. В направлении к двенадцатиперстной кишке в железах резко уменьшаются количество и размер обкладочных клеток, в антральной части желудка они отсутствуют, поэтому выделяющийся здесь секрет имеет щелочную реакцию. *Важной отличительной особенностью пилорических желез является наличие в их составе клеток диффузной нейроэндокринной системы*, вырабатывающих специфические гормоны и биологически активные вещества. Так, **аргентаффиновые клетки** продуцируют **предшественник серотонина**, **G-клетки** вырабатывают **гастрин**, **D- и D₁-клетки**, продуцирующие **соматостатин и ВИП** (вазоактивный интестинальный полипептид), **P-клетки**, вырабатывающие **бомбезин**, **ЕС- и ЕСL-клетки**, синтезирующие **серотонин, гистамин, катехоламины**.

Интермедиарные железы находятся на узкой полоске (1,5–2 см) между телом и антральным отделом желудка. Клеточный состав напоминает фундальные железы, однако в них меньше главных клеток и больше добавочных клеток.

12.2.2.4. Методы изучения секреции желудочных желез

Большая часть сведений о секреторной деятельности желудочных желез получена в экспериментах на собаках. Наблюдения, проведенные на людях, свидетельствуют об отсутствии существенных различий в механизме секреции желудочного сока у человека и собаки, поэтому эксперименты на собаках приобрели важное значение для понимания процессов пищеварения у человека.

В 1842 году русский хирург В.А. Басов произвел операцию наложения фистулы желудка животным. Желудочные фистулы – это отверстия, созданные оперативным путем, посредством которых устанавливается сообщение между полостью целого желудка или его отдельных частей и внешней средой. Операция наложения фистулы желудка собаке заключается в следующем. У животного, находящегося под наркозом, вскрывают брюшную полость, извлекают желудок и в его стенке делают небольшое отверстие, в которое вводят специальную канюлю (фистульную трубку), напоминающую по внешнему виду катушку. Один конец канюли закрепляют специальным швом, наложенным на стенку желудка, другой выводят через брюшную стенку наружу. Брюшную полость зашивают. Канюля снаружи закрыта крышкой, чтобы содержимое желудка не вываливалось. Крышку с канюли снимают только во время опытов. У животных, оперированных таким способом, в любой момент можно получить желудочное содержимое, но не чистый желудочный сок. Только при раздражении собаки видом и запахом пищи экспериментатор имеет возможность собрать в пробирку небольшое количество желудочного сока, не имеющего примеси пищи и слюны (рис. 12.10).

В 1889 году И.П. Павловым и Е.О. Шумовой-Симановской была разработана и выполнена операция на собаках, позволяющая изучать особенности секреции желудочного сока при раздражении пищей рецепторов ротовой полости. *После наложения фистулы на желудок у собак перерезали пищевод на шее (эзофаготомия) оба его конца выводили наружу и вшивали в кожную рану.*

Во время кормления такого животного пища не попадает в желудок, а вы-

падает из головного отверстия пищевода. Собака может часами есть пищу, не насыщаясь. *Данный вид кормления И.П. Павлов назвал мнимым кормлением.*

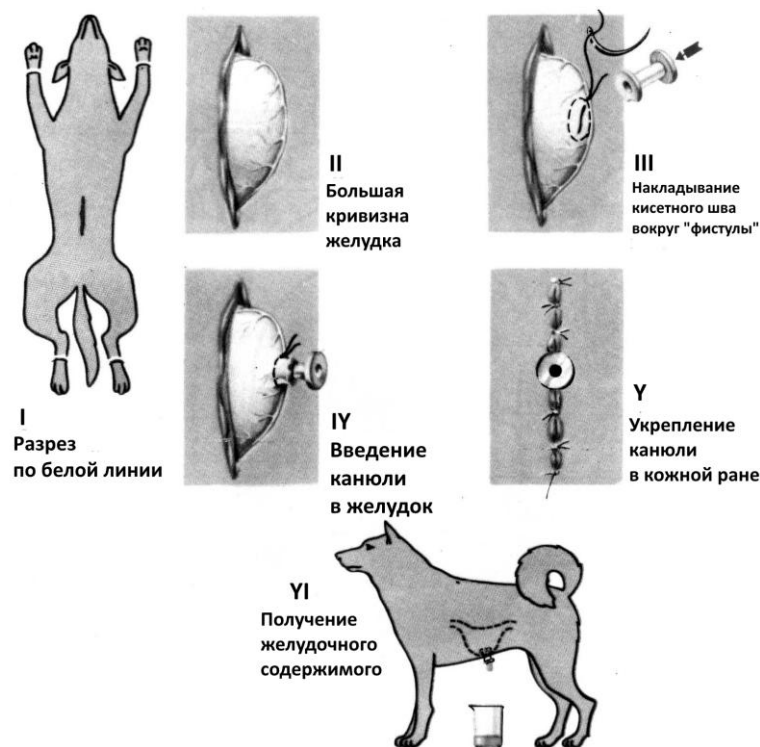


Рис. 12.10. Схема операции наложения фистулы желудка (по А. Басову и И.П. Павлову)

При мнимом кормлении эзофаготомированных собак из желудка выделяется чистый желудочный сок, не содержащий никаких примесей. При указанных условиях опыта можно получить большие количества сока. Операция наложения фистулы желудка в комбинации с эзофаготомией позволяет изучать рефлекторные влияния с рецепторов полости рта и глотки на железы желудка. Однако с помощью этого метода невозможно выяснить особенности воздействия на сек-

рецию желудочных желез пищи, находящейся в желудке (рис. 12.11).

Учитывая недостатки описанных выше хирургических вмешательств, *И.П.*

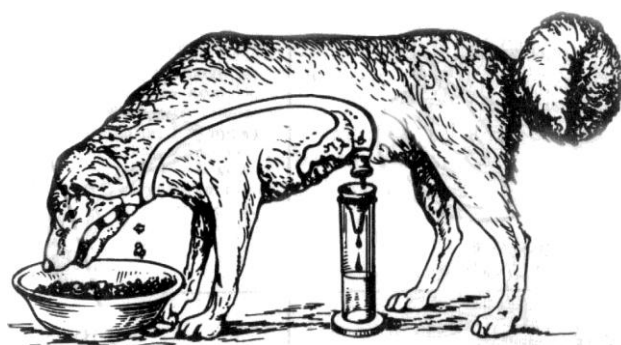


Рис. 12.11. Опыт мнимого кормления

Павлов, усовершенствовав метод Гейденгайна, в 1894 году предложил новую операцию – создание маленького изолированного желудочка. Сущность этой операции состоит в том, что из большого желудка при помощи специальных разрезов выкраивают маленький желудочек, не сообщающийся с основным и отделенный от него двумя сводами слизистой оболочки. В маленький желудочек вставляют канюлю или его края вшивают в кожную рану (рис. 12.12).

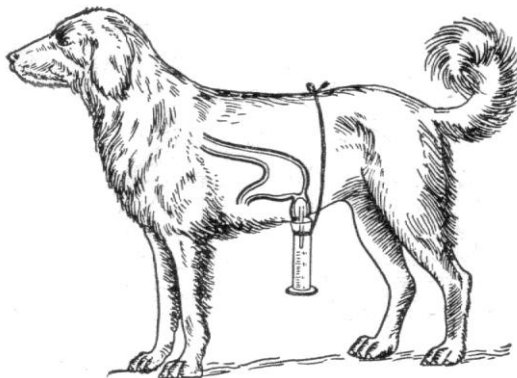


Рис. 12.12. Сокоотделение из изолированного желудочка

Достоинством разработанной И.П. Павловым операции является то, что она не нарушает кровоснабжение и иннервацию маленького желудочка. В результате секреторные процессы в нем протекают нормально и отражают активность железистого аппарата большого желудка. Так как пища в изолированный желудочек не попадает, то выделяемый его железами желудочный сок свободен от посторонних примесей и можно изучить качественный и количественный его состав.

Для получения желудочного сока у человека применяют желудочный зонд. Для того чтобы вызвать секрецию желез желудка, используют механическое и химическое раздражение его слизистой оболочки с помощью пробного завтрака: 50 г белого хлеба и стакан теплой воды, или раствор кофеина, или капустный сок. Через определенное время после еды через зонд извлекают содержимое желудка и производят его анализ.

Можно использовать толстый зонд для одномоментного исследования секреторной функции желудка и тонкий зонд для фракционного изучения активности секреторного аппарата желудка.

12.2.2.5. Состав желудочного сока и физиологическая роль его компонентов

У взрослого человека в течение суток образуется около 2–2,5 л желудочного сока. Это бесцветная жидкость без запаха, плотностью 1,002–1,007, имеющая кислую реакцию (рН 1,5–2,5). В желудочном соке содержится до 99–99,5% воды. Сухой остаток (0,5–1%) представлен органическими и неорганическими веществами.

Органическая часть желудочного сока включает в себя разнообразные вещества:

1. Небелковые азотсодержащие вещества – мочевина, аммиак, молочная кислота, аминокислоты, полипептиды.

2. Желудочная слизь (муцин) образована различными веществами, в частности гликопротеидами, протеогликанами, мукополисахаридами, сиаломуцинами, мукопротеидами. Различают два вида слизи: нерастворимая («видимая») слизь и растворимая («невидимая»). Непрерывно секретируемая **«видимая» слизь** покрывает внутреннюю поверхность слизистой оболочки (0,5–1,5 мм) и играет очень важную роль в желудке:

- участвует в образовании мукозо-бикарбонатного барьера, защищающего слизистую оболочку от воздействия кислотно-пептического фактора и самопереваривания;
- содержит бикарбонатную и фосфатную буферную системы и участвует в регуляции рН;
- сиаломуцины слизи связывают и нейтрализуют вирусы;
- создает барьер, непроницаемый для компонентов бактериальных клеев;
- предохраняет от разрушения витамины группы В, С;
- возбуждает секрецию желез желудка и поджелудочной железы.

«Невидимая» слизь представляет собой коллоидный раствор, содержащий в основном мукопротеиды (**внутренний фактор Кастла**), **Р-белки**, участвующие в связывании витамина В₁₂ в желудке с образованием антианемического фактора.

3. Ферменты составляют главную часть органических веществ, вхо-

дящих в состав желудочного сока. К ним относятся **пепсины**, обладающие протеолитической активностью. Они вырабатываются главными клетками фундальных желез желудка. Известно семь типов пепсинов, но наиболее важными из них являются следующие:

- **пепсин А**, выделяющийся в неактивной форме, в виде **пепсиногена** и активирующийся под воздействием соляной кислоты; проявляет свою активность в резко кислой среде (при рН 1,5–2) и расщепляет белки до промежуточных продуктов – альбумоз и пептонов;
- **пепсин С (гастриксин)** – его ферментативная активность близка к активности пепсина, однако оптимум активности этого фермента проявляется при рН равном 3,2–3,5;
- **пепсин В (желатиназа)** проявляет выраженное желатинозное действие, расщепляет белок – желатину, которая в большом количестве содержится в соединительной ткани;
- **пепсин Д (ренин, сычужный фермент или химозин)** вызывает створаживание молока, расщепляет казеин молока в присутствии ионов Ca^{2+} с образованием параказеина и сывороточного белка.

В желудочном соке обнаружены также **непротеолитические ферменты**:

- **лизоцим** – вырабатывается клетками поверхностного эпителия, обуславливает бактерицидные свойства желудочного сока;
- **амилаза, карбоангидраза и желудочная липаза** (желудочный сок обладает слабой амилолитической и липолитической активностью);
- **уреаза, рибонуклеаза** и др.

Переваривающая способность желудочного сока, выделяемого различными отделами слизистой оболочки желудка, неодинакова. Наибольшей переваривающей способностью обладает желудочный сок, который выделяют железы малой кривизны желудка, наименьшей – пилорического отдела желудка.

Неорганическая часть желудочного сока представлена **соляной кислотой**, которая вырабатывается париетальными (обкладочными) glanduloцитами фундальных и в меньшей степени кардиальных желез. В желудочном соке соляная кислота содержится в свободном и связанном состоянии, на ее долю прихо-

дится от 0,4 до 0,6% сухого остатка. Соляная кислота играет большую роль в процессах пищеварения:

1. Создает **кислую среду** в желудке и **оптимальную величину pH** для ферментативной активности пепсинов желудочного сока.
2. Вызывает **денатурацию и набухание белков**, что **облегчает их расщепление** протеолитическими ферментами в полости желудка.
3. **Активирует пепсиногены** и способствует их превращению в пепсины.
4. **Стимулирует моторную и секреторную функции** желудка и тонкого кишечника.
5. **Усиливает образование гастрина** в желудке, **просекретина** в двенадцатиперстной кишке и способствует его активации в секретин.
6. **Регулирует работу пилорического сфинктера.**
7. **Обладает бактерицидными свойствами.**

Кроме соляной кислоты, к этой группе веществ относятся хлориды, аммиак, фосфаты, бикарбонаты, ионы натрия, калия, кальция, магния.

12.2.2.6. Регуляция желудочной секреции

Различают базальную и стимулированную секрецию желудочного сока.

Базальная секреция осуществляется натощак, в голодной фазе (в межпищеварительный период) при пустом желудке. При этом выделяется небольшое количество сока (около 50 мл), он смешивается со слюной и с секретом двенадцатиперстной кишки, имеет слабокислую реакцию. Между приемами пищи отмечается периодическая функциональная активность желез.

Стимулированная (пищеварительная) секреция связана с приемами пищи, приводит к отделению значительного количества желудочного сока, имеющего резко кислую реакцию и обладающего выраженной протеолитической активностью. Интенсивность и характер секреции желудочного сока зависят от корректирующих влияний различных регуляторных механизмов: **нервного, гуморального и местного.**

Весь период желудочной секреции делят **на три фазы**: первая – сложно-рефлекторная («психическая», цефалическая или мозговая), вторая – желудочная

(химическая, гуморально-химическая, нейрогуморальная) и третья – кишечная.

Сложнорефлекторная фаза желудочной секреции осуществляется на базе условных и безусловных рефлексов.

Условнорефлекторное отделение желудочного сока вызывает вид пищи, ее запах, звуковые сигналы, связанные с приготовлением пищи, т.е. раздражение обонятельных, зрительных, слуховых рецепторов.

Нервные импульсы, формирующиеся в этих рецепторах, поступают в мозговой отдел соответствующих анализаторов, затем в соответствующие нейроны коры больших полушарий головного мозга (корковое представительство комплексного пищевого центра), отсюда – в комплексный пищевой центр продолговатого мозга и по секреторным ветвям блуждающего нерва – к железам желудка. Сок, который начинает при этом выделяться, И.П. Павлов назвал запальным, аппетитным. Он выделяется в небольшом количестве, но богат ферментами и, следовательно, обладает большой переваривающей способностью. С момента попадания пищи в ротовую полость включается **безусловно-рефлекторный компонент** первой фазы желудочной секреции (рис. 12.13).

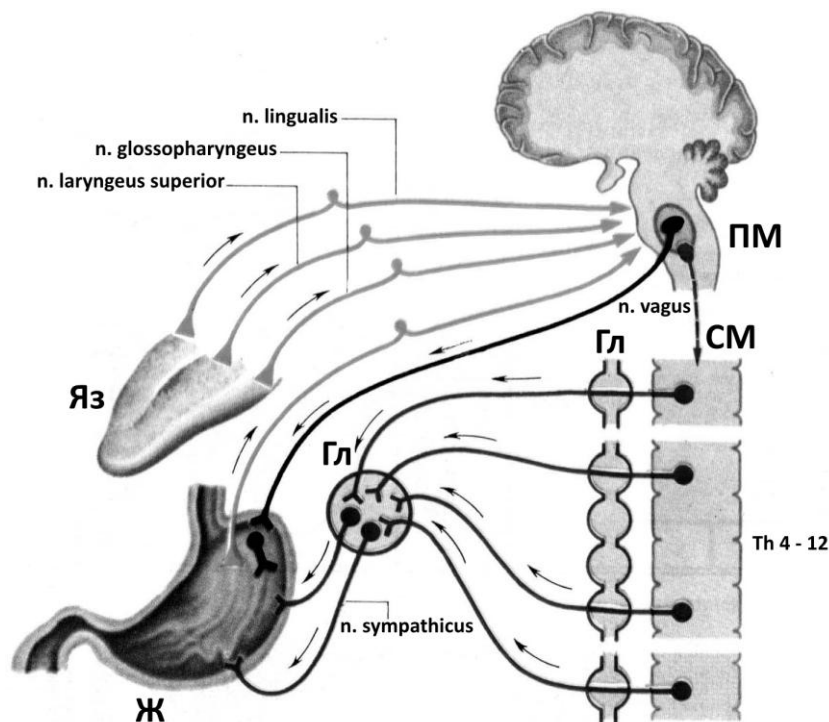


Рис. 12.13. Регуляция секреции желудочного сока:

Гл – ганглий; См – спинной мозг; Пм – продолговатый мозг; Яз – язык; Ж – желудок

В момент акта еды происходит раздражение тактильных, температурных, вкусовых рецепторов слизистой оболочки ротовой полости и механорецепторов глотки. От рецепторов ротовой полости и глотки афферентные импульсы по волокнам тройничного, лицевого, языкоглоточного нервов, по веточкам блуждающего нерва поступают в комплексный пищевой центр продолговатого мозга, в зрительные бугры, гипоталамус, а также в корковое представительство комплексного пищевого центра. Большую роль в безусловно-рефлекторной регуляции желудочной секреции играет **возбуждение высших подкорковых парасимпатических центров гипоталамуса**. Они активируют нейроны комплексного пищевого центра продолговатого мозга, где возникают нервные импульсы, которые **по эфферентным волокнам в составе блуждающего нерва** поступают к интрамуральным ганглиям желудка, где находятся клетки Догеля I типа. Окончания их нервных волокон выделяют ацетилхолин, который **повышает секреторную активность главных, обкладочных и мукоидных клеток фундальных желез**. Если в гипоталамусе возбуждаются **высшие подкорковые симпатические центры**, то эфферентные влияния на железы желудка опосредуются через **чревные нервы**. С окончаний нервных волокон выделяется норадреналин, что вызывает **угнетение секреторной функции желудка**. В то же время увеличивается образование слизи и пепсиногенов. При сочетанном влиянии с другими факторами наблюдается выделение значительного количества желудочного сока, содержащего большое количество слизи и ферментов.

Первая фаза желудочной секреции длится 30–40 мин и имеет большое значение для пищеварения. Благодаря соку, выделяющемуся в этой фазе, желудок оказывается заранее подготовленным к приему пищи.

Процесс рефлекторного отделения желудочного сока длительный. В результате 2–3-минутного кормления собак рефлекторное отделение желудочного сока продолжается в течение 3–4 ч.

Таким образом, в первой фазе секреции отделение желудочного сока контролируется нервно-рефлекторным механизмом.

Желудочная фаза желудочной секреции наступает по мере продвижения пищи в желудок. В этой фазе регуляция секреции осуществляется с уча-

ствием нервных, гуморальных факторов, а также определенную роль играют местные механизмы регуляции.

Безусловнорефлекторное отделение желудочного сока обусловлено раздражением рецепторов слизистой оболочки желудка поступающей сюда пищей. Механическое растяжение желудка ведет к возбуждению механорецепторов, а продукты расщепления белка (пептиды, альбумозы и пептоны) воздействуют на хеморецепторы. Возникшее возбуждение по чувствительным волокнам блуждающего нерва достигает комплексного пищевого центра продолговатого мозга, откуда по секреторным волокнам блуждающего нерва импульсы поступают к железам желудка (**ваго-вагальный секреторный рефлекс**). Если перерезать у животных блуждающие нервы, то сокоотделение на раздражение механорецепторов желудка не возникает. У человека отделение сока при раздражении этих рецепторов происходит через 5 мин.

Гуморальная регуляция осуществляется под действием гастроинтестинальных гормонов и биологически активных веществ.

Так, освобождающийся с окончаний постганглионарных нервных волокон ацетилхолин стимулирует G-клетки пилорической части желудка, которые выделяют гормон **гастрин**. Продукция гастрина увеличивается также при механическом растяжении антральной части желудка, под действием продуктов переваривания белков, экстрактивных веществ. Он всасывается в кровь и с током крови (эндокринным путем) поступает к железам желудка. ***Гастрин является наиболее сильным стимулятором обкладочных клеток, и в меньшей степени – главных. Он взаимодействует со специфическими рецепторами обкладочных клеток, приводя к усилению секреции соляной кислоты.***

Опосредованное действие на секрецию желудочного сока оказывает другой гастроинтестинальный гормон – **бомбезин**, синтезируемый Р-клетками антральной части желудка. **Он усиливает образование гастрина, а следовательно, секрецию соляной кислоты.**

Сильное действие на желудочную секрецию оказывает **гистамин**, который содержится в пищевых веществах, а также синтезируется ECL-клетками слизистой оболочки фундального отдела желудка. ***Гистамин взаимодействует***

с H_2 -рецепторами обкладочных клеток и усиливает секрецию соляной кислоты.

Определенную роль в регуляции отделения желудочного сока могут играть и местные механизмы при участии ганглиев интрамуральной нервной системы (межмышечные сплетения Ауэрбаха). К числу химических веществ, способных оказывать непосредственное влияние на секрецию желез слизистой оболочки желудка, особенно пилорических, относятся продукты переваривания белков (нутриенты), экстрактивные вещества мяса, печени, овощей, пряностей, спирты, кофеин, соляная кислота. При раздражении механо- и хеморецепторов возбуждение распространяется по коротким рефлекторным дугам. С окончаний холинергических нейронов выделяется ацетилхолин, который стимулирует G-клетки и освобождение из них гастрина.

Желудочная фаза наиболее продолжительная и длится от 2 до 6 часов.

Кишечная фаза желудочной секреции начинается с момента поступления пищи в кишечник. *Регуляция секреции в этой фазе осуществляется на основе нервно-рефлекторного и гуморального механизмов.* Недостаточно обработанная пищевая кашица слабокислой реакции раздражает механо-, осмо- и хеморецепторы слизистой оболочки кишечника, в результате чего на основе **безусловнорефлекторного механизма** изменяется интенсивность желудочной секреции. Аfferентные и эfferентные волокна проходят в составе блуждающих нервов. Кроме того, выраженное стимулирующее влияние на сокоотделение в желудке в этой фазе оказывают продукты расщепления белков, всосавшиеся в кровь (аминокислоты).

Гуморальная регуляция обеспечивается гормонами желудочно-кишечного тракта, в частности **гастрином**, а также синтезируемыми в двенадцатиперстной кишке **энтерogaстрином**, **мотилином**, **секретином**, **холецистокинином**. Им свойственно стимулирующее действие на желудочную секрецию.

Кишечная фаза продолжается от 1 до 3 ч.

В конце кишечной фазы присоединяется действие факторов, ингибирующих секрецию желудочного сока. К ним относятся:

- продукты расщепления жиров и крахмала;

- уменьшение рН дуоденального содержимого ниже 3,0;
- гормоны и пептиды, вырабатываемые слизистой оболочкой желудка и верхнего отдела тонкого кишечника (**энтерогастрон, энтероглюкагон, соматостатин, ВИП, ГИП и др.**).

12.2.2.7. Влияние качества пищи на желудочную секрецию

Железы желудка вне процесса пищеварения выделяют только слизь и пилорический сок. После поступления пищи в ротовую полость или при виде пищи, ее запахе и действии на организм раздражителей, связанных с едой, начинается сокоотделение в желудке. Скрытый, латентный период возбуждения желез желудка непродолжительный, и сокоотделение начинается через 5–9 мин после того как человек или животное начало есть. Исследования, проведенные П.П. Хижиним в лаборатории И.П. Павлова на собаках с изолированным желудочком, показали, что **количество и качество желудочного сока, а также продолжительность секреторного процесса находятся в строгой зависимости от характера пищи, т.е. определенному виду пищи соответствуют определенная деятельность желез и свойства пищеварительного сока. Это явление получило название адаптации пищеварительных желез.** Доказательством наличия такой зависимости являются классические опыты, проведенные в лаборатории И.П. Павлова, в которых получены кривые желудочной секреции на различную пищу. Собаки получали хлеб в качестве углеводной пищи, нежирное мясо, содержащее в основном белки, и молоко, в состав которого входят белки, жиры, углеводы (рис. 12.14).

Наблюдения показали, что начало секреции при любом пищевом раздражителе всегда связано с обстановкой, предшествующей и сопутствующей принятию пищи, а также рефлексным воздействием с рецепторов ротовой полости и глотки на железистый аппарат желудка. В результате в 1-й час количество и качество желудочного сока, выделяющегося при употреблении хлеба и мяса, не зависели от

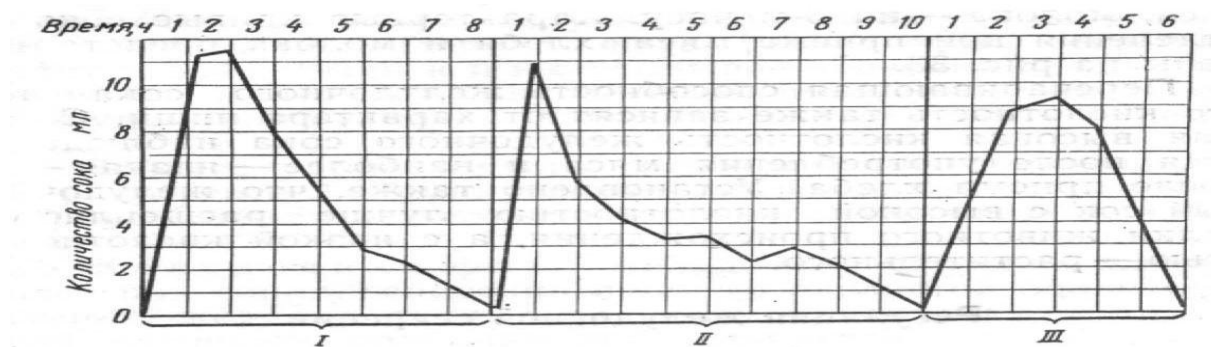


Рис. 12.14. Кривые секреции желудочного сока (I – на мясо; II – на хлеб; III – на молоко)

химических свойств пищи. В последующие часы интенсивность и продолжительность секреции желудочного сока определяются химическими свойствами пищи (составные части пищи, продукты ее переваривания, гормоны).

Было также установлено, что больше всего сока выделяется после приема мяса, меньше – хлеба и молока. Длительность секреции сока различна: на мясо сок выделяется в течение 7 ч, на хлеб – 10 ч, на молоко – 6 ч. Максимальное количество сока отделяется после употребления мяса к концу 2-го ч, хлеба – к концу 1-го ч, молока – на 3-м ч.

Переваривающая способность желудочного сока и его кислотность также зависят от характера пищи. Самая высокая кислотность желудочного сока наблюдается после употребления мяса и наиболее низкая – после приема хлеба. Установлено также, что желудочный сок с высокой кислотностью лучше расщепляет белки животного происхождения, а с низкой кислотностью – растительного.

12.2.2.8. Моторная функция желудка

Моторная функция желудка (моторика) обеспечивается сократительной активностью гладкомышечных волокон, расположенных в стенке желудка. Эта функция способствует механической обработке пищи в желудке, т.е. ее перемешиванию, размельчению, перетиранию и продвижению далее в двенадцатиперстную кишку.

В области дна желудка мышечная оболочка развита слабо, хорошо выражена в теле желудка и наибольшего развития достигает в зоне привратника.

Гладкомышечные волокна располагаются в три слоя: наружный продольный, средний циркулярный и внутренний косой. В момент акта еды при раздражении рецепторов ротовой полости, а также в первые минуты после приема пищи наблюдаются рефлекторное расслабление гладких мышц желудка, уменьшение давления в его полости, что способствует увеличению объема желудка и облегчает наполнение его пищей.

Однако достаточно быстро в наполненном желудке вновь усиливается сократительная активность гладких мышц. Было установлено, что гладкомышечные волокна в области малой кривизны обладают **автоматией** (спонтанной ритмической биоэлектрической активностью) и образуют так называемый **пейсмейкер**, или **водитель ритма**. Его функция определяет частоту волн сокращения, которые распространяются к телу желудка и его антральному отделу (рис. 12.15).

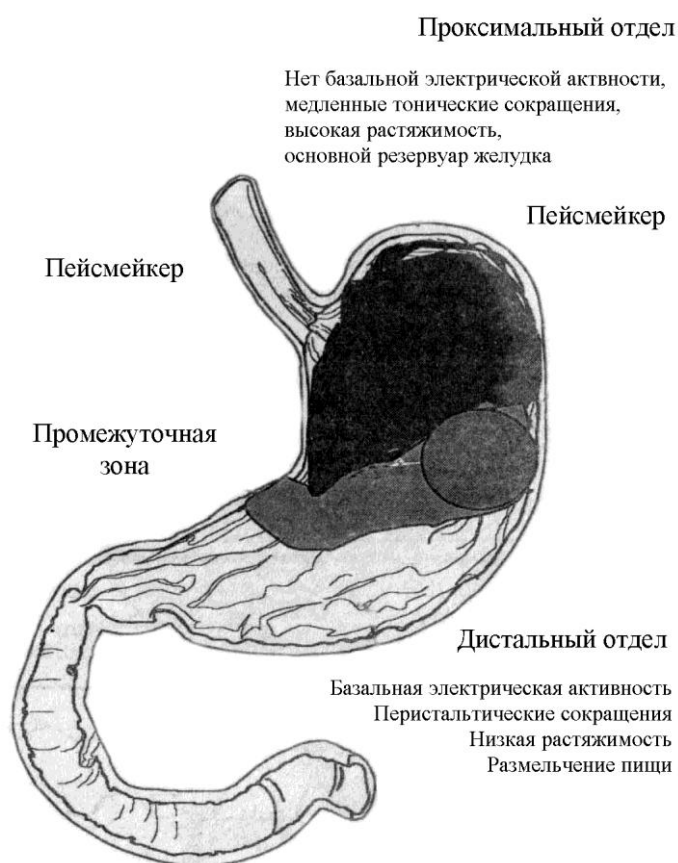


Рис. 12.15. Моторика различных отделов желудка

С помощью современных методов исследования (рентгенография, баллонная гастрография и др.) было установлено **три вида** двигательной активности гладких мышц желудка: **перистальтические, систолические и тонические**. Эти движения являются проявлением пищеварительного типа моторики в желудке.

Перистальтические движения осуществляются за счет координированных сокращений циркулярных мышц желудка. Волна сокращения начинается в области малой кривизны около кардии и распространяется до пилорического сфинктера. Перистальтические сокращения свойственны главным образом телу желудка и его пилорической части, в то время как дно выполняет главным образом резервуарную функцию. Перистальтические волны возникают у человека с частотой 3 раза в 1 мин. Скорость распространения перистальтических волн в желудке человека составляет 1 см/с и возрастает в пилорической части до 3–4 см/с. Благодаря перистальтическим сокращениям содержимое желудка перемещается в сторону привратника и двенадцатиперстной кишки.

Систолические сокращения (антральная систола) связаны с сокращением мышц терминальной части пилорического отдела желудка. Эти движения обеспечивают перемещение порции желудочного содержимого в двенадцатиперстную кишку. Оставшаяся же часть вновь возвращается в проксимальную часть пилорического отдела желудка, здесь она перетирается и подготавливается к эвакуации в двенадцатиперстную кишку.

Тонические сокращения относятся к неперистальтическим движениям желудка. Они обусловлены сильными и длительными изменениями тонуса мышц желудка, что приводит к уменьшению объема полости в данном отделе или во всем желудке и к повышению давления в нем. Длительность тонического сокращения может составлять от одной до нескольких минут. При этом давление повышается, но незначительно – до 294,2–352,3 Па (30–40 мм вод.ст). Тонические сокращения также способствуют перемещению содержимого желудка. При понижении тонуса мышц, особенно дна желудка, объем органа увеличивается, что создает условия для большего поступления пищи в этот отдел пищеварительной трубки.

Помимо рассмотренных видов моторной активности в желудке может на-

блюдаются межпищеварительный тип моторики, проявляющийся **голодовыми сокращениями желудка**.

При пустом желудке возникают периодические его сокращения, которые сменяются состоянием (периодом) покоя. Этот вид сокращений мышц желудка связан с ощущением голода. У человека продолжительность периода работы желудка составляет 20–50 мин, периоды покоя длятся 45–90 мин и более. Периодические сокращения желудка прекращаются с началом еды и пищеварения.

Кроме указанных видов сокращения в желудке различают **антиперистальтику**, которая наблюдается при акте рвоты.

12.2.2.9. Регуляция моторной функции желудка

Регуляция моторной функции желудка осуществляется за счет нервных и гуморальных механизмов.

Нервная регуляция представлена всеми отделами вегетативной нервной системы: парасимпатическим, симпатическим и метасимпатическим.

Парасимпатические влияния осуществляются с участием блуждающих нервов. При их возбуждении наблюдается стимулирующее влияние на моторику желудка. При этом увеличиваются сила и ритм сокращений гладких мышц желудка, возрастает скорость распространения перистальтической волны сокращений, облегчается эвакуация химуса.

Доказано также, что в регуляции моторной функции желудка определенную роль играют диафрагмальные нервы, содержащие парасимпатические волокна.

Симпатическая иннервация представлена чревными нервами. При их раздражении **наблюдается угнетение моторной функции желудка**, обусловленное снижением сократительной активности мышечной оболочки желудка.

В слоях стенок желудка содержатся также **ганглии метасимпатической нервной системы: подслизистое, слизистое, субсерозное и межмышечное (ауэрбахово) сплетения**. Основную роль в местной регуляции моторной функции играет межмышечное сплетение, опосредующее парасимпатические влияния на моторику желудка.

Гуморальное влияние на моторику желудка оказывают гормоны, образующиеся в желудочно-кишечном тракте, гормоны желез внутренней секреции, а также биологически активные вещества, медиаторы и электролиты.

По характеру влияний на моторную функцию желудка все гуморальные факторы можно разделить на две группы: стимулирующие и угнетающие моторику.

Стимулируют моторную функцию:

- 1) *гормоны и пептиды желудочно-кишечного тракта* – мотилин, гастрин, субстанция Р;
- 2) *гормон поджелудочной железы* – инсулин;
- 3) *биологически активные вещества и медиаторы* – гистамин, ацетилхолин;
- 4) *электролиты, содержащие ионы K^+* .

Ингибируют моторную функцию:

- 1) *гормоны и пептиды желудочно-кишечного тракта* – энтерогастрон, ВИП, холецистокинин, секретин, ГИП;
- 2) *гормон мозгового слоя надпочечников* – адреналин;
- 3) *Биологически активные вещества и медиаторы* – серотонин, норадреналин.

Большую роль в регуляции моторной функции играет **рефлекторный механизм**, связанный с раздражением рецепторов ротовой полости, пищевода, желудка, кишечника содержимым. Так, мощными стимуляторами моторной деятельности желудка являются акт еды и раздражение рецепторов желудка пищей.

В то же время может наблюдаться и рефлекторное угнетение моторной функции желудка. Например, при раздражении рецепторов кишечника самыми разнообразными веществами возникает тормозный энтерогастральный рефлекс. Наиболее выражен этот рефлекс при поступлении в двенадцатиперстную кишку жира и соляной кислоты.

12.2.2.10. Эвакуаторная функция желудка

Благодаря сокращению мускулатуры желудка пищевая кашица продвигается от кардиальной его части к пилорической, а затем покидает желудок.

На эвакуацию желудочного содержимого в двенадцатиперстную кишку оказывают влияние определенные факторы:

- функциональное состояние мышечного слоя желудка и его сократительная способность;
- разность давления между антральным отделом желудка и двенадцатиперстной кишкой;
- состав, объем и консистенция химуса;
- осмотическое давление желудочного содержимого, его рН и температура;
- состояние привратника;
- степень наполнения двенадцатиперстной кишки.

Содержимое желудка переходит в двенадцатиперстную кишку только тогда, когда его консистенция становится жидкой или полужидкой. При растяжении двенадцатиперстной кишки эвакуация пищевой кашицы задерживается и может временно совсем прекратиться. Пища находится в желудке 6–10 ч. Углеводистая пища эвакуируется быстрее, чем богатая белками, а жирная пища задерживается в желудке до 8–10 ч. Жидкости начинают переходить в двенадцатиперстную кишку сразу же после поступления в желудок. Хорошо измельченная пища покидает желудок быстрее, чем плохо обработанная.

Пищевая кашица поступает в двенадцатиперстную кишку отдельными порциями в тот момент, когда открывается пилорический сфинктер. За счет сокращений пилорического отдела желудка пищевая кашица продвигается к пилорическому сфинктеру, раздражая тем самым его рецепторы. Возбуждение рецепторов через блуждающие нервы приводит к расслаблению пилорического сфинктера и его открытию.

Раздражение же содержимым желудка рецепторов слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки обеспечивает возбуждение симпатических нервов. В действие приходит рефлекторный механизм, который вызывает закрытие пилорического сфинктера за счет сокращения его кольцевых мышц. Сфинктер будет закрыт до тех пор, пока химус волной перистальтики не продвинется дальше по двенадцатиперстной кишке.

Регуляция деятельности пилорического сфинктера осуществляется также

при участии соляной кислоты (рис. 12.16).

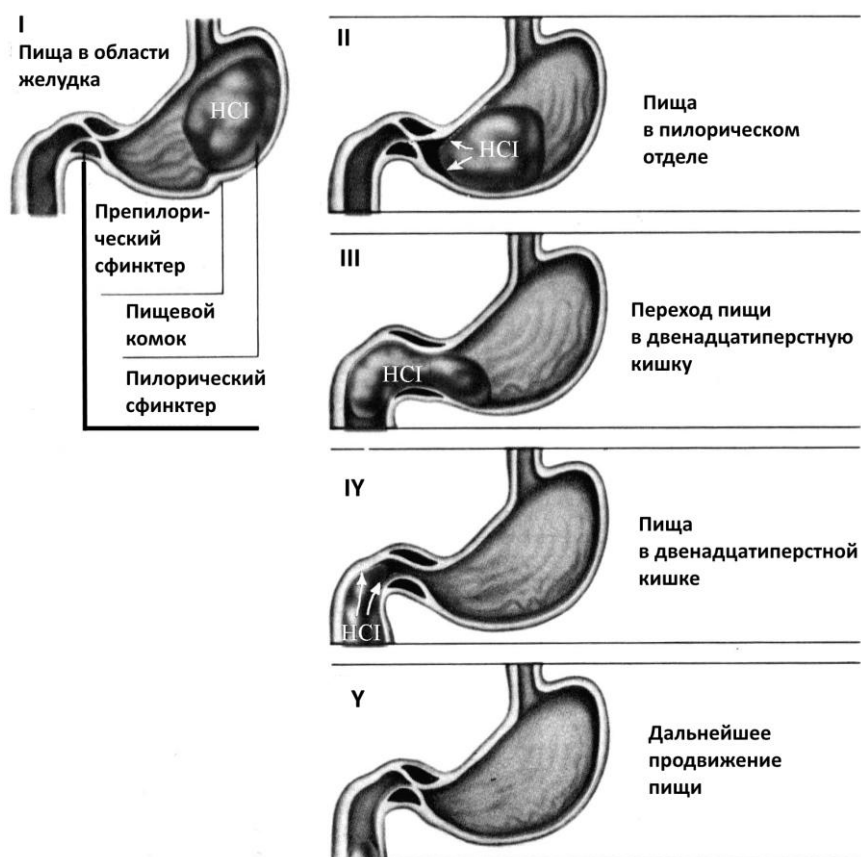


Рис. 12.16. Регуляция работы пилорического сфинктера

Открытие пилорического сфинктера происходит вследствие раздражения слизистой оболочки пилорической части желудка соляной кислотой желудочного сока. Часть пищевой кашицы в это время переходит в двенадцатиперстную кишку, и реакция ее содержимого становится кислой вместо щелочной. Кислота, действуя на слизистую оболочку двенадцатиперстной кишки, вызывает рефлекторное сокращение мускулатуры привратника, т.е. закрытие сфинктера и, следовательно, прекращение дальнейшего перехода пищевой кашицы из желудка в кишечник. Когда в двенадцатиперстной кишке кислота нейтрализуется под влиянием выделившихся соков и реакция вновь становится щелочной, весь процесс повторяется. Закрытие пилорического сфинктера при поступлении соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку получило название запирающего рефлекса.

12.2.3. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке

Следующим этапом обработки пищевой кашицы и содержащихся в ней питательных веществ является пищеварение в двенадцатиперстной кишке, которая является центральным отделом пищеварительного канала. Химус, поступивший из желудка в двенадцатиперстную кишку, подвергается здесь дальнейшему перевариванию. В двенадцатиперстной кишке имеется ряд структурно-функциональных особенностей, которые обуславливают специфические условия для процесса пищеварения.

Во-первых, в двенадцатиперстную кишку выделяются три пищеварительных сока – сок поджелудочной железы (панкреатический сок), желчь и секрет собственных бруннеровых желез двенадцатиперстной кишки, который имеет слабо-щелочную реакцию, содержит в большом количестве муцин и обладает незначительной ферментативной активностью.

Во-вторых, указанные пищеварительные соки имеют щелочную реакцию, что определяет реакцию содержимого и величину рН в дуоденуме. Так, натощак величина рН в двенадцатиперстной кишке может составлять 7,2–8,0.

В-третьих, эти секреты обеспечивают нейтрализацию кислого желудочного содержимого, благодаря чему прекращается дальнейшее действие пепсинов желудочного сока.

В-четвертых, в состав поджелудочного и кишечного соков входят три вида ферментов, расщепляющих белки, жиры и углеводы, что обеспечивает высокую интенсивность процесса пищеварения.

12.2.3.1. Состав, свойства и пищеварительное действие панкреатического сока

Экзокринная функция поджелудочной железы заключается в образовании ее ацинозными клетками разнообразных ферментов поджелудочного сока, за счет которых он обладает самой высокой переваривающей способностью. Эпителиальными клетками выводных протоков секретируется жидкость, богатая электролитами. С током этой жидкости осуществляется транспорт ферментов. Главный выводной проток поджелудочной железы (Вирзунгиев проток) прохо-

дит через всю ткань железы и открывается в полость двенадцатиперстной кишки сзади или в 30–40 % случаев вместе с общим желчным протоком на вершине фатерова сосочка (большого дуоденального сосочка) (рис. 12.17).

Поджелудочный сок представляет собой бесцветную, прозрачную жидкость щелочной реакции, которая у человека равна 7,8–8,4. Плотность поджелудочного сока – 1007–1009. У взрослого человека за сутки выделяется 1500–2000 мл этого сока. Как и любой пищеварительный сок, поджелудочный сок содержит более 90 % воды, а оставшаяся часть приходится на сухой остаток, содержащий органические и неорганические вещества.

Более 90% органических веществ составляют различные белки и, прежде всего, белки-ферменты. *Поджелудочный сок содержит три группы ферментов: протеолитические, липолитические и амилолитические.*

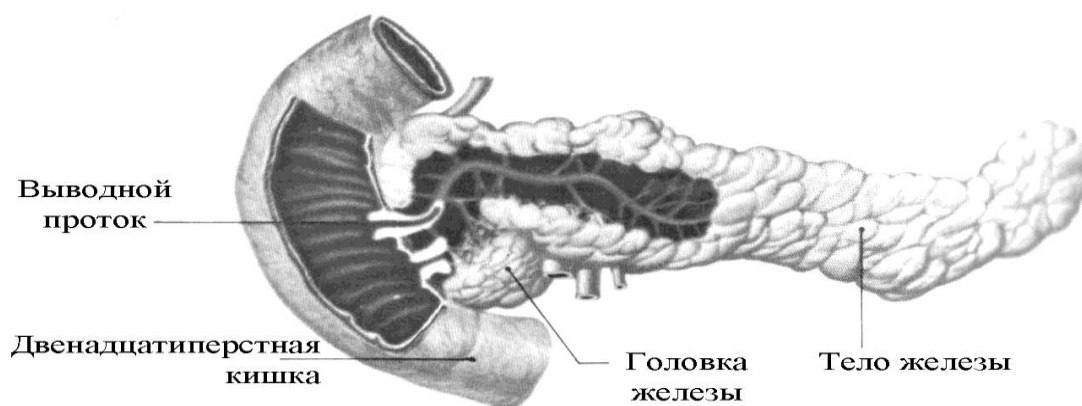


Рис. 12.17. Строение поджелудочной железы

А. Протеолитические ферменты расщепляют белки и высокомолекулярные пептиды до конечных продуктов—свободных аминокислот и низкомолекулярных пептидов. По механизму действия эти ферменты делятся на две группы: эндопептидазы и экзопептидазы.

Эндопептидазы расщепляют внутренние пептидные связи между аминокислотами в молекуле белка. К ним относятся трипсин, химотрипсин и эластаза.

Трипсин выделяется в неактивном состоянии в виде профермента трипсиногена. Он активируется под действием энтерокиназы кишечного сока, а в дальнейшем путем аутокатализа.

Химотрипсин и **эластаза** (панкреатопептидаза) также секретируются в виде проферментов – химотрипсиногена и проэластазы, активируются трипсином.

Экзопептидазы расщепляют концевые связи между аминокислотами в молекуле белка. Свойствами этих ферментов обладают карбоксипептидазы А и В.

Карбоксипептидазы А и В выделяются секреторными клетками в неактивной форме в виде проферментов – прокарбоксипептидаз А и В. Их активация осуществляется в двенадцатиперстной кишке под действием трипсина.

За счет сочетанного действия эндо- и экзопептидаз образуются олигопептиды и свободные аминокислоты, поступающие в тонкий кишечник.

В панкреатическом соке содержатся также ингибиторы протеолитических ферментов. Они имеют существенное значение в предохранении поджелудочной железы от самопереваривания (аутолиз).

Б. Липолитические ферменты проявляют свою активность в отношении эмульгированных жиров и расщепляют их до жирных кислот, глицерина и моноглицеридов.

Поджелудочный сок содержит два липолитических фермента – фосфолипазу A_2 и панкреатическую липазу.

Фосфолипаза A_2 секретируется в виде профосфолипазы и активируется трипсином. Она воздействует на различные вещества – фосфатидилхолин, эфиры холестерина, эфиры жирорастворимых витаминов.

Панкреатическая липаза выделяется в активном виде, однако наиболее полная активность этого фермента проявляется в присутствии ионов Ca^{2+} , желчных кислот и фермента колипазы, синтезирующегося в поджелудочной железе. В результате комплексного действия этих ферментов и солей желчных кислот образуются мелкие частицы эмульгированных жиров, уменьшается размер жировых капель, возрастает их общая поверхность и увеличивается площадь воздействия липазы. Панкреатическая липаза расщепляет триглицериды с образованием жирных кислот и моноглицерида.

В. Амилолитические ферменты представлены α -амилазой, мальтазой, лактазой и сахаразой.

α -амилаза секретируется в активном виде и расщепляет молекулы крах-

мала и гликогена до декстринов, мальтозы и сахарозы, которые затем под действием соответствующих ферментов распадаются до моносахаров.

В состав поджелудочного сока входят также **неорганические вещества**, представленные катионами натрия и калия, анионами HCO_3^- и хлора. За счет этих электролитов создается щелочная реакция поджелудочного сока.

12.2.3.2. Методы изучения деятельности поджелудочной железы

Для изучения работы поджелудочной железы и ферментного состава поджелудочного сока И.П. Павлов в 1879 году разработал методику наложения хронической фистулы протока поджелудочной железы. Сущность операции состоит в том, что участок стенки двенадцатиперстной кишки в месте впадения протока поджелудочной железы вырезают. Целостность кишки восстанавливают швами, а вырезанный участок с выводным протоком в центре вшивают в кожную рану. Сама по себе операция не вызывает затруднений и хорошо переносится животными. Однако оперированные собаки нуждаются в специальном тщательном уходе и пищевом рационе. В настоящее время операция наложения фистулы панкреатического протока видоизменена. Сущность этого изменения состоит в том, что на двенадцатиперстную кишку напротив выводного протока поджелудочной железы накладывают обыкновенную кишечную фистулу. При необходимости через отверстие фистульной трубки вводят канюлю в панкреатический проток и собирают поджелудочный сок. После окончания опыта канюлю из протока удаляют, фистульную трубку закрывают и сок течет снова в полость кишки.

Собирание и исследование чистого поджелудочного сока у человека в нормальных физиологических условиях крайне затруднительно. Можно лишь путем зондирования двенадцатиперстной кишки извлечь не поджелудочный сок, а дуоденальное содержимое.

12.2.3.3. Регуляция секреции поджелудочной железы

Роль нервной системы в секреторной активности поджелудочной железы впервые установлена в лаборатории И.П. Павлова. В опытах с перерезкой и раздражением электрическим током **блуждающих нервов** было показано, что эти

нервы являются секреторными для поджелудочной железы.

И.П. Павлов обнаружил, что раздражение, главным образом механическое, симпатических нервов также приводит к секреции поджелудочного сока. Однако блуждающие и симпатические нервы в своем составе содержат и нервные волокна, при возбуждении которых тормозится внешнесекреторная функция поджелудочной железы.

По современным представлениям секреция поджелудочного сока протекает в три фазы: сложнорефлекторная (мозговая), желудочная и кишечная (рис. 12.18).

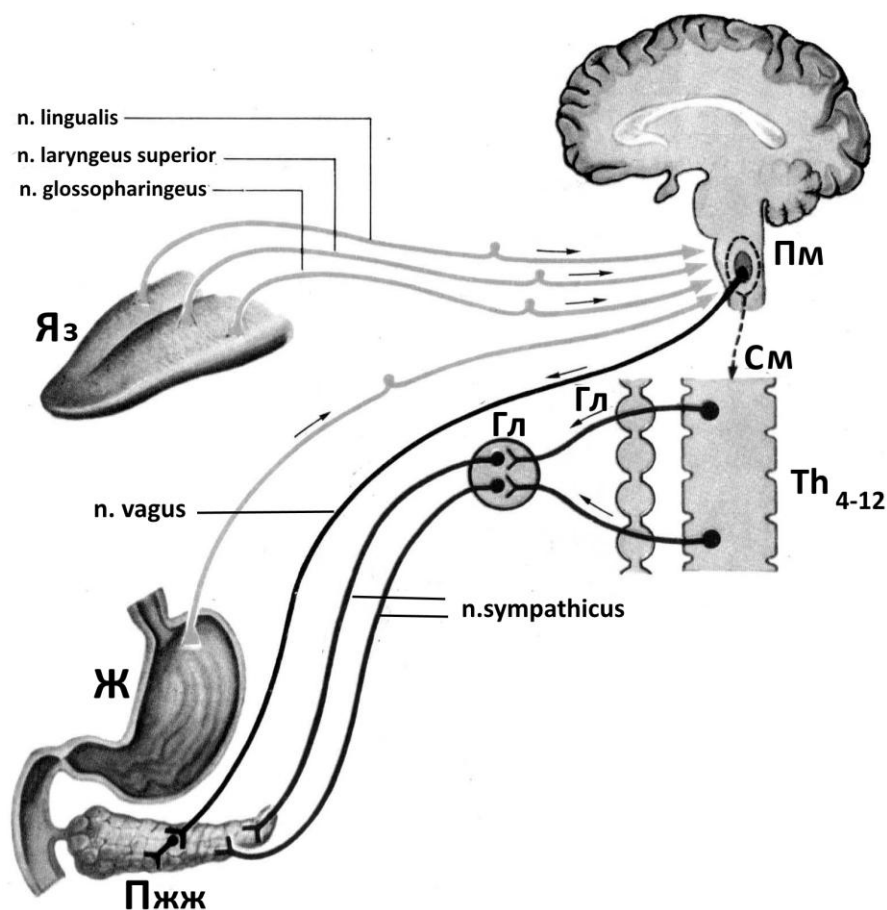


Рис. 12.18. Регуляция выделения сока поджелудочной железой:

Пм – продолговатый мозг; См – спинной мозг; Гл – ганглий; Яз – язык; Ж – желудок;

ПЖЖ – поджелудочная железа

Сложнорефлекторная фаза отделения поджелудочного сока осуществляется на основе условных и безусловных рефлексов.

Условнорефлекторное отделение поджелудочного сока осуществляется

на вид пищи, ее запах, звуковые раздражения, связанные с приготовлением пищи, а также при разговоре о вкусной пище или воспоминании о ней, особенно при наличии аппетита и чувства голода. В различных отделах ЦНС (гипоталамусе, таламусе, лимбической системе, коре больших полушарий головного мозга) осуществляются анализ и синтез нервных импульсов, идущих от зрительных, обонятельных, слуховых рецепторов. В коре больших полушарий головного мозга формируется временная рефлексорная связь. Нисходящие влияния из коры повышают возбудимость нейронов комплексного пищевого центра продолговатого мозга, в результате запускается секреция поджелудочного сока. Таким образом, *условнорефлекторное отделение панкреатического сока происходит под влиянием нервных импульсов, идущих от коры головного мозга к поджелудочной железе.*

Безусловнорефлекторный механизм секреции поджелудочного сока происходит при непосредственном раздражении пищей рецепторов ротовой полости, глотки, что было доказано в лаборатории И.П. Павлова в опытах на собаках с эзофаготомией, желудочной фистулой и фистулой поджелудочной железы. Изучение функции поджелудочной железы на собаках, оперированных таким образом, позволило установить ряд особенностей секреторной активности этой железы. Было показано, что выделение поджелудочного сока начинается через 2–4 мин после начала кормления животных. Таким образом, **латентный период секреции** поджелудочного сока **короче**, чем желудочного сока.

Обнаружено, что **мощными стимуляторами** секреторной активности поджелудочной железы являются **акт еды** и возбуждение пищей **вкусовых рецепторов** ротовой полости. Этот факт был установлен при сопоставлении количества и качества отделяемого поджелудочного сока, полученного при «мнимом кормлении» собак и при раздражении их пищей.

Регуляция сложнорефлекторной фазы осуществляется через **холинергические нервные волокна** в составе **блуждающего нерва**, которые усиливают секрецию поджелудочной железы.

Первая фаза секреции поджелудочного сока непродолжительная, сока выделяется мало, но он содержит значительное количество органических веществ,

в том числе ферментов.

Желудочная фаза секреции панкреатического сока осуществляется с участием нервного и гуморального механизмов.

Нервно-рефлекторная регуляция осуществляется на базе безусловного рефлекса. Так, при растяжении желудка поступившей пищей происходит раздражение его рецепторов. Нервные импульсы от рецепторов желудка по **афферентным волокнам блуждающего нерва** поступают в продолговатый мозг к ядрам блуждающих нервов. Под влиянием нервных импульсов нейроны ядер блуждающих нервов возбуждаются. Нервные импульсы по **эфферентным секреторным волокнам блуждающего нерва** передаются к поджелудочной железе и вызывают отделение панкреатического сока.

Желудочная фаза секреции панкреатического сока обеспечивается также **гуморальными влияниями**, в частности гормоном гастрином, который действует непосредственно на секреторные клетки поджелудочной железы. Однако он обладает незначительным стимулирующим эффектом на секрецию ферментов.

В лаборатории И.П. Павлова (1897) была показана зависимость секреции поджелудочной железы от кислого содержимого желудка.

Под влиянием **кислого содержимого желудка**, поступившего в двенадцатиперстную кишку, и продуктов частичного гидролиза питательных веществ происходит **возбуждение рецепторов**, которое передается в ЦНС. По **блуждающим нервам** нервные импульсы от ЦНС поступают к поджелудочной железе и обеспечивают **образование и выделение панкреатического сока**. Такой же эффект давали и другие минеральные кислоты. Высказывалось предположение о том, что соляная кислота действует на поджелудочную железу через местные рефлекторные механизмы.

Кишечная фаза секреции начинается с момента перехода содержимого в двенадцатиперстную кишку. Регуляция панкреатической секреции происходит как на основе рефлекторного механизма (ваго-вагальный дуодено-панкреатический рефлекс), так и гуморальным путем.

Нервные влияния осуществляются с участием парасимпатической нервной системы, которая оказывает **стимулирующее** влияние на секреторные

клетки поджелудочной железы, опосредуя свое влияние через освобождение ацетилхолина.

Гуморальная регуляция играет ведущую роль в регуляции секреции поджелудочного сока. В 1902 году впервые английскими физиологами У. Бейлисом и Э. Старлингом была изучена и описана гуморальная регуляция секреторной активности поджелудочной железы. Оказалось, что соляная кислота, введенная в изолированный участок предварительно денервированной двенадцатиперстной кишки, обеспечивала отделение поджелудочного сока. Та же кислота, введенная непосредственно в кровь, не вызывала секреции панкреатического сока. Следовательно, не сама кислота стимулирует внешнесекреторную функцию поджелудочной железы, а при посредстве какого-то вещества, которое образуется в клетках двенадцатиперстной кишки и верхнего отдела тонкого кишечника при соприкосновении с соляной кислотой. Это предположение было подтверждено в дальнейших опытах. При внутривенной инъекции собакам вытяжек, приготовленных из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки и обработанных соляной кислотой, отмечалась обильная панкреатическая секреция.

Основными стимуляторами секреции поджелудочного сока являются два гормона – холецистокинин-панкреозимин и секретин, вырабатываемые в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки и верхнего отдела тонкого кишечника.

Секретин образуется S-клетками двенадцатиперстной и тонкой кишок, выделяется в неактивной форме в виде просекретина. Активация профермента происходит под действием соляной кислоты, других неорганических кислот (азотной, фосфорной, лимонной), а также пептонов, высших жирных кислот, желчных кислот. *Секретин усиливает выделение панкреатического сока, богатого водой, электролитами и бикарбонатами.*

В настоящее время установлено участие и других гормонов желудочно-кишечного тракта в регуляции секреторной активности поджелудочной железы. К ним относится **холецистокинин-панкреозимин**. Он образуется I-клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки и верхнего отдела тонкого кишечника. Освобождение этого гормона происходит под влиянием пептонов, по-

липептидов, аминокислот, соляной кислоты, желудочного сока, крахмала. **Холецистокинин-панкреозимин вызывает отделение поджелудочного сока с обильным содержанием ферментов.**

Установлено стимулирующее влияние **желчных кислот** на секреторную активность поджелудочной железы, а также **вазоактивного интестинального полипептида**, обладающего слабым стимулирующим действием на ацинарные клетки, образующие ферменты, и **бомбезина**, который опосредованно влияет на панкреатическую секрецию, усиливая образование холецистокинина.

Ингибиторами секреции поджелудочного сока являются:

- панкреатический полипептид, ингибирующий секрецию ферментов, воды и бикарбонатов;
- соматостатин;
- глюкагон поджелудочной железы;
- пептид YY, уменьшающий чувствительность поджелудочной железы к действию секретина и холецистокинина.

Таким образом, секреторная активность поджелудочной железы находится под выраженным регулирующим влиянием ЦНС, ее вегетативного отдела, а также специфических гормонов желудочно-кишечного тракта.

12.2.3.4. Влияние качества пищи на отделение поджелудочного сока

При отсутствии пищи в желудке поджелудочная железа принимает участие в периодической деятельности пищеварительного тракта. Это проявляется в чередовании секреторной активности с периодом покоя поджелудочной железы. В период повышения секреторной активности поджелудочной железы, который продолжается 20–30 мин, отделяется несколько миллилитров сока с высоким содержанием ферментов. В периоды покоя поджелудочной железы секреция полностью отсутствует. Во время и после еды секреция поджелудочного сока становится непрерывной. При этом количество выделяющего сока, его переваривающая способность и продолжительность секреции зависят от качества и количества принятой пищи.

В лаборатории И.П. Павлова установлены особенности сокоотделения при употреблении мяса, хлеба и молока (рис. 12.19).

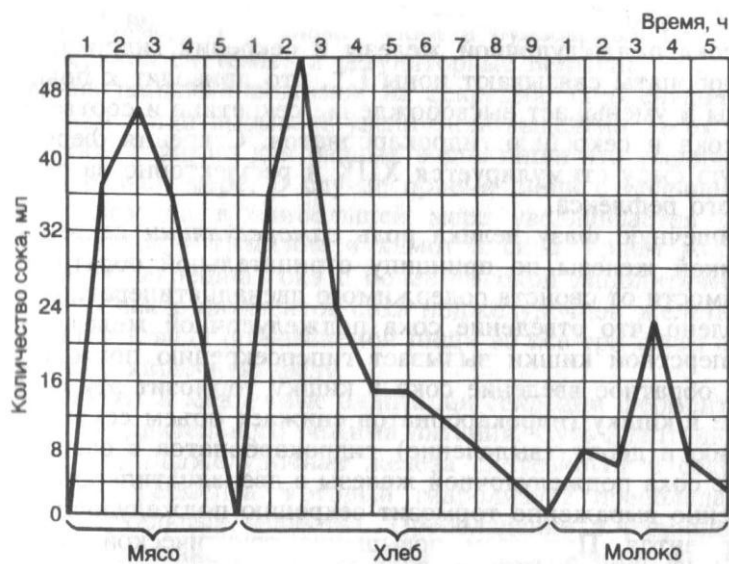


Рис. 12.19. Кривые секреции поджелудочного сока

После приема мяса выделение поджелудочного сока достигает максимума на 2-м ч, затем быстро снижается и заканчивается к концу 4–5-го ч после начала употребления пищи.

После приема хлеба отмечается усиленное сокоотделение в первые 2 ч, т.е. секреторная активность аналогична таковой при употреблении мяса. С 3-го ч количество выделяющегося сока, в отличие от секреции на мясо, снижается более медленно. Продолжительность секреторной активности поджелудочной железы при получении животными хлеба составляет 8–9 ч.

После приема молока наблюдается медленное увеличение сокоотделения в течение часа. На 2-м ч после еды секреторная активность поджелудочной железы может снизиться. К 3-му ч сокоотделение снова увеличивается и достигает максимума, в 2–3 раза превышая количество сока, выделившегося за 1-й ч. Затем секреция панкреатического сока уменьшается и прекращается через 5–6 ч после кормления животных.

При сопоставлении количества панкреатического сока, выделившегося при употреблении мяса, хлеба и молока, было установлено следующее. Наи-

большее количество сока выделяется на хлеб, несколько меньше – на мясо, и минимальное количество секретируется на молоко. Отмечено некоторое различие в рН поджелудочного сока, отделяющегося на мясо, хлеб и молоко. Сок, полученный на мясо, имеет более щелочную реакцию, чем сок, выделяющийся на хлеб и молоко. В лаборатории И.П. Павлова показано, что при употреблении пищи, богатой жирами, в поджелудочном соке содержится липазы в 2–5 раз больше, чем в соке на мясо. ***Преобладание в пищевом рационе углеводов приводит к увеличению количества амилазы в поджелудочном соке. При мясной диете в поджелудочном соке обнаруживается значительное количество протеолитических ферментов.***

Таким образом, поджелудочная железа обладает способностью приспосабливаться к переработке различной по объему и качеству пищи за счет изменения количества отделяемого сока и состава ферментов.

12.2.4. Характеристика желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени

Желчь представляет собой продукт секреции печеночных клеток. ***Образование и поступление желчи в двенадцатиперстную кишку обеспечиваются желчеобразовательной и желчевыделительной функциями печени.***

Желчеобразовательная функция осуществляется непрерывно и не зависит от процесса пищеварения. В то же время интенсивность желчеобразования может изменяться под влиянием различных регуляторных механизмов.

Образование желчи обеспечивается тремя взаимосвязанными процессами: фильтрацией, секрецией и реабсорбцией.

1. Фильтрация – через стенку кровеносных капилляров из плазмы крови в просвет желчных капилляров фильтруются вода, глюкоза, катионы и анионы Na^+ , Cl^- , HCO_3^- и другие вещества.

2. Секреция – в просвет желчных капилляров секретируются первичные желчные кислоты (холевая, хенодезоксихолевая), билирубин, холестерин, фосфолипиды.

3. Реабсорбция – данный процесс осуществляется в желчевыводящих путях

за счет способности слизистой оболочки к всасыванию воды, глюкозы, различных органических и неорганических веществ.

За сутки у здорового человека образуется 500–1200 мл желчи. Образовавшаяся желчь вне процесса пищеварения поступает в желчный пузырь, где депонируется. Его емкость составляет в среднем 50–60 мл.

Желчевыделительная функция осуществляется периодически, связана с процессами пищеварения и заключается в поступлении желчи в двенадцатиперстную кишку. Происходят сокращение гладкой мускулатуры желчного пузыря и расслабление сфинктеров желчного пузыря и общего желчного протока. В результате желчь выводится в двенадцатиперстную кишку. Первая порция выделяющейся желчи поступает из желчного пузыря. По мере его опорожнения тонус мышц желчного пузыря понижается, сфинктер желчного пузыря закрывается, а сфинктер общего желчного протока остается открытым, поэтому далее в двенадцатиперстную кишку начинает выделяться печеночная желчь.

Учитывая рассмотренные структурно-функциональные особенности печени, желчного пузыря и желчевыводящих путей, принято говорить о печеночной и пузырной желчи. Между ними существует ряд отличий.

Печеночная желчь имеет более щелочную реакцию ($\text{pH} = 7,3\text{--}8,0$) и относительно низкий удельный вес (1,008–1,015), золотисто-желтый цвет, она более жидкая, чем пузырная, практически не содержит слизи.

Пузырная желчь более кислая ($\text{pH} = 6,5\text{--}7,0$), темно – зеленого цвета, имеет вязкую и тягучую консистенцию с примесью слизи, плотность ее составляет 1,026–1,048.

Отличия пузырной желчи от печеночной обусловлены тем, что слизистая оболочка желчных путей и пузыря продуцирует муцин и обладает способностью всасывать воду и бикарбонатные анионы. Так, в желчном пузыре всасывается около 90% воды с растворенными в ней веществами, в результате желчь концентрируется более чем в 7–10 раз.

12.2.4.1. Состав желчи и ее роль в пищеварении

У взрослого здорового человека желчь содержит около 97,5% воды и 2,5% сухого остатка (табл. 12.3).

Таблица 12.3

Состав желчи

Компоненты	Печеночная желчь	Пузырная желчь
Вода, г/л	950–980	850–920
Сухой остаток, г/л:		
соли жирных кислот	10,0–11,0	30,0–100,0
жирные кислоты	1,0	3,0–12,0
билирубин	2,0	5,0–20,0
холестерин	0,5–1,0	3,0–9,0
лецитин	0,4	1,0–4,0
неорганические соли	8,0–8,5	6,0–6,5
Ионы, ммоль/л		
Na ⁺	145	130
K ⁺	5	12
Ca ²⁺	2,5	10
Cl ⁻	100	25
HCO ⁻	28	10

Основными компонентами сухого остатка являются органические и неорганические вещества:

1. Желчные кислоты. Относятся к специфическим продуктам обмена веществ гепатоцитов. В печени из холестерина образуются первичные желчные кислоты: **холевая и хенодезоксихолевая**. При этом они выделяются не в свободном состоянии, а конъюгированы с таурином и глицином. В дистальном отделе тонкого кишечника и в толстой кишке образуются вторичные желчные кислоты—**литохолевая и дезоксихолевая**.

2. Желчные пигменты. Среди желчных пигментов различают **билирубин и биливердин**, которые придают желчи характерную окраску. В желчи человека содержится главным образом билирубин. Пигменты желчи образуются из гемо-

глобина, который освобождается после разрушения эритроцитов.

3. Холестерин, фосфолипиды, жирные кислоты и нейтральные жиры, лецитин.

4. Муцин (преимущественно в пузырной желчи).

5. Ферменты (амилаза, липаза, протеаза, однако они обладают слабой ферментативной активностью).

6. Витамины.

7. Неорганические компоненты (катионы и анионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , HCO_3^-).

Желчь относят к пищеварительным сокам. Однако она выполняет и экскреторную функцию, так как с ней выводятся из крови различные экзо- и эндогенные вещества. Это отличает желчь от других пищеварительных соков, поэтому желчь является одновременно секретом и экскретом.

Желчь выполняет многообразные функции и принимает участие в процессах полостного и пристеночного пищеварения в тонком кишечнике:

1. Повышает активность ферментов панкреатического сока (прежде всего панкреатической липазы), создает оптимальные условия для их активности.

2. Влияние желчи на переваривание белков, жиров и углеводов осуществляется не только путем активации ферментов поджелудочного и кишечного соков, но и в результате непосредственного участия в этом процессе ее собственных ферментов (амилазы и протеазы).

3. Желчные кислоты эмульгируют нейтральные жиры, разбивая их на огромное количество мельчайших капелек увеличивая тем самым поверхность соприкосновения жира с ферментами, облегчают расщепление жиров, повышая активность поджелудочной и кишечной липаз.

4. Необходима для всасывания высших жирных кислот и жирорастворимых витаминов А, D, Е, К, солей Ca^{2+} .

5. Усиливает секрецию поджелудочного и кишечного соков.

6. Компоненты желчи повышают тонус гладких мышц и стимулируют моторную функцию кишечника (двенадцатиперстная и толстая кишки), тем са-

мым улучшая перемешивание пищевой кашицы с пищеварительными соками.

7. Участвует в пристеночном пищеварении, способствует абсорбции веществ на микроворсинках энтероцитов.

8. Оказывает бактериостатическое действие на кишечную флору, предупреждая развитие гнилостных и бродильных процессов.

12.2.4.2. Методы изучения желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени

В деятельности печени следует различать **желчеобразование**, т.е. продукцию желчи печеночными клетками, и **желчевыделение** – выход, эвакуацию желчи в кишечник. В экспериментальной физиологии существуют два основных метода, позволяющих изучить эти две стороны деятельности печени.

Для исследования **желчеобразовательной** функции печени **перевязывают общий желчный проток**, исключая тем самым поступление желчи в кишечник. Одновременно на желчный пузырь накладывают фистулу. При помощи такой операции у собак собирают всю оттекающую и непрерывно образующуюся печеночными клетками желчь.

Для изучения **желчевыделительной** функции печени и роли желчи в процессе пищеварения И.П. Павловым была предложена следующая операция. У собак, находящихся под наркозом, из стенки двенадцатиперстной кишки вырезают небольшой лоскут, в центре которого находится **общий желчный проток**. Этот кусочек кишки **выводят на поверхность** и вшивают в кожную рану брюшной стенки. Целостность кишечника восстанавливают наложением швов. При этой операции иннервация сфинктера общего желчного протока сохраняется.

При наблюдении за оперированными животными было установлено, что ***выделение желчи идет одновременно с секрецией поджелудочного сока. Желчь выделяется почти сразу после приема пищи, секреция ее достигает максимума к 3-му ч и затем довольно быстро убывает.*** Было также обнаружено, что выраженным желчегонным действием обладает жирная пища, в меньшей степени это свойственно углеводам. Мясо занимает среднее положение в

ряду продуктов, способных усиливать желчеотделение. Следовательно, интенсивность поступления желчи в двенадцатиперстную кишку зависит от характера принимаемой пищи.

Для изучения секреции желчи у человека применяют **рентгенологический метод и дуоденальное зондирование**. При рентгенологическом исследовании вводят вещества, не пропускающие рентгеновские лучи и удаляющиеся из организма с желчью. С помощью этого метода можно установить появление первых порций желчи в протоках, желчном пузыре, момент выхода пузырной и печеночной желчи в кишку. При дуоденальном зондировании получают фракции печеночной и пузырной желчи.

12.2.4.3. Регуляция желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени. Механизмы опорожнения желчного пузыря

Желчеобразовательная функция печени находится под воздействием нервных и гуморальных факторов.

Основными **гуморальными факторами**, стимулирующими процесс образования желчи являются:

- 1) компоненты самой желчи;
- 2) соляная и другие кислоты, под влиянием которых в двенадцатиперстной кишке образуется гормон секретин;
- 3) секретин, который способствует образованию поджелудочного сока, воздействуя на печеночные клетки, гуморально стимулирует продукцию ими составных компонентов желчи (солей желчных кислот, желчных пигментов), усиливает отделение воды и бикарбонатов;
- 4) гормоны холецистокин-панкреозимин, бомбезин, способствующие усилению секреции желчи;
- 5) простагландины (Pg E_1 , Pg A_1 , $\text{Pg F}_{2\alpha}$);
- 6) гормоны желез внутренней секреции – кортикотропин, вазопрессин и инсулин стимулируют желчеобразование.

Угнетают образование желчи соматостатин, вазоактивный интестинальный пептид, а также тироксин и тиреокальцитонин.

В регуляции желчеобразовательной функции печени активное участие принимает **нервная система**. Установлено, что *при возбуждении блуждающих и правого диафрагмального нервов преобладают холинергические влияния, что усиливает выработку желчи печеночными клетками. При возбуждении симпатических нервов преобладают адренергические влияния, что тормозит образование желчи.*

На образование желчи оказывают воздействие и **рефлекторные влияния**, идущие от интерорецепторов желудка, тонкого и толстого кишечника и других внутренних органов. Доказано влияние коры головного мозга на продукцию желчи печеночными клетками.

В регуляции выделения и поступления желчи в двенадцатиперстную кишку также принимают участие гуморальный и нервный механизмы.

В **гуморальной регуляции** желчевыделительной функции принимает участие ряд факторов, усиливающих этот процесс:

- 1) гастроинтестинальные гормоны: холецистокинин-панкреозимин, который является основным стимулятором сократительной активности желчного пузыря, урохолецистокинин, гастрин и бомбезин;
- 2) биологически активные вещества и медиаторы – гистамин, серотонин, ацетилхолин;
- 3) гормон поджелудочной железы – инсулин;
- 4) компоненты желчи.

Тормозят желчевыделительную функцию вазоактивный интестинальный пептид, панкреатический полипептид, антихолецистокинин (образуется в слизистой оболочке желчного пузыря и пузырного протока и является антагонистом холецистокинина-панкреозимина, урохолецистокинина), а также гормон мозгового слоя надпочечников – адреналин.

Нервная регуляция осуществляется по принципу условных и безусловных рефлексов. Вид пищи, запах, звуки и разговоры о знакомой и вкусной пище при наличии аппетита, процесс приготовления пищи могут усилить выделение желчи в двенадцатиперстную кишку на **базе условного рефлекса**.

Отделение желчи усиливается во время акта еды, который оказывает зна-

чительное рефлекторное влияние на все секреторные процессы, осуществляемые в желудочно-кишечном тракте. В момент приема пищи происходит непосредственное раздражение рецепторов ротовой полости, желудка, двенадцатиперстной кишки и тонкого кишечника. Возбуждение от этих рецепторов передается в ЦНС в пищевой центр, что обеспечивает **безусловнорефлекторное отделение желчи. В этом случае наблюдается возбуждение эфферентных парасимпатических волокон в составе блуждающих нервов. В результате повышается тонус гладких мышц желчного пузыря и выводных протоков, расслабляется сфинктерный аппарат (сфинктер желчного пузыря и общего желчного протока), и желчь изливается в двенадцатиперстную кишку.** Сфинктер желчного пузыря после его опорожнения закрывается, сфинктер же общего желчного протока остается открытым в течение всего процесса пищеварения, поэтому желчь продолжает поступать в двенадцатиперстную кишку. Как только последняя порция пищи покидает двенадцатиперстную кишку, сфинктер общего желчного протока закрывается. В это время открывается сфинктер желчного пузыря, и желчь вновь начинает в нем накапливаться.

Если преобладают эфферентные симпатические влияния, то отмечаются расслабление мышц желчного пузыря и желчевыводящих протоков, сокращение сфинктеров, что ведет к уменьшению выделения желчи в просвет кишки.

Как оказалось, на выделение желчи влияют также количество и качество принятой пищи. Так, желчегонным эффектом обладают молоко, мясо, хлеб. У жиров это действие выражено в большей степени, чем у белков и углеводов. Обнаружено, что продолжительность желчевыделения на мясо равняется в среднем 7 ч, на хлеб – 10 ч, на молоко – примерно 9 ч. Желчь выделяется в большем количестве на мясо и молоко, в меньшем – на хлеб. Максимум секреции на мясо наблюдается на 2-м ч, на хлеб и молоко – на 3-м ч после приема пищи. Было установлено, что наибольшее количество желчи выделяется при смешанном питании.

12.2.5. Пищеварение в тонком кишечнике

В ходе кишечного пищеварения завершается механическая и химическая обработка пищи. Пищеварение в тонком кишечнике дополняет пищеварение в двенадцатиперстной кишке и находится с ним в тесной взаимосвязи. Функциональным взаимосвязям между этими отделами желудочно-кишечного тракта способствует поступление в тонкий кишечник секрета бруннеровых желез, поджелудочной железы и печени. Здесь пищеварительные соки продолжают свое переваривающее действие, так как в тонком кишечнике имеется также щелочная среда. К влиянию этих пищеварительных секретов присоединяется мощное действие кишечного сока.

В тонком кишечнике у человека и млекопитающих животных осуществляются полостное и пристеночное пищеварение. Полостное пищеварение обеспечивает начальные этапы гидролиза пищевых веществ ферментами поджелудочного и кишечного соков, а пристеночное пищеварение – промежуточные и заключительные этапы гидролиза. В тонком кишечнике протекает основной процесс всасывания продуктов расщепления питательных веществ в кровь или лимфу.

12.2.5.1. Состав, свойства кишечного сока и значение его в пищеварении

Кишечная секреция является сложным процессом, в котором участвуют различные структуры и образования тонкого кишечника. В отличие от других отделов пищеварительного канала в тонком кишечнике происходит образование жидкой и плотной частей кишечного сока.

Кишечный сок выделяется **либеркюновыми железами**, расположенными как в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки, так и на всем протяжении тонкого кишечника. Либеркюновы железы расположены в кишечных криптах, в межворсинчатом пространстве, и окружают каждую ворсинку.

Жидкая часть кишечного сока представляет собой растворимые в воде органические и неорганические вещества.

В слизистой оболочке тонкого кишечника имеются также **бокаловидные клетки**, выделяющие слизистый секрет с протеолитической активностью.

Секреторной активностью обладают также **эпителиальные клетки**, расположенные на поверхности ворсинок. Эти клетки способны к интенсивному делению и пролиферации. Зрелые энтероциты постепенно перемещаются от основания к вершине ворсинки, отторгаются в полость тонкой кишки и разрушаются, выделяя при этом содержащиеся в них ферменты в окружающую жидкость. Клетки десквамированного эпителия, их фрагменты, лейкоциты, слизь образуют **слизистые комочки**, в которых содержится основная часть адсорбированных ферментов, поэтому плотная часть кишечного сока обладает более высокой ферментативной активностью, чем жидкая. *Эти комочки нерастворимы в воде и составляют плотную часть кишечного сока.*

У взрослого человека за сутки выделяется 2–3 л кишечного сока. Он представляет собой бесцветную, мутную, вязкую жидкость слабощелочной реакции (рН-7,2–7,5), плотность его равна 1,01, образован жидкой и плотной частями.

В состав жидкой части кишечного сока входит 98,4% воды и около 1,6 % веществ сухого остатка. Из них на долю органических соединений приходится 1% и неорганических – 0,6 %.

Среди **неорганических компонент**ов преобладают катионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и анионы Cl^- , HCO_3^- .

В состав **органических веществ** входят ферменты, слизь, нуклеиновые кислоты, мукопротеины, молочная кислота, мочевины и другие продукты обмена веществ.

12.2.5.2. Ферменты кишечного сока

В кишечном соке и слое слизи содержится более 20 ферментов, принимающих участие в полостном и пристеночном пищеварении. *Основная часть ферментов поступает в кишечный сок при отторжении клеток слизистой оболочки кишечника.* При этом образуются богатые ферментами слизистые комочки, в которых сосредоточено более 90% энтерокиназы и большая часть других вырабатываемых кишечником ферментов. Таким образом, жидкая часть сока содержит небольшое количество ферментов. Установлено также, что значитель-

ное количество ферментов адсорбируется на поверхности эпителиальных клеток кишечника, осуществляя контактное или пристеночное пищеварение.

По ферментативной активности различают три группы ферментов: протеолитические, липолитические и амилолитические. Кроме того, в тонком кишечнике образуются ферменты, специфичные для этого отдела пищеварительного канала.

Протеолитические ферменты (эрепсины) расщепляют пептиды различной длины молекул до свободных аминокислот. К ним относятся **лейцинаминопептидаза, аминотрипептидаза, аминодипептидаза**.

В кишечном соке содержатся также **катепсины**, гидролизующие белковые вещества (белковые компоненты пищи и пищеварительных соков) в слабокислой среде, которая создается микрофлорой в дистальной части тонкого кишечника.

Из **липолитических ферментов** в кишечном соке обнаруживают в небольшом количестве **липазу**, которая действует на нейтральные жиры. Липаза кишечного сока менее активна по своим ферментным свойствам, чем липаза поджелудочного сока. Кишечная липаза превращает нерасщепленные в двенадцатиперстной кишке жиры в глицерин и жирные кислоты. **Фосфолипаза** расщепляет фосфолипиды, содержащиеся непосредственно в кишечном соке.

В кишечном соке содержатся также **кислая и щелочная фосфатазы**, участвующие в расщеплении моноэфиров ортофосфорной кислоты.

В кишечном соке содержатся также **амилолитические ферменты**, или карбогидразы (**амилаза, мальтаза, сахараза, лактаза**), расщепляющие полисахариды и дисахариды до стадии моносахаров.

Специфическим ферментом кишечного сока является энтерокиназа, открытая и изученная Н.П. Шаповальниковым (1899) в лаборатории И.П. Павлова. Энтерокиназа катализирует превращение трипсиногена в трипсин, в силу чего она получила название «фермент ферментов». Вырабатывается энтерокиназа клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки и верхнего участка тощей кишки. Энтерокиназа хорошо растворима в воде, поэтому она легко переходит из слизистых комочков в жидкую часть кишечного сока, где проявляет

свою протеолитическую активность.

12.2.5.3. Получение кишечного сока

Кишечный сок в чистом виде можно получить у животных, оперированных по методу Тири – Велла. В 1864 году Л. Тири выполнил операцию на собаках, позволившую собирать у них пищеварительный сок. Сущность операции состоит в том, что через разрез брюшной стенки вытягивают кишечную петлю, вырезают поперечными разрезами сегмент кишки, оставляя неповрежденной его брыжейку с проходящими в ней кровеносными, лимфатическими сосудами и нервами. Верхний и нижний концы кишечника сшивают, восстанавливая таким образом непрерывность кишечного канала. Вырезанную часть кишки с одного конца зашивают наглухо, другой конец вшивают в кожную рану передней брюшной стенки. Л. Велла модифицировал операцию, предложив вшивать оба конца вырезанной кишечной петли в кожную рану (рис. 12.20).

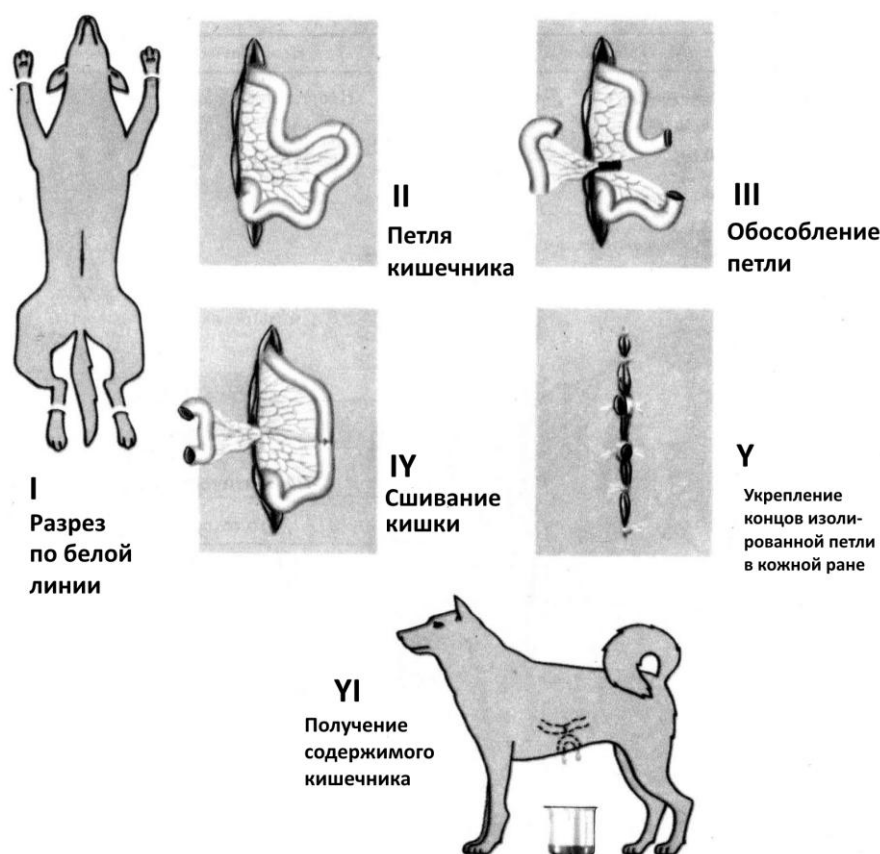


Рис. 12.20. Схема операции наложения фистулы кишечника (по Тири – Велла)

12.2.5.4. Регуляция кишечной секреции

В регуляции секреторной функции тонкого кишечника прежде всего принимают участие местный и гуморальный механизмы, а также определенную роль играют и нервно-рефлекторные влияния.

А. Местная регуляция осуществляется с участием интрамуральной нервной системы, представленной метасимпатическими ганглиями в стенке тонкого кишечника (межмышечное сплетение Ауэрбаха, подслизистое сплетение Мейснера). В этих ганглиях локализуются нейроны, участвующие в образовании коротких периферических рефлекторных дуг, обеспечивающих местную или локальную регуляцию секреции.

Роль местных механизмов в регуляции кишечной секреции была доказана экспериментально. Оказалось, что местные механические (баллоны, трубки, пищевая кашица) и химические (0,5%-ный раствор соляной кислоты) раздражения слизистой оболочки изолированной петли кишечника приводят к секреции жидкого сока, содержащего небольшое количество ферментов. При отсутствии раздражителей у собак, голодающих в течение 18–24 ч, наблюдается периодическая секреция желез кишечника. Через каждые 1,5–2,5 ч из изолированной петли кишечника выделяется незначительное количество сока с большим содержанием ферментов. Секреция кишечного сока в этом случае является одним из проявлений периодической деятельности всего желудочно-кишечного тракта.

Местный механизм регуляции связан с непосредственным раздражением механо-, хемо-, осморецепторов слизистой оболочки тонкого кишечника его содержимым.

В ответ на **механическое растяжение** кишечника химусом усиливается секреция жидкого сока с невысокой активностью ферментов, слизи.

Раздражение хеморецепторов осуществляется под действием разнообразных **химических стимулов**:

1. Продуктов переваривания белков, жиров, углеводов (жирные кислоты, лактоза и др.). При этом выделяется сок, богатый ферментами, а данный механизм регуляции называется **нутритивным**. Состав химуса и наличие в нем

продуктов расщепления питательных веществ усиливают синтез и секрецию определенных групп ферментов кишечного сока. Это явление получило название **ферментного приспособления**.

2. Компонентов пищеварительных соков (желудочного сока или соляной кислоты, желчи, панкреатического сока). Кишечный сок, особенно выделяющийся в ответ на раздражение слизистой оболочки поджелудочным соком, содержит значительное количество ферментов, в частности он богат энтерокиназой.

3. Экстрактивными веществами в составе мясной и овощной пищи.

Б. Гуморальная регуляция обеспечивается:

1. Гормонами желудочно-кишечного тракта. Дуокринин и энтерокринин, синтезирующиеся в слизистой оболочке тонкой кишки, а также ВИП, ГИП, мотилин усиливают секрецию, а соматостатин подавляет ее.

2. Гормонами желез внутренней секреции. Гормоны коры надпочечников (глюкокортикоиды) стимулируют секрецию и усиливают ферментную адаптацию кишечного сока. Так, удаление у собак одного из надпочечников приводит к значительному снижению ферментообразовательной активности секреторных клеток тонкого кишечника.

3. Биологически активными веществами. Так, серотонин, простагландины Е, АТФ, ацетилхолин усиливают кишечную секрецию.

В. Нервная регуляция секреции кишечного сока обеспечивается образованиями экстрамуральной вегетативной нервной системы. Большинство исследователей, изучавших влияние экстрамуральной нервной системы на активность железистого аппарата тонкого кишечника, считают, что за счет нервных воздействий регулируется образование ферментов. Особенно убедительными в этом отношении являются результаты исследований функций секреторных клеток в условиях денервации тонкого кишечника. Показано, что при этом наблюдается «разлад» в работе секреторной клетки: сока выделяется много, но он беден ферментами. Значение экстрамуральной нервной системы в регуляции секреторной активности тонкого кишечника подтверждается и данными опытов с введением животным ацетилхолина, а также адреналина и норадреналина: в первом случае

отмечается стимуляция кишечной секреции, во втором – ее торможение.

При возбуждении блуждающих нервов возрастает секреция ферментов в кишечном соке, хотя в целом количество отделяемого сока не изменяется. При усилении симпатических влияний секреторная функция тонкого кишечника угнетается.

Нервная регуляция осуществляется по принципу безусловных рефлексов с рецепторов желудочно-кишечного тракта. Есть также данные об условно-рефлекторных влияниях и роли коры больших полушарий головного мозга в регуляции секреторной активности тонкого кишечника. В экспериментах было установлено, что при раздражении пищей голодных собак, оперированных по методу Тири-Велла, наблюдается отделение кишечного сока из изолированной петли кишечника.

Таким образом, активность секреторного аппарата тонкого кишечника регулируется интра- и экстрамуральной нервной системой, высшими отделами центральной нервной системы и различными гуморальными факторами.

12.2.5.5. Типы пищеварения в тонком кишечнике

В зависимости от локализации процесса гидролиза веществ в тонком кишечнике различают полостное и пристеночное пищеварение (рис. 12.21).

Полостное пищеварение характеризуется тем, что синтезируемые в желе-

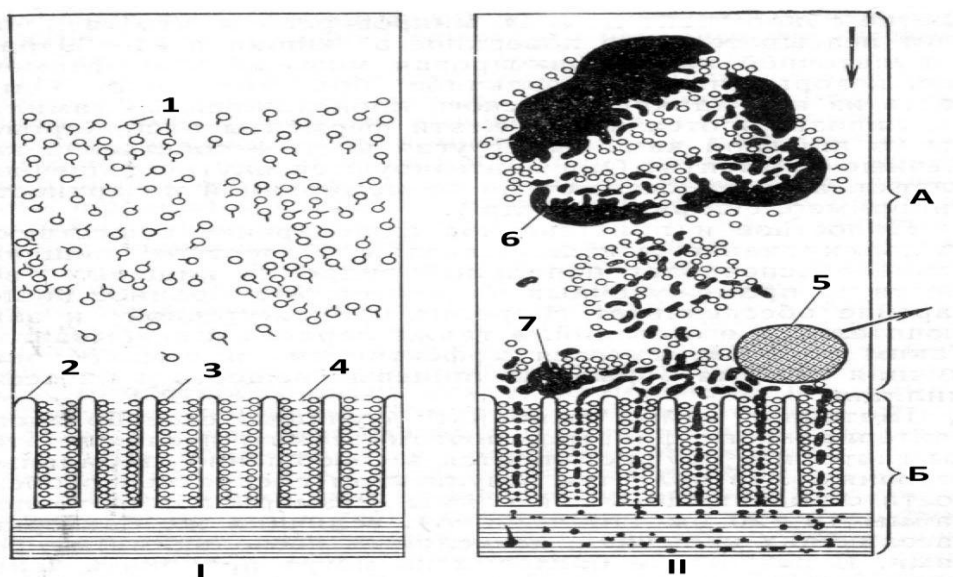


Рис. 12. 21. Схема полостного (А) и пристеночного (Б) пищеварения в тонкой кишке без пищевых веществ (I) и при их наличии (II). 1 – ферменты в полости тонкой кишки (хаотическое расположение); 2 – микроворсинки; 3 – ферменты на поверхности микроворсинок (строго ориентированы); 4 – поры щеточной каймы; 5 – микробы, не проникающие в поры щеточной каймы; 6, 7 – пищевые вещества на разных стадиях расщепления

зистых клетках пищеварительных желез ферменты выделяются в составе пищеварительных соков в полость тонкого кишечника (**дистантное пищеварение**) и здесь оказывают свое специфическое действие на компоненты пищевой кашицы. Полостное пищеварение осуществляется в жидкой среде химуса, на поверхности езслизистых комочков, десквамированных энтероцитов, твердых пищевых комочков, растительных волокон. В ходе полостного пищеварения расщепляются крупномолекулярные вещества до промежуточных продуктов (олигомеров). На полостное пищеварение оказывают влияние разнообразные факторы: интенсивность секреции пищеварительных соков, состав химуса и его эвакуация по тонкому кишечнику, а также состояние пристеночного пищеварения и всасывания.

Пристеночное (контактное или мембранное) пищеварение у человека и млекопитающих животных осуществляется в тонком кишечнике на поверхности мембран энтероцитов, на границе раздела вне- и внутриклеточной среды. Промежуточные продукты гидролиза питательных веществ, образовавшиеся в процессе полостного пищеварения, поступают в пристеночные слои содержимого тонкого кишечника и адсорбируются на поверхности структур, участвующих в мембранном пищеварении. Указанный тип пищеварения осуществляется в двух зонах:

1. Слое слизи, вырабатываемой бокаловидными клетками. Слизь постоянно обновляется, содержит много ферментов, адсорбированных из полости тонкого кишечника, и обладает достаточно высокой ферментативной активностью

2. На поверхности щеточной каймы энтероцитов, покрытой гликокаликсом.

Специальные физиологические эксперименты показали, что на внутренней поверхности слизистой оболочки тонкой кишки имеется субмикроскопическая пористость, которая увеличивает во много раз ее активную поверхность. С помощью электронной микроскопии установлено, что в области апикальной части энтероцитов образуется множество цитоплазматических выростов или микроворсинок, покрытых мембраной и формирующих так называемую **щеточную кайму**. Снаружи щеточная кайма покрыта гликокаликсом, состоящим из мукополисахаридных нитей и Ca^{2+} -мостиков, а также кишечной слизью. Установлены размеры микроворсинок: их длина – 0,75–1,5 мкм, ширина – до 0,1 мкм. На каждой эпителиальной

клетке может находиться до 3000 микроворсинок, что увеличивает всасывательную поверхность кишки в 14–39 раз.

Щеточная кайма выполняет функцию своеобразного фильтра, поэтому *заключительные этапы гидролиза осуществляются в совершенно стерильных условиях*. Это связано с особенностями строения щеточной каймы. Размеры пор щеточной каймы составляют 10–20 нм, величина же бактерий, населяющих кишечник исчисляется несколькими микронами. В результате бактерии не могут проникать через щеточную кайму, и продукты заключительного этапа гидролиза становятся для них недоступными, что является одной из причин, ограничивающих размножение бактерий в тонком кишечнике.

На щеточной кайме фиксирован мощный слой ферментов, которые имеют различное происхождение. Одна часть из них – это ферменты поджелудочного и кишечного соков (амилаза, липаза, протеазы). Эти ферменты адсорбируются из пищевой кашицы и осуществляют промежуточные этапы гидролиза веществ (олигомеров до димеров). Другая часть – собственно кишечные ферменты. Они синтезируются внутри кишечной клетки, а затем фиксируются на ее мембранной поверхности (например, фосфатазы и др.). Эти ферменты обеспечивают заключительные этапы расщепления веществ с образованием низкомолекулярных мономеров. Активные центры ферментов обращены в просвет полости тонкого кишечника, благодаря чему повышается их ферментативная активность.

Пристеночное пищеварение тесно взаимосвязано с процессом всасывания веществ в кровь или лимфу. Это обусловлено тем, что в мембранах щеточной каймы наряду с собственными кишечными ферментами фиксированы также транспортные мембранные системы энтероцитов, благодаря чему осуществляется сопряжение заключительных этапов гидролиза веществ и процессов всасывания мономеров во внутреннюю среду организма.

Интенсивность пристеночного пищеварения зависит от многих факторов: количества микроворсинок, их способности адсорбировать ферменты, активности самих ферментов, предшествующего полостного пищеварения, функционального состояния энтероцитов, их способности к регенерации, моторной функции тонкого кишечника, различных нервных и гуморальных воздействий.

Таким образом, полостное и пристеночное пищеварение существуют не изолированно, а в тесной взаимосвязи друг с другом. Полостное пищеварение обеспечивает начальный гидролиз пищевых веществ до промежуточных продуктов. Мембранное пищеварение обеспечивает гидролиз веществ на промежуточной и заключительной стадиях, а также переход к процессам всасывания.

12.2.5.6. Моторная функция тонкого кишечника и ее регуляция

Моторная функция тонкого кишечника представлена всеми видами двигательной активности пищеварительного канала: перистальтическими, неперистальтическими, тоническими и антиперистальтическими сокращениями. Моторика тонкой кишки обеспечивается координированными сокращениями продольных и циркулярных гладкомышечных волокон.

За счет моторной функции в тонкой кишке протекает ряд важнейших процессов: осуществляются дальнейшая механическая обработка химуса, измельчение, перемешивание с пищеварительными соками, смена пристеночных слоев химуса, его эвакуация в дистальном направлении, улучшение процесса всасывания веществ, а также периодическое повышение внутриполостного давления.

А. Перистальтические сокращения обеспечивают продвижение пищевой кашицы по кишечнику. Этот вид двигательной активности кишечника обусловлен координированным сокращением продольного и циркулярного слоев мышц. При этом происходят сокращение кольцевых мышц верхнего отрезка тонкой кишки и выдавливание пищевой кашицы в одновременно расширяющийся за счет сокращения продольных мышц нижний участок. **Различают пропульсивную и непропульсивную перистальтику.**

Пропульсивная (стремительная) перистальтика возникает, как правило, между приемами пищи, ей предшествует волна расслабления, после чего перистальтическая волна захватывает значительные участки тонкого кишечника и обеспечивает быструю эвакуацию содержимого по кишке. Скорость распространения такой волны составляет около 7–21 см/с. Обусловлена координированной работой циркулярных и продольных мышц тонкого кишечника.

Непропульсивная перистальтика возникает после приема пищи, характе-

ризуется медленным распространением волны сокращений (1–4 см/с), благодаря чему химус задерживается в тонком кишечнике до 2–4 часов, что способствует перемешиванию содержимого с пищеварительными соками. Обусловлена последовательной работой циркулярных мышц.

Б. Неперистальтические движения тонкого кишечника представлены ритмической сегментацией и маятникообразными движениями.

Ритмическая сегментация обеспечивается сокращениями кольцевых мышц. В результате образуются поперечные перехваты или перетяжки шириной 1–2 см, которые делят кишку на небольшие сегменты до 10–15 см. Через некоторое время они расслабляются и вновь возникают, но уже в других участках кишки. Ритмические сокращения делят и пищевую кашицу на отдельные сегменты, что способствует ее лучшему растиранию и перемешиванию с пищеварительными соками.

Маятникообразные движения обусловлены сокращениями круговых и продольных мышц кишечника. На небольшом участке в результате последовательных сокращений кольцевых и продольных мышц участок кишечника то укорачивается и одновременно расширяется, то удлиняется и суживается. Последовательные изменения диаметра кишки и ее длины приводят к перемещению пищевой кашицы то в одну, то в другую сторону, наподобие маятника. Маятникообразные движения также способствуют тщательному перемешиванию химуса с пищеварительными соками, улучшается контакт химуса с ворсинками и микроворсинками, улучшаются полостное, пристеночное пищеварение и всасывание веществ (рис. 12.22).

В. Тонические сокращения обусловлены повышением тонуса гладких мышц в стенке тонкой кишки. При этом волна сокращений распространяется очень медленно, но захватывает значительные участки тонкого кишечника. В результате уменьшается просвет кишки, и повышается внутриполостное давление, что улучшает пропитывание химуса пищеварительными соками. Тонические сокращения составляют основу для перистальтических и неперистальтических сокращений. При нарушении тонических сокращений возникает атония кишечника, сопровождающаяся нарушением всех видов двигательной активности.

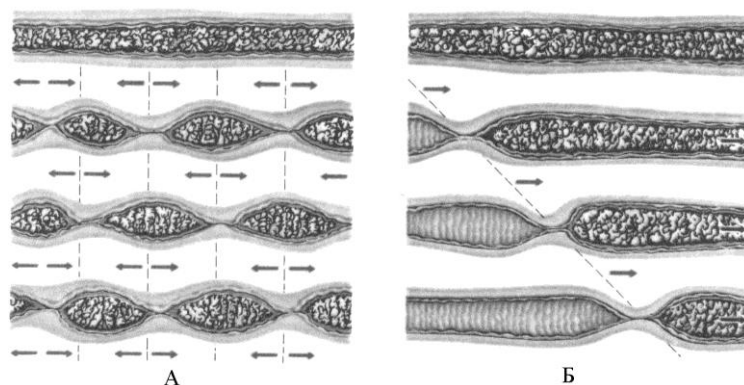


Рис. 12.22. Моторика кишечника: А – маятникообразные движения, ритмическая сегментация; Б – перистальтические движения

Г. Антиперистальтические сокращения приводят к обратному распространению волны сокращений от дистальных к проксимальным отделам пищеварительного канала. В норме этот вид моторики отсутствует, наблюдается только во время защитного рвотного рефлекса.

В основе **моторной функции** тонкого кишечника лежит способность его гладких мышц к автоматии (**миогенный механизм**). Источниками возбуждения являются образования метасимпатической нервной системы (рис.12.23) (ауэрбахово сплетение), а также так называемые специализированные «датчики» ритма кишечных сокращений, расположенные в двенадцатиперстной кишке у места впадения общего желчного протока и в области подвздошной кишки. Миогенный механизм регулирует сокращение гладких мышц кишечника в ответ на их растяжение.

Биоэлектрическая активность датчиков ритма контролируется нервными и гуморальными механизмами регуляции. В целом организм объединяет оба механизма в единую регуляторную систему, за счет деятельности которой усиливается или ослабляется моторная функция тонкого кишечника.

А. Нервный механизм регуляции моторной функции тонкого кишечника обеспечивается интрамуральной и экстрамуральной нервной системой.

К интрамуральной нервной системе относят ауэрбахово (межмышечное), глубокое мышечное и мейснерово (подслизистое) сплетения.

Перечисленные нервные сплетения обеспечивают возникновение местных рефлекторных реакций, регулирующих моторную функцию. Они включаются

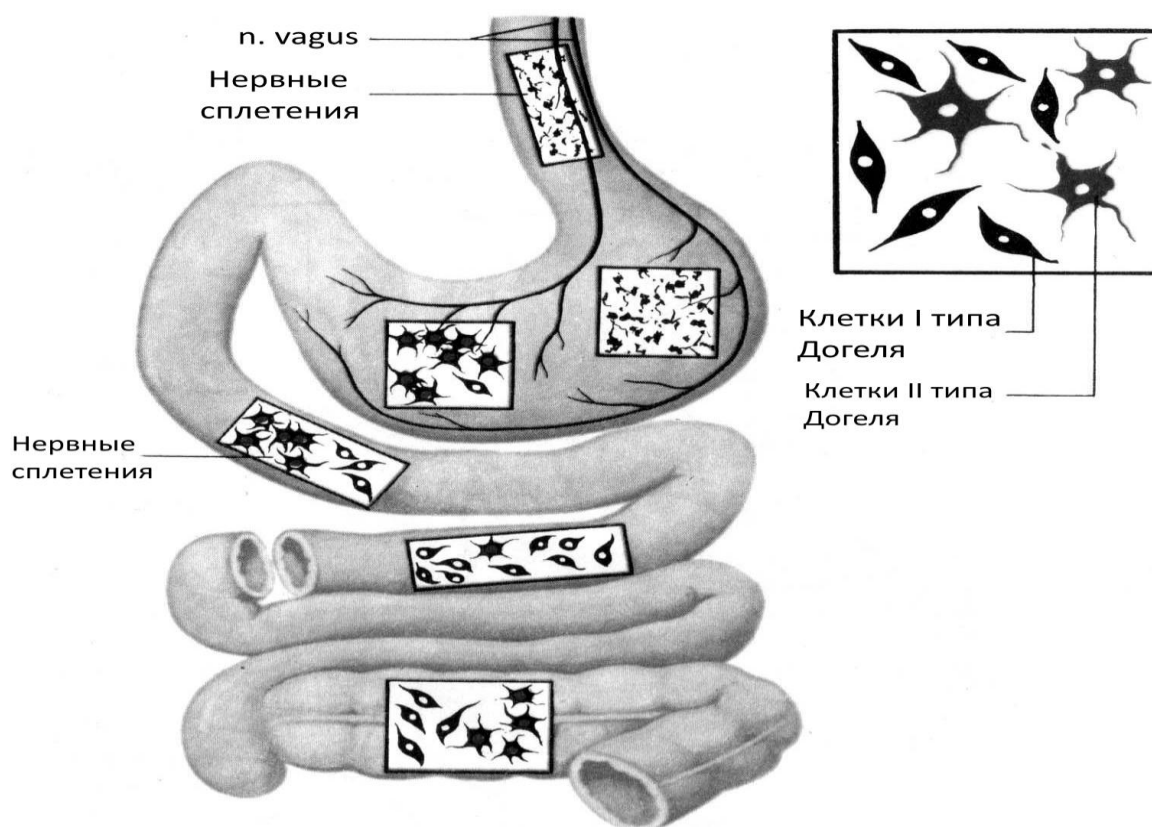


Рис. 12.23. Интрамуральные ганглии пищеварительного канала

при раздражении слизистой оболочки кишечника его содержимым. Существенное значение в регуляции моторной функции кишечника имеют физико-химические свойства пищи: грубая пища, содержащая большое количество клетчатки, овощи стимулируют двигательную активность кишечника.

Составные части пищеварительных соков – соляная кислота, желчные кислоты – также усиливают моторную функцию кишечника.

Экстрамуральная регуляция моторной функции кишечника представлена структурами соматической и вегетативной нервной системы: спинным, продолговатым мозгом, ядрами гипоталамуса, образованиями лимбической системы, коры больших полушарий головного мозга, а также периферическими блуждающими и чревными нервами (рис. 12.24).

При возбуждении передних ядер гипоталамуса, блуждающих нервов преобладают холинергические влияния, что стимулирует моторную функцию кишечника. При возбуждении задних ядер гипоталамуса, чревных нервов наб-

людается усиление адренергических влияний, в результате отмечается угнетение моторики тонкого кишечника.

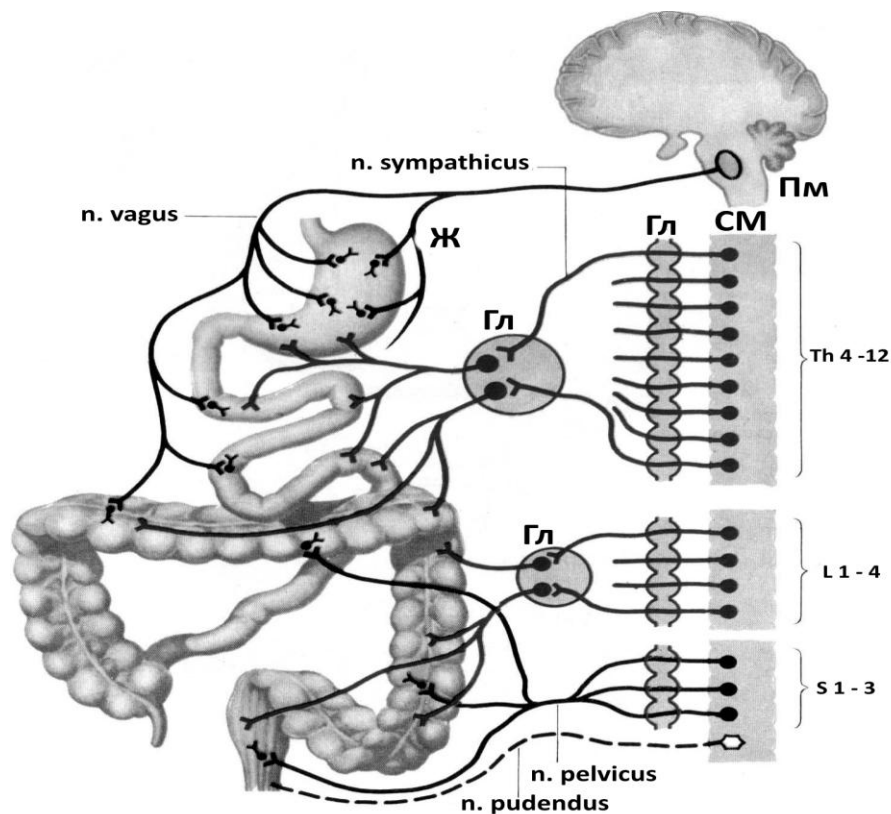


Рис. 12.24. Иннервация желудочно-кишечного тракта:

ПМ – продолговатый мозг; См – мозг; Гл – ганглии; Ж – желудок; Th – грудные сегменты; L – поясничные сегменты; S – крестцовые сегменты

Однако в настоящее время установлено, что в составе блуждающих и чревных нервов содержатся возбуждающие и тормозные волокна. Вследствие этого при раздражении блуждающих нервов иногда можно добиться угнетения двигательной активности тонкого кишечника, а при раздражении чревных нервов – ее усиления.

Моторная функция кишечника регулируется и корой головного мозга, что доказывается путем формирования условных рефлексов.

Б. Рефлекторная регуляция моторной функции тонкого кишечника.

Моторная функция тонкого кишечника стимулируется рефлекторно при возбуждении рецепторов различных отделов желудочно-кишечного тракта. Описаны рефлекторные влияния на двигательную активность кишечника, возникающие при растяжении стенки пищевода, раздражении механорецепторов желудка, механо- и

хеморецепторов слизистой оболочки тонкого кишечника. Наиболее важную роль в рефлекторной регуляции играют следующие виды рефлексов: пищеводно-кишечный (возбуждающий), желудочно-кишечный (возбуждающий и тормозящий), ректоэнтеральный (тормозящий).

Рефлекторно стимулирует моторную функцию тонкого кишечника акт еды.

В. Гуморальная регуляция моторной функции тонкого кишечника.

Среди веществ, оказывающих влияние на моторную функцию кишечника, выделяют биологически активные вещества, гормоны желудочно-кишечного тракта и гормоны желез внутренней секреции.

Биологически активные вещества – серотонин, гистамин, субстанция Р, ангиотензин, брадикинин, каллидин, простагландины – воздействуя на гладкую мускулатуру кишечника, стимулируют его двигательную активность. Большинство биологически активных веществ действует на моторную функцию кишечника через интрамуральную иннервацию.

Гормоны желудочно-кишечного тракта – гастрин, перистальтин, энтерогин – усиливают двигательную активность тонкого кишечника. Ингибируют моторную функцию тонкого кишечника секретин, ВИП, ГИП, глюкагон.

Гормоны желез внутренней секреции: инсулин стимулирует моторную функцию кишечника; катехоламины мозгового слоя надпочечников – адреналин и норадреналин – тормозят двигательную активность кишечника. Вследствие этого такие эмоциональные состояния организма, как страх, испуг, гнев, злость, ярость, при которых в кровь поступает большое количество адреналина, вызывают торможение моторной функции желудочно-кишечного тракта.

Таким образом, за счет моторной функции осуществляются следующие процессы в кишечнике: растирание содержимого и перемешивание его с пищеварительными соками, а также продвижение химуса по направлению к толстому кишечнику. Моторная функция тонкого кишечника способствует лучшему соприкосновению пищевой кашицы с ворсинками и микроворсинками, что облегчает всасывание питательных веществ. При отсутствии пищеварения илеоцекальный сфинктер закрыт. В период пищеварения сфинктер открывается реф-

литорно черз кажде 30 с. В результате пищевая кашца небольшими порциями (по 15 мл) поступает в слепую кишку.

12.3. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ ВСАСЫВАНИЯ

Всасывание является заключительным этапом процесса пищеварения. Всасыванием называется универсальный физиологический процесс, который обеспечивает перенос веществ из полости пищеварительного канала во внутреннюю среду организма (кровь и лимфу).

Значение всасывания очень велико для организма. Прежде всего, за счет всасывания продуктов расщепления белков, жиров и углеводов в крови поддерживается относительно постоянное количество питательных веществ, формируется истинное метаболическое насыщение организма. Механизмы всасывания являются компонентом функциональной системы, регулирующей уровень питательных веществ в крови. Всосавшиеся вещества с током крови разносятся по всему организму, включаются в обменные процессы и используются клетками как пластический и энергетический материал. Благодаря всасыванию веществ в желудочно-кишечном тракте организм получает все необходимое для жизнедеятельности.

Большую роль процесс всасывания играет в регуляции водно-солевого обмена, электролитного баланса, осмотического давления и величины pH всех жидких сред организма. За сутки у человека всасывается 8–9 литров жидкости с растворенными в ней органическими и неорганическими веществами. Из них 1,5–2 л жидкости, принимаемой с пищей, и 6–7 л – это жидкости пищеварительных соков.

12.3.1. Участие в процессе всасывания различных отделов пищеварительного канала

Всасывание происходит на всем протяжении пищеварительного канала (рис. 12.25), но **интенсивность** этого процесса **неодинакова** в различных отделах пищеварительного тракта. Это обусловлено рядом факторов:



Рис. 12.25. Всасывание веществ в пищеварительном канале

1. Особенностью строения слизистой оболочки, ее **проницаемостью и площадью** всасывательной поверхности.

2. Составом пищевой кашицы, наличием в ней конечных продуктов переваривания веществ, лишенных видовой специфичности и способных к всасыванию.

3. Временем пребывания веществ в том или ином отделе пищеварительного канала.

В ротовой полости процесс всасывания ограничен, так как здесь нет конечных продуктов расщепления питательных веществ, пищевой комок находится в полости рта около 15–18 с, а слизистая оболочка ротовой полости обладает низкой проницаемостью. Всасывательной способностью обладают лишь определенные ее участки (нижняя поверхность языка, дно ротовой полости). В силу

указанных особенностей в ротовой полости всасываются лекарственные препараты (валидол, нитроглицерин, антибиотики, свободные аминокислоты – глицин, глицерин, ионы Na^+ и K^+).

В пищеводе всасывания не происходит, так как жидкая пища проходит по пищеводу всего лишь за 1–3 с, а твердая за 8–9 с.

В желудке всасываются вода, минеральные соли, моносахара, алкоголь, гормоны, лекарственные вещества, а также образующиеся здесь промежуточные продукты расщепления белков – альбумозы и пептоны.

В двенадцатиперстной кишке осуществляется всасывание тех же веществ.

В тонком кишечнике протекает основной процесс всасывания веществ. *Углеводы всасываются в кровь в виде глюкозы и частично в виде других моносахаров (галактоза, фруктоза).* Всасывание углеводов начинается в верхних отделах тонкого кишечника. В нижних его отделах в пищевой кашице продуктов расщепления углеводов почти не содержится. *Белки всасываются в кровь в виде аминокислот и простых пептидов и интактных белковых молекул.* Особенно энергично всасывание продуктов расщепления белка происходит в верхних отделах тонкого кишечника (всасывается 80–90% белков, 10% достигают толстого кишечника в нерасщепленном состоянии). Продукты переваривания белков животного происхождения (мясо, молоко, яйца) усваиваются на 95–99%, а растительного происхождения (хлеб, овощи, клетчатка) – на 60–80%.

Нейтральные жиры расщепляются ферментами до моноглицеридов, глицерина и жирных кислот, которые также всасываются в тонком кишечнике.

В тонком кишечнике также всасываются вода, минеральные соли, витамины, гормоны, лекарственные вещества.

В толстом кишечнике слизистая оболочка обладает довольно высокой всасывательной способностью. В проксимальном отделе всасывается до 5–7 л воды с минеральными веществами (абсорбционный отдел). Дистальный отдел толстого кишечника выполняет главным образом депонирующую функцию.

Питательные вещества всасываются лишь в том случае, если они поступают в толстый кишечник в большом количестве и подвергаются расщеплению. На этом основано применение так называемых питательных клизм (легкоусвояемых питательных веществ: изотонический раствор хлорида натрия, 4,5–5%-й раствор глюкозы, 3–4%-й раствор спирта и др.). Кроме того, здесь могут всасываться различные лекарственные препараты (жаропонижающие, анальгетики, спазмолитики и др.)

12.3.2. Структурные и функциональные особенности тонкого кишечника, обеспечивающие его всасывательную активность

О высокой интенсивности всасывания веществ в тонком кишечнике свидетельствуют следующие данные: вещества, содержащиеся в химусе, обнаруживаются в оттекающей от тонкого кишечника крови через 1–2 минуты, а максимальной концентрации достигают через 10–15 минут.

В тонком кишечнике имеются определенные структурно-функциональные особенности, обеспечивающие высокую всасывательную способность его слизистой оболочки.

Во-первых, в составе химуса **содержатся конечные низкомолекулярные продукты** гидролиза белков, жиров, углеводов, способные всасываться во внутреннюю среду организма.

Во-вторых, определенные виды моторики тонкого кишечника (маятникообразные движения, ритмическая сегментация, непропульсивная перистальтика) **способствуют задержке содержимого на 5–8 ч**, в результате чего осуществляется длительный контакт веществ со слизистой оболочкой.

В-третьих, в тонком кишечнике имеется **большая площадь всасывательной поверхности**, которая обусловлена наличием многочисленных круговых (керкринговых) складок, ворсинок и **микроворсинок**. За счет указанных образований исходная площадь поверхности ($0,33 \text{ м}^2$) возрастает более чем в 600 раз и достигает 200 м^2 . Таким образом, всасывание наиболее интенсивно происходит там, где больше площадь соприкосновения пищевой кашицы со слизистой оболочкой.

Ворсинки образуются за счет выростов слизистой оболочки. Они увеличивают общую поверхность слизистой оболочки тонкого кишечника в 8 раз. Кишечные ворсинки чаще имеют пальцевидную форму, длиной 0,2–1 мм (рис. 12.26). Снаружи ворсинка покрыта однослойным цилиндрическим (по мнению некоторых авторов, призматическим) эпителием, обладающим высокой регенераторной способностью. По мере созревания и дифференцировки энтероциты мигрируют от основания ворсинки к ее вершине. Вершина ворсин покрыта зрелыми эпителиальными клетками; в основании ворсин, в области крипт, преобладают незрелые эпителиальные клетки.

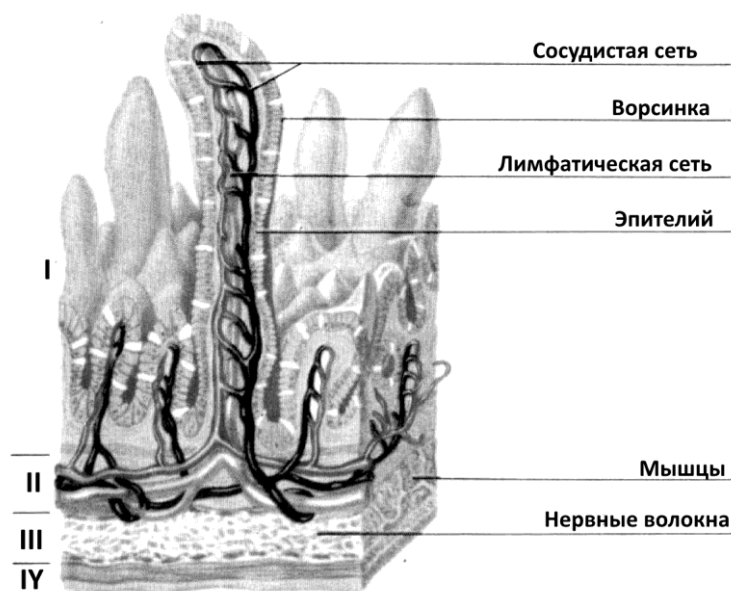


Рис. 12.26. Схема строения ворсины тонкого кишечника

534

- 1) **густая сеть** кровеносных капилляров;
- 2) **поверхностное расположение сосудов**, непосредственно под базальной мембраной энтероцитов;
- 3) капилляры **окончатого (фенестрированного) типа**, в стенке которых имеются фенестры диаметром 40–60 нм;
- 4) много **артериовенозных анастомозов**.

Лимфатический сосуд окружают нервные волокна, которые связаны с мейснеровым подслизистым сплетением.

Основу ворсинки составляет соединительная ткань, пронизанная сплетением гладкомышечных волокон.

При отсутствии пищевой кашицы в кишечнике ворсинки малоподвижны. Во время пищеварения гладкомышечные волокна, сокращаясь до 6 раз в минуту, обеспечивают два вида **движения ворсинок – колебательные и нагнетательные**, а также способствуют сдавливанию лимфатического капилляра и его опорожнению. Движение кишечных ворсинок способствует захвату содержимого из пристеночных слоев химуса, что облегчает процесс всасывания веществ.

Помимо сокращения гладкомышечных волокон, колебательным и нагнетательным движениям ворсинок способствует ряд факторов:

- 1) влияние **интрамуральной нервной системы** (мейснерово нервное сплетение);
- 2) **гормоны желудочно-кишечного тракта** – вилликинин, который образуется в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки, и урвилликинин, обнаруженный в моче;
- 3) **механический фактор** – соприкосновение пищевой кашицы со слизистой тонкого кишечника;
- 4) **продукты расщепления белка** – пептоны аминокислоты; **углеводов** – глюкоза, **а также жидкости** – кофе, чай, какао;
- 5) **компоненты пищеварительных соков** – соляная кислота, желчь, желчные кислоты;

- 6) **фармакологические вещества** – холин, каломель – способствуют движению ворсинок, а соли кальция, сульфат натрия, танин, атропин – угнетают его.

12.3.3. Механизмы всасывания

Согласно современным представлениям всасывание веществ осуществляется с участием физико-химических и физиологических механизмов.

Физико-химические механизмы обеспечивают перенос веществ с помощью различных видов **активного и пассивного транспорта**.

Активный транспорт – это энергозависимый перенос веществ против концентрационных, электрохимических градиентов с участием специфических транспортных систем. Различают первично- и вторично-активный транспорт веществ. **Первично-активный транспорт** связан с работой различных ионных насосов, которые используют энергию АТФ с помощью $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-АТФ-аз}$ для переноса ионов против концентрационных градиентов. **Вторично-активный транспорт** веществ является натрийзависимым. При этом перенос одного вещества сопряжен с переносом другого. Чаще всего в качестве проводника используется ион Na^+ , который перемещается в клетку по электрохимическому градиенту. Натрийзависимым путем всасываются глюкоза, галактоза, аминокислоты и другие вещества.

Путем активного транспорта вещества переносятся **транsepителиально** через комплекс мембран и цитоплазму энтероцитов. Этот процесс протекает в четыре этапа:

- 1) молекулы веществ фиксируются на гликокаликсе;
- 2) перенос веществ через щеточную кайму к апикальной мембране энтероцита;
- 3) транспорт через апикальную мембрану и цитоплазму энтероцита;
- 4) перенос молекул веществ через базальную или латеральную мембрану энтероцита в субэндотелиальный слой.

Активные виды транспорта преобладают в механизмах всасывания веществ.

Одной из разновидностей активного транспорта веществ является **пиноцитоз**. Он представляет собой процесс активного поглощения эпителиальной клеткой капель жидкостей, коллоидных растворов, интактных белковых молекул (иммуноглобулинов, ферментов), витаминов с образованием внутри клетки вакуоли и последующего его переноса через цитоплазму к базальной мембране.

Пассивный транспорт обеспечивает перенос веществ без затрат энергии, осуществляется путем диффузии, фильтрации и осмоса.

Пассивный транспорт веществ осуществляется двумя путями: **межэпителиальным и трансэпителиальным**. Основную роль в механизмах пассивного транспорта играет межэпителиальный путь переноса веществ (около 90%), в то время как на долю трансэпителиального пути приходится всего лишь около 10%.

С апикальных сторон энтероциты образуют друг с другом участки плотных контактов, имеющих поры и несущие отрицательный заряд.

На интенсивность межклеточного транспорта веществ влияют размер пор в области плотных контактов, величина электрического сопротивления и заряд поры, а также гидростатическое давление жидкости в межклеточном пространстве. Так, в тощей кишке размер пор наибольший и составляет в среднем 0,8 нм, в подвздошной кишке – 0,3–0,35 нм, а в толстом кишечнике – 0,2–0,25 нм. Следовательно, чем ближе к дистальным отделам кишечника располагаются поры, тем меньше их размер, выше электрическое сопротивление, и тем хуже протекает процесс всасывания веществ.

Физиологические механизмы всасывания определяются активной ролью эпителия тонкого кишечника, который представляет собой биологическую полупроницаемую мембрану, обладающую рядом свойств и особенностей.

Во-первых, эпителий кишечника обладает **избирательной всасывательной способностью**. Одни вещества всасываются легко и быстро, другие – в очень ограниченном количестве или совсем не всасываются. Так, из смеси различных моносахаридов в кишечнике здорового человека быстрее, чем другие конечные продукты гидролиза углеводов, всасываются глюкоза и галактоза. Хлорид натрия всасывается хорошо и быстро, а сульфат магния почти не всасывается.

Во-вторых, для эпителия кишечника характерна **двусторонняя проницаемость**, т.е. вещества через слой эпителиальных клеток могут переноситься в двух направлениях: из полости кишечника во внутреннюю среду организма – **всасывание**, а также обратно из внутренней среды в просвет тонкой кишки – **секреция**.

В-третьих, в эпителиальных клетках кишечника осуществляются **сложные биохимические процессы**, а также процессы **ресинтеза веществ**. Например, в них происходит ресинтез хиломикронов и липопротеидов очень низкой плотности, облегчается всасывание моносахаров за счет воздействия на них фермента фосфатазы. Активная роль клеток эпителия в процессе всасывания подтверждается опытами на животных. Воздействие на слизистую оболочку кишечника растворами фторида натрия или монойодуксусной кислоты приводит к нарушению жизнедеятельности эпителия и, как следствие, процессов всасывания веществ.

В-четвертых, установлено, что **процесс всасывания тесно связан с энергетическим обменом** в эпителиальных клетках. Чем активнее клетка, тем больше кислорода она поглощает, тем больше образуется АТФ.

10.3.4. Механизмы и пути всасывания различных веществ

Всасывание белков в кровь происходит главным образом, в виде **трипептидов, дипептидов и свободных аминокислот** (рис. 12.27).

Основным механизмом транспорта продуктов гидролиза белков через апикальные мембраны энтероцитов является активный перенос веществ с помощью систем-переносчиков с затратой энергии АТФ или сопряженный с движением ионов Na^+ . Из эпителиальных клеток аминокислоты переносятся через базальную или латеральную мембраны в межклеточную жидкость пассивно по механизму облегченной диффузии. Установлено, что перенос одних аминокислот влияет на транспорт других аминокислот.

Интактные белковые молекулы всасываются путем пиноцитоза.

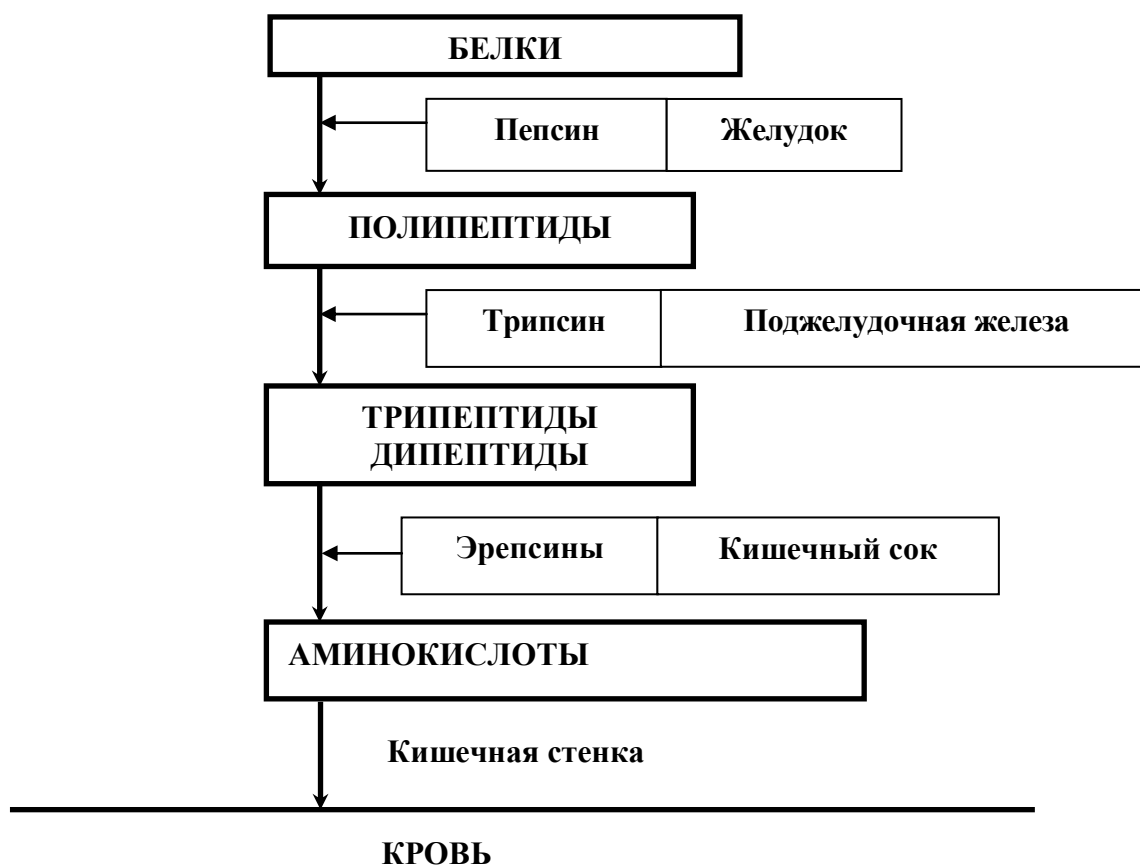


Рис. 12.27. Расщепление и всасывание белков

Всасывание углеводов в кровь воротной вены осуществляется в виде **моносахаров** – глюкозы, фруктозы и галактозы (в основном в детском возрасте) (рис. 12.28). Глюкоза и галактоза переносятся через апикальные мембраны энтероцитов активными видами транспорта с участием переносчиков и ионов Na^+ . При высокой концентрации этих углеводов в просвете кишечника их всасывание осуществляется пассивно в виде облегченной диффузии. Фруктоза поступает в эпителиальные клетки через апикальные мембраны за счет диффузии. Перенос моносахаров через базальные и латеральные мембраны эпителиальных клеток происходит путем простой диффузии (рис. 12.28).

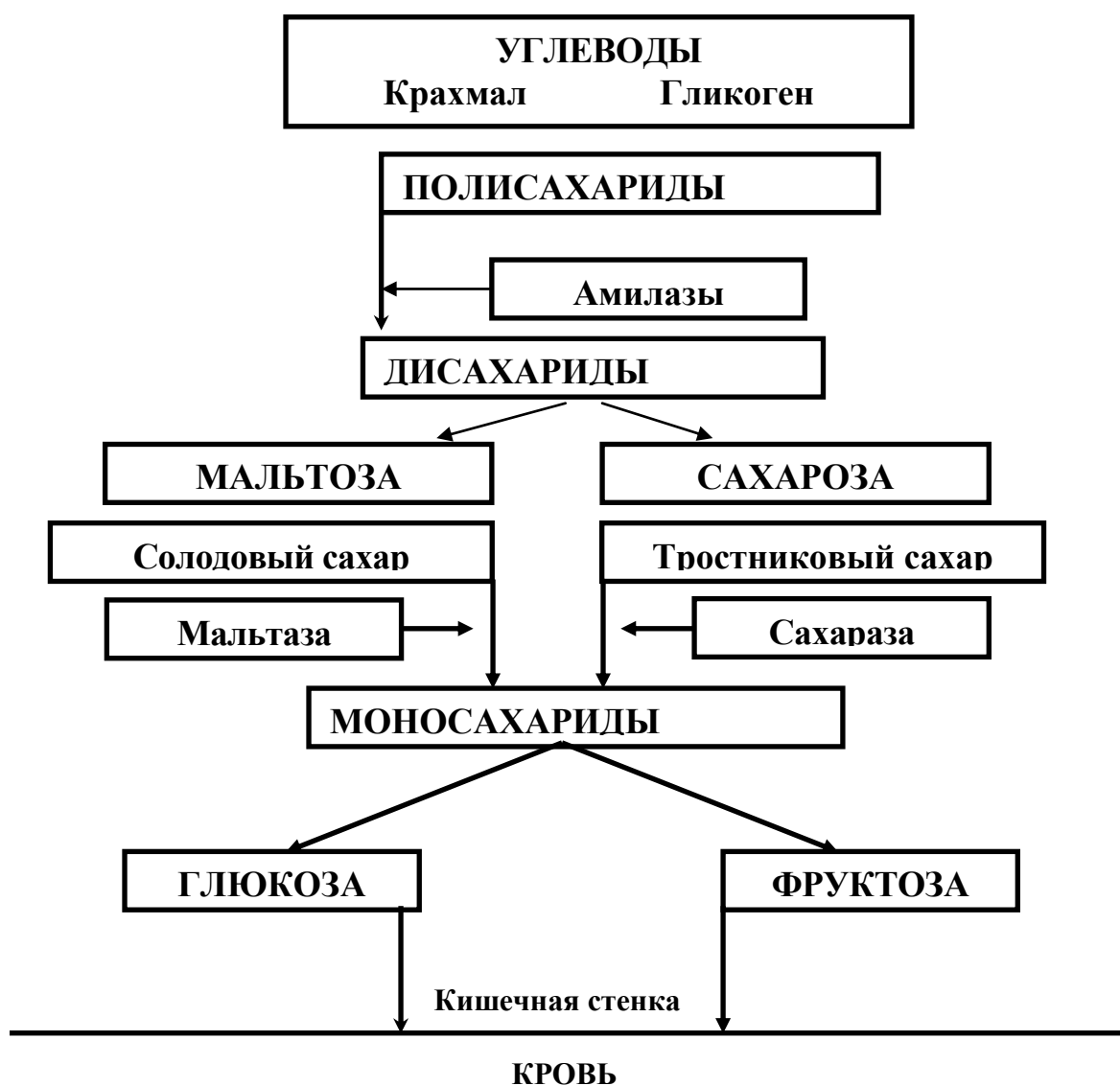


Рис. 12.28. Расщепление и всасывание углеводов

Всасывание жиров происходит в виде **моноглицеридов, глицерина, жирных кислот** (рис. 12.29).

Глицерин и моноглицериды переносятся внутрь энтероцита за счет пассивного транспорта. Они хорошо растворимы в воде, поэтому легко всасываются в кровь.

Жирные кислоты всасываются по-разному в зависимости от длины углеводных цепей в молекуле. Жирные кислоты с длинными цепями (более 10 атомов углерода) трудно растворимы в воде, поэтому всасываются в составе смешанных мицелл, куда входят также соли желчных кислот, фосфолипиды, холе -

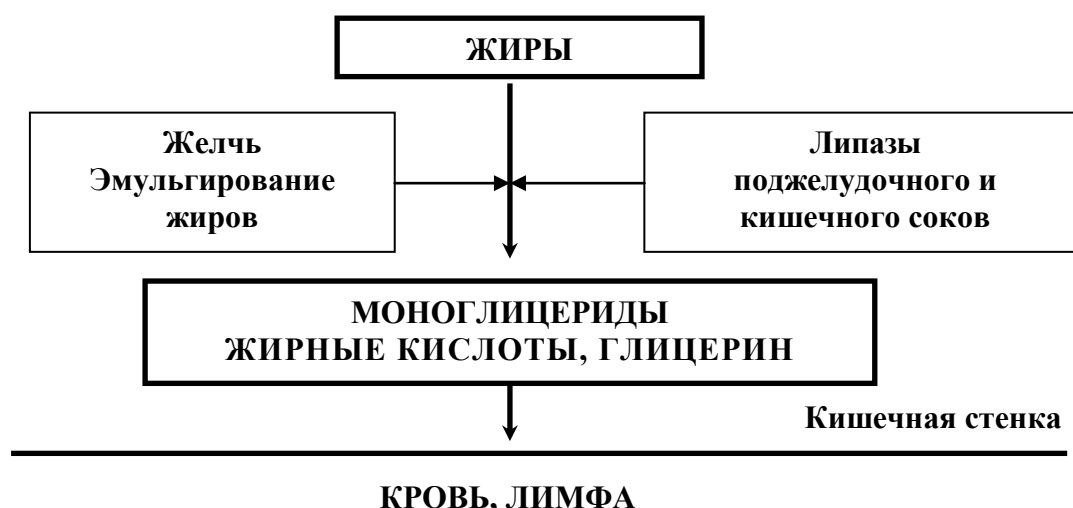


Рис. 12.29. Расщепление и всасывание жиров

стерол. Мицелла подходит к энтероциту, желчные кислоты остаются в просвете кишки, а липидные компоненты транспортируются внутрь энтероцита. В эндоплазматическом ретикулуме этих клеток осуществляется ресинтез хиломикронов и липопротеинов очень низкой плотности. Они всасываются в лимфатический капилляр, с током лимфы достигают грудного и центрального лимфатического протоков, а затем попадают в кровь. Таким путем всасывается и усваивается 80–90 % всех жиров.

Вместе с жирными кислотами за счет активного транспорта всасываются жирорастворимые **витамины** А, D, Е, К. Водорастворимые витамины всасываются в кровь.

Жирные кислоты с короткими (2–4 атома углерода) и средними (6–8 атомов) углеродными цепями всасываются непосредственно в кровь портальной вены путем простой диффузии. На этот путь приходится 10–20% всех жиров.

Всасывание воды осуществляется на всем протяжении пищеварительного канала, наиболее интенсивно в тонком и толстом кишечнике, путем пассивного транспорта по градиенту осмотического давления. Перенос воды из изотонических и гипертонических растворов представляет собой энергозависимый процесс. Всасывание воды из кишечника сопряжено с переносом осмотически активных ионов и веществ (Na^+ , Cl^- , глюкозы, аминокислот и др.).

Всасывание ионов Na^+ происходит различными видами транспорта, как активного с помощью Na^+/K^+ -насоса, так и пассивного за счет простой диффузии.

Всасывание ионов Cl^- сопряжено с переносом ионов натрия по электрохимическому градиенту.

Всасывание двухвалентных катионов (Ca^{2+} , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Cu^{2+} и др.) отмечается на всем протяжении пищеварительного канала, однако осуществляется медленно, в основном активным транспортом с участием специфических АТФ-аз и затратой энергии АТФ. Механизмы пассивного транспорта (простая и облегченная диффузия) играют незначительную роль в процессе их усвоения.

12.3.5. Регуляция процесса всасывания

Регуляция всасывательной функции осуществляется с участием местных, рефлекторных и гуморальных механизмов регуляции.

Местная регуляция обеспечивается интрамуральной нервной системой (подслизистое сплетение Мейснера). На интенсивность процесса всасывания оказывают влияние вещества, содержащиеся в химусе, а также механическое растяжение тонкого кишечника содержимым. Под действием различных факторов происходит раздражение хемо- или механорецепторов. На интенсивность всасывания оказывают влияние:

- 1) продукты гидролиза белков, углеводов – альбумозы, пептоны, пептиды, глюкоза (усиливают всасывание веществ);
- 2) компоненты пищеварительных соков (соляная кислота, желчные кислоты);
- 3) чай, кофе;
- 4) витамины А, группы В;
- 5) механический фактор – соприкосновение химуса со слизистой оболочкой тонкого кишечника;
- 6) ионы Ca^{2+} , лекарственные вещества – атропин (угнетают процесс всасывания).

Нервная регуляция осуществляется структурами экстрамуральной вегетативной нервной системы. Изменение процесса всасывания происходит рефлекторно при раздражении рецепторов всего желудочно-кишечного тракта. При возбуждении парасимпатического отдела вегетативной нервной системы (блуждающие нервы) наблюдается усиление всасывания веществ, а при возбуждении симпатических чревных нервов отмечается угнетение процесса всасывания в тонком кишечнике.

В **гуморальной регуляции** принимают участие:

а) гормоны желудочно-кишечного тракта – вилликинин, уровилликинин, секретин – (усиливают всасывание веществ, так как повышают проницаемость мембран энтероцитов, усиливают движения ворсинок тонкого кишечника, энтероглюкагон, соматостатин желудочно-кишечного тракта, гастроингибирующий пептид (угнетают всасывание веществ);

б) гормоны желез внутренней секреции – инсулин (повышает всасывание), адреналин (подавляет всасывание);

в) биологически активные вещества – энтерокинин, гистамин (повышают проницаемость капилляров ворсинок и активируют процессы всасывания веществ).

12.4. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОЛСТОМ КИШЕЧНИКЕ

Основной функцией проксимальной части толстого кишечника является всасывание воды. Роль дистального отдела толстого кишечника состоит в формировании каловых масс и удалении их из организма. Всасывание питательных веществ в толстом кишечнике незначительно. **Секрет** слизистой оболочки толстого кишечника имеет резко **щелочную реакцию (рН 8,5–9,0)**, плотность его равна 1,06. Секрет содержит **98,6% воды, 0,63% органических и 0,68% неорганических веществ**. В секрете обнаруживается значительное количество **отторгнутых клеток эпителия, лимфоцитов и слизи**. В секрете толстых кишок содержится небольшое количество **ферментов** (пептидаза, липаза, амилаза, щелочная фосфатаза), что биологически обосновано, так как химус, поступающий в этот отдел желудочно-кишечного тракта, беден переваренными

пищевыми веществами. Поступление пищи в желудочно-кишечный тракт, а также такие мощные химические возбудители секреции, как отвар свеклы и бульоны, содержащие экстрактивные вещества, не приводят к отделению сока в толстом кишечнике. Однако отделение сока стимулируется механическим раздражением слизистой оболочки кишечника неперевавшими пищевыми веществами.

В опытах на собаках установлено, что в условиях новокаиновой анестезии толстого кишечника механическое раздражение не вызывает отделения сока слизистой оболочкой данного отдела кишечника. Это убедительно доказывает значение механического фактора в регуляции секреторной активности толстого кишечника.

Существенная роль в процессах, осуществляемых в кишечнике, принадлежит микрофлоре – кишечной палочке и бактериям молочно-кислого брожения.

Бактерии в процессе своей жизнедеятельности выполняют полезные для организма функции. Бактерии молочно-кислого брожения образуют молочную кислоту, которая обладает антисептическими свойствами. Бактерии синтезируют витамины группы В, витамин К, пантотеновую и амидникотиновую кислоты, лактофлавин.

Микрофлора инактивирует ферменты – энтерокиназу, щелочную фосфатазу, трипсин, амилазу, поступающие из тонкого кишечника в составе пищевой кашицы. Микроорганизмы подавляют размножение патогенных микробов.

Отрицательная роль микроорганизмов кишечника состоит в том, что они образуют эндотоксины, вызывают гнилостные и бродильные процессы с образованием ядовитых веществ (индол, скатол, фенол) и в определенных случаях могут стать причиной различных заболеваний.

12.4.1. Моторная функция толстого кишечника

Моторная функция толстого кишечника обеспечивает накопление каловых масс и периодическое их удаление из организма. Кроме того, моторная активность способствует всасыванию воды.

В толстом кишечнике наблюдаются такие же виды двигательной активности, как и в тонком. *Здесь различают перистальтические, антиперистальтические, неперистальтические сокращения.* Все эти виды двигательной активности, в отличие от таковых в тонком кишечнике, осуществляются медленно. Значение их состоит в том, что они обеспечивают перемешивание, разминание содержимого, способствуют его сгущению и всасыванию воды.

Перистальтические сокращения толстого кишечника не имеют большого значения в продвижении его содержимого. Толстому кишечнику присущ особый вид сокращений, который получил название **масс-сокращения**. Возникает масс-перистальтика сравнительно редко – 3–4 раза в сутки. Сокращения захватывают большую часть толстой кишки и обеспечивают быстрое опорожнение значительных ее участков.

12.4.2. Регуляция моторной функции толстого кишечника

Толстый кишечник имеет интрамуральную и экстрамуральную иннервацию. Последняя представлена симпатическими нервами, которые выходят из верхнего и нижнего брыжеечных сплетений, а также парасимпатическими, входящими в состав блуждающего и тазового нервов. Вследствие этого все рефлекторные влияния на моторную функцию толстого кишечника опосредуются через симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы.

Рефлекторные воздействия на двигательную активность толстого кишечника широко представлены в организме. Они осуществляются во время акта еды в результате возбуждения хемо- и механорецепторов желудка, двенадцатиперстной кишки и тонкого кишечника.

Существенное значение в регуляции моторной функции толстого кишечника имеют **местные рефлексy**, возникающие при раздражении механорецепторов.

Моторная функция толстого кишечника зависит также от **характера принимаемой пищи**. Чем больше в пище клетчатки, тем выраженнее моторная активность толстого кишечника.

Формированию кала способствуют комочки слизи кишечного сока, которые склеивают непереваренные частицы пищи. Кроме того в состав кала входят отмершие клетки кишечника, желчные пигменты и в большом количестве (30–55%) – бактерии. У взрослого человека с каловыми массами за сутки выделяется около 480 млрд бактерий.

Дефекация – это опорожнение дистального отдела толстой кишки, которое связано с возникновением у человека не только чувства наполнения прямой кишки, но и «позыва на низ». Наступает акт дефекации при растягивании прямой кишки каловыми массами. При этом раздражаются механорецепторы не только слизистой оболочки, но и мышечного слоя кишки. При рефлекторном расслаблении внутреннего и наружного сфинктеров открывается выход из прямой кишки и перистальтическими движениями толстой и прямой кишок кал удаляется наружу.

Осуществлению акта дефекации способствуют сокращения мышц диафрагмы передней брюшной стенки, а также мышцы, поднимающей сфинктер заднего прохода. Сокращения мышц приводят к уменьшению объема брюшной полости и повышению внутрибрюшинного давления. *Центр рефлекса дефекации находится в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Он обеспечивает произвольный акт дефекации. На этот центр оказывают влияние продолговатый мозг, гипоталамус, кора головного мозга. Нервные импульсы, поступающие от этих отделов ЦНС к центру рефлекса дефекации спинного мозга, могут ускорить или замедлить акт дефекации.*

На мышцы сфинктеров и гладкую мускулатуру прямой кишки оказывают влияние симпатические и парасимпатические нервы. Под воздействием симпатических нервов мышцы сфинктеров находятся в состоянии тонического сокращения, а мускулатура стенки прямой кишки – в состоянии расслабления. Под влиянием тазовых нервов расслабляются мышцы анальных сфинктеров и стимулируется моторная активность прямой кишки.

Таким образом, рефлекс дефекации проявляется преимущественно за счет влияний тазового нерва.

12.5. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЛОКАЛИЗАЦИИ, СТРОЕНИИ И ФУНКЦИЯХ ПИЩЕВОГО ЦЕНТРА

Все сложные и разнообразные функции системы пищеварения регулируются нейронами **пищевого центра**. Впервые свое представление о пищевом центре И.П. Павлов озвучил в 1911 году в докладе на заседании Общества русских врачей в Петербурге: «На основании того материала, который представляет сейчас учение об условных рефлексах, несомненно, что этот пищевой центр существует совершенно так же, как несомненно существует и дыхательный центр...»¹⁴, «он также реален и работает неустанно, как и дыхательный центр»^{15*}.

И.П. Павлов высказал важнейшие соображения относительно значения функций, свойств, структуры и локализации пищевого центра: «пищевой центр есть нервный регулятор принятия жидких и твердых веществ, нужных для жизненного химизма...»¹⁶, «...это есть отдел нервной системы, регулирующий химическое равновесие тела»¹⁷.

Структурно пищевой центр, по мнению И.П. Павлова, не отличается от любого другого центра и состоит из «воспринимающей» и «исполнительной» частей.

По современным представлениям, пищевой центр – это сложное образование, включающее в себя группы нейронов, располагающихся в различных отделах. Компоненты пищевого центра локализуются в спинном, продолговатом мозге, гипоталамусе и коре больших полушарий головного мозга.

В спинном мозге в боковых рогах грудных, поясничных сегментов, а также в промежуточной зоне серого вещества тазовых сегментов находятся нейроны вегетативной нервной системы, которые осуществляют иннервацию мышц, сфинктеров и желез пищеварительного канала.

В продолговатом мозге располагается бульбарное звено пищевого центра. Это ядра V, VII, IX и X пар черепных нервов, которые объединяются в комплексный пищевой центр продолговатого мозга. В состав комплексного пищево-

¹⁴ Павлов И.П. Указ. соч. Т. 3, кн. 1. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1951, С. 147.

¹⁵ Павлов И.П. Там же, С. 158.

¹⁶ Павлов И.П. Там же, С. 147.

¹⁷ Павлов И.П. Там же, С. 158.

го центра продолговатого мозга входят центры слюноотделения, жевания, глотания, сосания, регуляции секреторной и моторной функций желудочно-кишечного тракта. Указанный центр образует функциональные взаимосвязи с ядрами XII пары черепных нервов, а также с другими центрами продолговатого мозга.

Большая роль в регуляции всех этапов процесса пищеварения принадлежит структурам **промежуточного мозга**, в том числе латеральным и вентро-медиальным ядрам гипоталамуса. Вентро-медиальные ядра получили название «центр насыщения», латеральные ядра – «центр питания», или «центр голода». Между латеральной и вентро-медиальной группой ядер существуют реципрокные взаимоотношения: возбуждение латеральной области гипоталамуса тормозит активность вентро-медиальных ядер, и наоборот.

Определенная роль в регуляции деятельности системы пищеварения и ее функций принадлежит **лимбической системе** мозга, и, прежде всего, миндалевидным ядрам и гиппокампу. Они принимают участие в формировании «пищедобывательного» поведения, реакций утоления жажды, обонятельных условных рефлексов, эмоциональных реакций, связанных с чувствами голода и насыщения, а также в регуляции секреторной и моторной функций. Лимбическая система называется «висцеральным мозгом», так как ее структуры обеспечивают взаимосвязь процессов пищеварения, дыхания, выделения, сердечно-сосудистой деятельности.

В регуляции процессов питания и пищеварения существенная роль принадлежит **коре больших полушарий головного мозга**, особенно тем ее отделам, которые являются мозговыми отделами вкусового и обонятельного анализаторов, определенными соматосенсорными зонами и областями, представляющими корковую проекцию структур комплексного пищевого центра. Кора больших полушарий обеспечивает формирование пищевых условных рефлексов, произвольную регуляцию мышц челюстно-лицевой области, координацию и интеграцию всех уровней пищевого центра, а также адаптацию деятельности системы пищеварения к различным факторам.

Компоненты пищевого центра, несмотря на то что располагаются на различных уровнях ЦНС, функционально объединены между собой для регуляции и координации функций системы пищеварения, сложных форм пищевого поведения, обеспечения адаптации системы пищеварения к потребностям организма и условиям среды.

Деятельность пищевого центра многообразна. За счет его активности формируется «пищедобывательное» поведение (пищевая мотивация), при этом происходит сокращение скелетной мускулатуры (пищу нужно найти, обработать, приготовить). Пищевой центр регулирует моторную, секреторную и всасывательную активность желудочно-кишечного тракта. Функция пищевого центра обеспечивает возникновение сложных субъективных ощущений, таких как голод, аппетит, чувство сытости и жажды.

Рассмотрим роль пищевого центра в формировании указанных субъективных ощущений.

12.5.1. Физиологическая сущность и механизмы формирования чувства голода

Голод является древним чувством и в филогенетическом, и в онтогенетическом отношениях. Чувство голода может проявляться у животных и с удаленной корой головного мозга. Такие собаки ведут себя беспокойно, совершают движения до тех пор, пока их не накормят, тогда они успокаиваются и засыпают.

Голод отражает общее состояние организма, возникающее при отсутствии поступления пищи в организм и проявляющееся в виде объективных и субъективных признаков.

Объективными признаками являются формирование «пищедобывательного» поведения и голодовые сокращения желудка. **Субъективно** чувство голода проявляется рядом отрицательных эмоций: «сосание под ложечкой», появление слабости, иногда тошноты, головных болей и т.д. Удовлетворение чувства голода приводит к устранению отрицательных и возникновению положительных эмоций.

Существуют несколько теорий, объясняющих механизм возникновения чувства голода, в том числе теория «голодной крови» и «периферическая» теория (рис. 12.30).

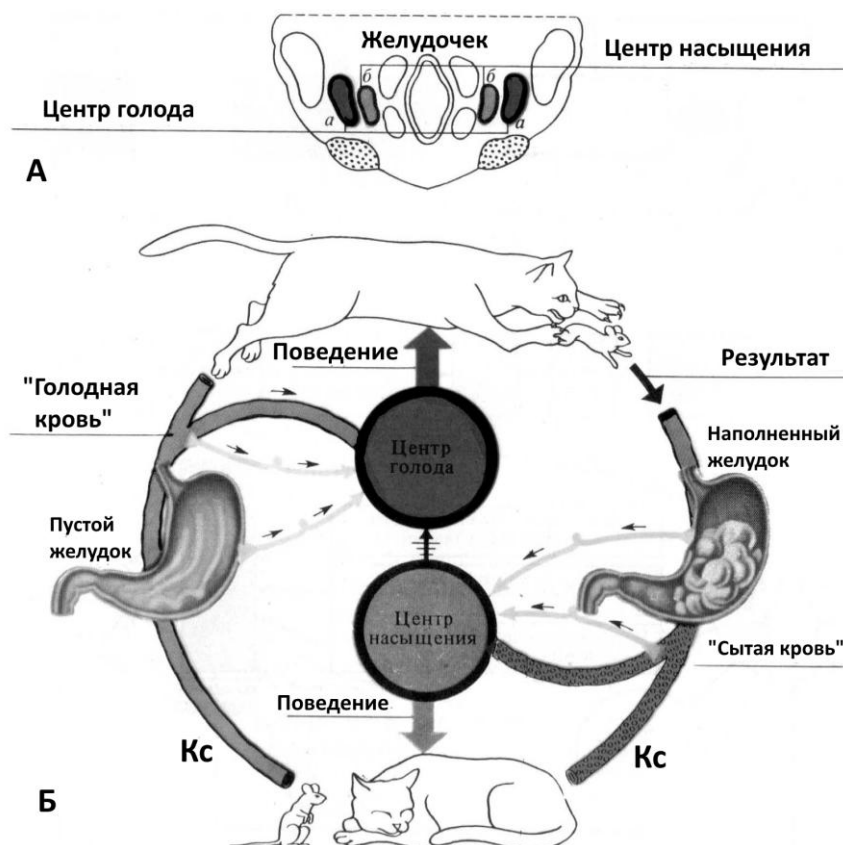


Рис. 12.30. Голод, насыщение и пищевое поведение:
А – поперечное сечение гипоталамуса; Б – схема механизма голода и насыщения

Согласно первой теории появление чувства голода обусловлено возбуждением нейронов латеральных ядер гипоталамуса за счет непосредственного воздействия на них крови с измененным количеством питательных веществ, особенно глюкозы, а также афферентной импульсации, идущей от хеморецепторов гипоталамуса, тканей и сосудов.

По второй теории, чувство голода появляется в результате сокращений пустого желудка. Кровь с уменьшенным содержанием глюкозы возбуждает нейроны ядер блуждающих нервов, расположенных в продолговатом мозге. Нервные импульсы по блуждающим нервам передаются желудку и вызывают сокращения его мышц. При сокращении мышц желудка возбуждаются его рецепторы. Возникшие нервные импульсы поступают в продолговатый мозг, а затем к ней-

ронам латеральных ядер гипоталамуса и зрительным буграм, что приводит к появлению чувства голода.

Значение уменьшения количества питательных веществ в крови для возникновения чувства голода хорошо видно из результатов следующих опытов. Кровь голодного животного, введенная другой собаке, вызывает у нее мощные сокращения желудка. Кровь сытой собаки таким свойством не обладает. Такая кровь даже может прекратить сокращения желудка голодного животного.

Таким образом, нервный и гуморальный механизмы, объединенные функционально, обуславливают возникновение чувства голода.

Чувство голода формируется на базе безусловных рефлексов. Однако кора больших полушарий головного мозга обостряет это чувство, делает его проявление более тонким и совершенным.

12.5.2. Физиологическая сущность аппетита и механизмы его формирования

Физиологическая сущность **аппетита** была подробно изучена в лаборатории И.П.Павлова. По И.П.Павлову, аппетит – «...это есть страстное желание еды»¹⁸. **Аппетит – это страстное непреодолимое желание какой-либо еды.** Чувство аппетита связано с активностью коркового звена пищевого центра, деятельность которого осуществляется на основе цепи условных рефлексов. ***Аппетит возникает при виде, приятном запахе пищи, слуховых раздражениях, связанных с приготовлением пищи, воспоминании или разговоре о ней.*** Для появления аппетита необходимы определенные условия: нормальное состояние высшей нервной деятельности (бодрое настроение, отсутствие отрицательных эмоций), оптимальный тонус желудочно-кишечного тракта, наличие витаминов группы В). Возникновению аппетита способствуют также различные факторы: разнообразное питание, приятный внешний вид приготовленной пищи, обстановка, в которой принимают пищу.

Значение аппетита состоит в том, что он носит **сигнальный характер**, возникая еще до истощения запасов питательных веществ в организме. Аппетит

¹⁸ Павлов И.П. Указ. соч. Т. 2. кн. 2. С. 106.

направляет внимание организма на пищу и обеспечивает более совершенное течение процессов пищеварения.

В лаборатории И.П.Павлова было установлено, что переваривание пищи в желудочно-кишечном тракте при наличии аппетита протекает более полноценно, пищеварительные соки выделяются более активными, с большим количеством ферментов. По И.П.Павлову, «...аппетит есть сок»¹⁹.

Отсутствие аппетита связано с торможением активности пищевого центра, что может быть результатом психогенных (горе, беспокойство, отрицательные эмоции) и болевых воздействий, а также следствием однообразного питания, излишнего употребления сахара, конфет и т.д. Для сохранения аппетита, по И.П.Павлову, надо «...есть несколько раз в день и понемногу, не до полного насыщения»²⁰.

12.5.3. Физиологическая сущность насыщения и механизмы его формирования

При удовлетворении чувства голода возникает ощущение **сытости, или насыщения**. В настоящее время наиболее изучены два механизма возникновения чувства насыщения: один обусловлен раздражением механорецепторов желудка и верхнего отдела тонкого кишечника определенным объемом пищи, а другой связан с полным метаболическим обеспечением организма (рис. 12.31).

Первый механизм. Чувство сытости появляется в результате торможения нейронов латеральных ядер гипоталамуса афферентными импульсами, идущими от механорецепторов желудка и верхних отделов тонкого кишечника при поступлении определенного объема пищи в эти отделы системы пищеварения.

В опытах на собаках с фистулами желудка и верхнего участка тонкого кишечника показано, что после введения пищи через канюли в указанные отделы у животных не возникало потребности в еде. Если же у собак предварительно перерезали блуждающие нервы, иннервирующие желудок, и повторяли опыт, то чувства насыщения у животных не появлялось, и они не отходили от миски с едой. В другом варианте экспериментов желудок растягивали резиновым бал-

¹⁹ Павлов И.П. Указ. соч. Т. 2. кн. 2. С. 106.

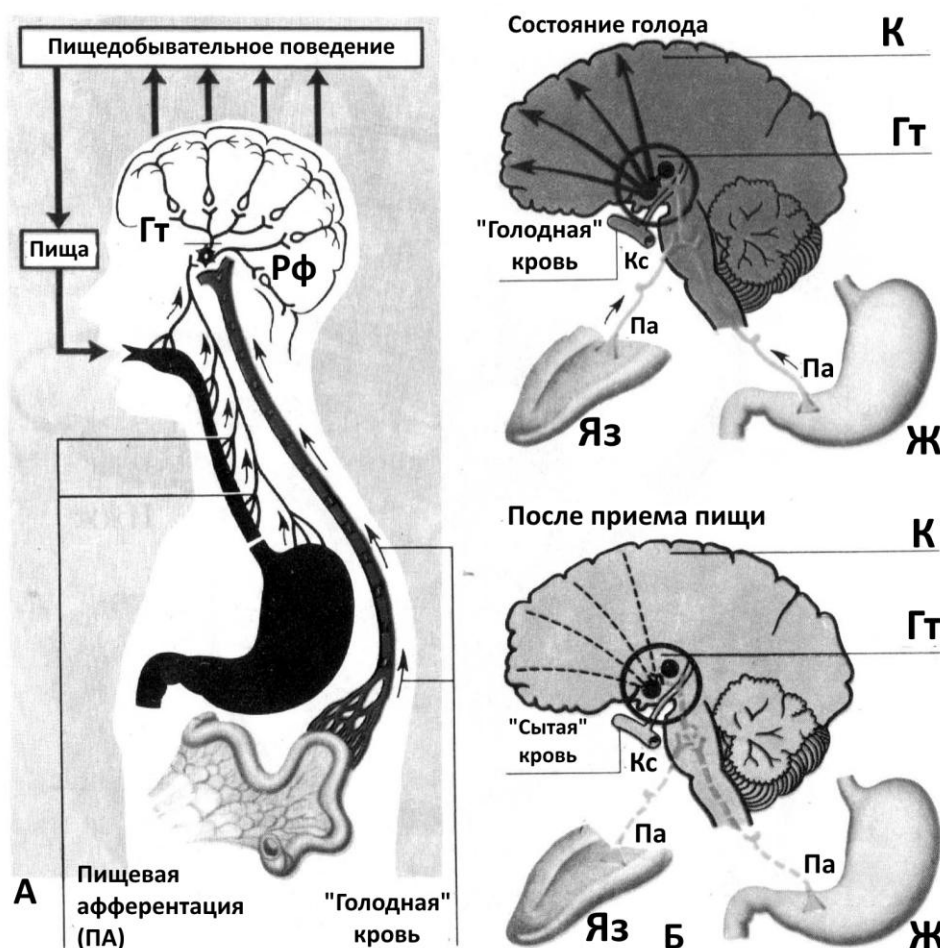


Рис. 12.31. Схема механизмов сенсорного насыщения

А – раздражение рецепторов ротовой полости и желудка; Б – функциональные взаимоотношения медиального и латерального отделов гипоталамуса в состоянии голода и после приема пищи; усл. обозн. – К – кора большого мозга; Гт – гипоталамус; Рф – ретикулярная формация; Кс – кровеносные сосуды; Яз – язык; Ж – желудок; Па – пищевая афферентация

лончиком, который вводили через канюли. При длительном раздражении рецепторов желудка резиновым баллончиком наблюдали эффект, описанный выше: собака отказывалась от еды.

Чувство насыщения можно вызвать и у человека при растяжении желудка обильной, но малокалорийной пищей. Возбуждение рецепторов желудка рефлекторно способствует также выходу питательных веществ из депо в кровь («самоинъекция питательных веществ»). *На основе указанных механизмов формируется первичное насыщение, которое обозначают как «сенсорное насыщение».* Оно наступает через 15–20 минут от начала еды и, следовательно, не может быть обусловлено всасыванием питательных веществ в кровь.

²⁰ Павлов И.П. Указ. соч. Т. 2. кн. 1. С. 262.

Второй механизм. *Истинное, метаболическое или вторичное насыщение возникает после всасывания питательных веществ из кишечника в кровь, что наблюдается через 1,5–2 ч после приема пищи.*

Рассмотрение механизмов, вызывающих появление чувства сытости, позволяет прийти к выводу о том, что имеются четко отграниченные и в то же время взаимосвязанные процессы, за счет которых возникает первичное и вторичное насыщение. *В основе первичного насыщения лежит рефлексорный механизм*, обуславливающий и торможение активности нейронов пищевого центра, и поступление питательных веществ из их депо в кровь. *Вторичное насыщение – это уже итог сложной физико-химической работы желудочно-кишечного тракта, заключительным этапом которой является всасывание питательных веществ в кровь и лимфу и доставка их всем клеткам организма.*

12.5.4. Физиологическая сущность жажды и механизмы её формирования

Жажда – это состояние организма, которое проявляется комплексом объективных и субъективных признаков.

Объективно жажда проявляется двигательной реакцией животного или человека к источнику воды, изменением содержания вне- и внутриклеточной воды в организме, сдвигами осмотического давления крови, тканевой жидкости. Жажда **субъективно** связана с ощущением сухости в ротовой полости, что служит сигналом для возникновения соответствующей поведенческой реакции организма, а также с определенными отрицательными эмоциями, головной болью, головокружением.

Взрослый человек в течение суток при отсутствии психических и физических напряжений теряет с выдыхаемым воздухом, потом, мочой и калом около 3,5 л воды. Следовательно, пищевой рацион должен содержать достаточное количество жидкости, чтобы в организме не создавались условия для нарушения водно-солевого баланса. *Истинное чувство жажды связано с обеднением организма водой, уменьшением содержания внеклеточной и внутриклеточной*

воды. Это может наблюдаться при недостаточном количестве воды в пищевом рационе, избыточном содержании в нем минеральных веществ, большой потере воды во время физической нагрузки, под влиянием высокой окружающей температуры, кровопотери, при некоторых заболеваниях, например при сахарном диабете и т.д.) В результате происходит изменение осмотических свойств клеток и жидкостей. Сдвиги в величине осмотического давления приводят к возбуждению специальных рецепторов (осморецепторов), которые имеются в всех тканях организма. Нервные импульсы от этих рецепторов идут к пищевому центру (продолговатый мозг, гипоталамус), повышают активность его нейронов, что и обуславливает появление чувства жажды.

Ложное чувство жажды возникает при нормальном содержании воды в организме. В этом случае также происходит подсыхание слизистой оболочки ротовой полости.

Однако причины этого явления другие. Ложное чувство жажды может появляться при продолжительном разговоре, пении, эмоциональных напряжениях организма (волнение, страх и т.д.).

Доказательством влияния содержания воды в организме на возникновение истинного и ложного чувства жажды являются опыты на собаках с басовской фистулой и эзофаготомией, выполненные в лаборатории Н.И. Журавлева. Если животное лишали воды на небольшой период времени, то мнимое питье рефлекторно тормозило активность пищевого центра, и в результате подавлялась двигательная реакция собак к источнику воды. При длительном лишении воды мнимое питье не устраняло у животных чувства жажды. Собаки отходили от миски только после того, как воду вливали через канюлю в желудок.

Функции пищевого центра регулируются нервными импульсами, идущими от коры больших полушарий головного мозга и промежуточного мозга, афферентными нервными импульсами, поступающими к нему от рецепторов желудочно-кишечного тракта и осморецепторов всех тканей, а также гуморально за счет изменения уровня питательных веществ в крови, особенно глюкозы.

ГЛАВА 13

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ. ПИТАНИЕ.

13.1. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

13.1.1. Общая характеристика обмена веществ и энергии

Обмен веществ и энергии представляет собой совокупность химических и физических превращений, происходящих в организме и составляющих основу жизнедеятельности, и принадлежит к числу важнейших специфических признаков живой материи. В результате обмена веществ непрерывно образуются, обновляются и разрушаются клеточные структуры, синтезируются и расщепляются различные химические соединения. При этом происходит переход потенциальной энергии химических соединений, освобождаемой при их расщеплении, в кинетическую энергию, в основном тепловую и механическую, частично – в электрическую.

Обмен веществ и энергии обеспечивается тремя непрерывными этапами. Первый этап заключается в ферментативном расщеплении питательных веществ в желудочно-кишечном тракте до простейших соединений и всасывании их в кровь и лимфу. Вторым этапом обмена является транспорт этих веществ кровью и лимфой к тканям и клеткам, где происходят сложные химические превращения (клеточный метаболизм), который представляет собой совокупность взаимосвязанных анаболических и катаболических реакций. Анаболические реакции обеспечивают синтез структурных компонентов тканей и биологически активных веществ и накопление энергии, что необходимо для роста, развития и сохранения функций организма. Катаболические реакции – это совокупность процессов расщепления сложных молекул веществ до конечных продуктов, в результате которых выделяется заключенная в них энергия. Катаболические реакции обеспечивают энергетически анаболические. В различные периоды жизни организма наблюдаются неодинаковые соотношения между этими реакциями. Так, в период роста преобладает анаболизм; во взрослом организме устанавливается относительное равновесие между анаболизмом и катаболизмом. В старческом возрасте анаболические процессы отстают от процессов катаболических. При бо-

лезненных состояниях также имеется нарушение между этими процессами. Третьим этапом обмена веществ является выделение из организма конечных продуктов распада выделительными органами – почками, легкими, кишечником, печенью и потовыми железами в окружающую среду.

Таким образом, питательные вещества используются организмом в качестве пластических и энергетических ресурсов.

Обмен жиров и углеводов служит, главным образом, для энергетического обеспечения физиологических функций. Белковый обмен в первую очередь поддерживает и восстанавливает структуры организма. Обмен веществ и превращение энергии составляют единое целое и подчиняются основному закону естествознания – закону сохранения энергии.

Превращение белков, жиров, углеводов, минеральных веществ и воды происходит в тесном взаимодействии друг с другом.

13.1.2. Обмен белков

Белки – это сложные высокомолекулярные соединения, состоящие из азотсодержащих аминокислот. Белки выполняют в организме ряд важнейших физиологических функций:

- пластическую (белки составляют основу всех тканевых элементов и клеточных структур);
- энергетическую (при окислении 1 г белка в среднем освобождается 17,7 кДж или 4,1 ккал);
- двигательную (сокращение мышц обеспечивается взаимодействием сократительных белков – миозина, актина);
- ферментативную (белки входят в состав ферментов, влияющих на химические процессы в организме);
- защитную (из белков образуются антитела, они связывают и обезвреживают токсины и яды);
- передачу наследственных признаков (осуществляется сложными белками (нуклеопротеидами), в состав которых входят рибонуклеиновая – РНК и дезоксирибонуклеиновая кислоты – ДНК);

- транспортную (белки обеспечивают перенос гормонов, жиров, микроэлементов, витаминов и других веществ, а белок гемоглобин – кислорода и углекислого газа);
- регуляторную (белки в виде гормонов желез внутренней секреции и биологически активных веществ осуществляют гуморальную регуляцию функций различных органов и физиологических систем организма);
- гомеостатическую (поддерживают коллоидно-осмотическое давление крови).

Белки различных людей и животных имеют неодинаковое строение, то есть обладают индивидуальной специфичностью, поэтому чужеродные для данного организма белки могут усваиваться только после их расщепления в пищеварительном тракте до аминокислот и последующего синтеза в тканях собственных белков. Индивидуальную специфичность белков необходимо учитывать при пересадке органов и тканей. В состав пищевых продуктов, которые использует человек, входят различные аминокислоты, которые делят на две группы. К первой группе относятся аминокислоты, не образующиеся в организме, но являющиеся жизненно необходимыми. Они получили название незаменимых. К ним относятся: валин, лейцин, триптофан, метионин, лизин, аргинин, изолейцин, треонин, фенилаланин. Все они должны поступать в организм с пищей. Вторая группа аминокислот может синтезироваться в организме, поэтому их называют заменимыми. К ним относятся: гликокол, аланин, цистеин, тирозин и другие. Белки, в которых содержится весь набор незаменимых аминокислот, являются биологически полноценными. Белки, в которых нет хотя бы одной незаменимой аминокислоты, называются неполноценными. К полноценным относятся белки животного происхождения – мяса, яиц, рыбы, икры, молока. Растительные белки, кроме белков картофеля и грибов, являются неполноценными, поэтому в состав пищевого рациона человека должны входить как животные, так и растительные белки.

Потребность в белках неодинакова и зависит от возраста, функционального состояния организма и характера выполняемой работы. Так, для оптимальной

деятельности организма человек ежедневно должен получать 80–100 г белка, причем 30 г белка должно быть животного происхождения.

При изучении белкового обмена большое значение имеет определение азотистого баланса. Азотистый баланс – это соотношение количества азота, поступившего в организм с пищей и выделенного из него. В связи с тем что основным источником азота в организме является белок, то по азотистому балансу можно судить о приходе и расходе белка. Если количество азота, поступившего в организм, будет равно количеству выделившегося, то такое состояние называется азотистым равновесием. Организм взрослого человека при полноценном питании находится в состоянии азотистого равновесия. Если количество азота, поступившего в организм, будет больше выделенного, то такое состояние называется положительным азотистым балансом. Он наблюдается в молодом растущем организме, при беременности, выздоровлении тяжелобольных, усиленной тренировке у спортсменов. Если количество выделяемого из организма азота больше, чем поступающего, то такое состояние называется отрицательным азотистым балансом. Он отмечается при белковом голодании, недостаточном питании, заболеваниях, сопровождающихся усиленным распадом белка в организме, например при онкологических заболеваниях.

Для того чтобы белки пищи могли быть усвоены, необходимо их ферментативное расщепление протеазами до стадии аминокислот и последующее всасывание последних в тонком кишечнике. Всасывание аминокислот является активным процессом, сопровождающимся затратой энергии, источником которой служит распад АТФ. Всосавшиеся в кишечнике аминокислоты переносятся кровью в печень и к периферическим тканям, где часть их используется для синтеза белков организма. Другая часть подвергается различным превращениям при участии специфических ферментов. В процессе этих реакций образуются физиологически активные продукты (двуокись углерода, гистамин, серотонин и др.), играющие важную роль в жизнедеятельности организма. В результате обмена белков образуются продукты, подлежащие выведению из организма. Такими конечными продуктами являются азотистые вещества: аммиак, мочевины, мочевая кислота, креатинин. Показателем образования и выведения конечных продуктов

белкового обмена служит уровень так называемого остаточного азота в плазме крови (это все азотсодержащие продукты белкового обмена). Половину этой величины составляет аммиак, очень токсичное вещество. Он обезвреживается преимущественно в печени, превращаясь в мочевины. В основном конечные продукты белкового обмена выводятся почками в составе мочи; а незначительная часть – в составе пота.

13.1.3. Обмен липидов

Липиды – это сложные органические соединения, которые представлены в организме в основном нейтральными жирами (триглицеридами), фосфолипидами, холестерином, жирными кислотами. Липиды всасываются из кишечника, синтезируются и метаболизируются в организме. В печени осуществляется несколько этапов липидного обмена, включая синтез, разрушение и упаковку липидных молекул. В метаболизме липидов также участвуют жировые клетки и эндотелий капилляров сосудов. Липиды транспортируются в связанном состоянии с белками (например, в связи с альбумином транспортируется пальмитиновая кислота) и как часть сложных липопротеиновых частиц. Основными липопротеиновыми частицами плазмы крови человека являются хиломикроны, липопротеины очень низкой плотности (ЛПОНП), липопротеины низкой плотности (ЛПНП), липопротеины высокой плотности (ЛПВП). Липопротеины плазмы крови представляют собой растворенные макромолекулярные комплексы триглицеридов, холестерина, фосфолипидов и одного или более специфических белков – апопротеинов. Апопротеины определяют судьбу отдельных липопротеинов, направляя их в те ткани, которые имеют специфические к апопротеинам рецепторы.

Липиды в организме человека выполняют следующие функции:

- пластическую (входят в состав цитоплазмы, ядра, митохондрий, всех биологических мембран и участвуют в построении и восстановлении структур клеток и тканей);
- энергетическую (при окислении 1 г жира выделяется 38,94 кДж или 9,3 ккал тепла);
- терморегуляторную (липиды подкожного слоя предохраняют орга-

низм от переохлаждения);

- защитную (эластическая жировая ткань служит упругой подстилкой на стопах, ладонях, в глазных впадинах, почках и других местах, смазкой для кожи, предохраняя ее от мацерации и высыхания);
- пищеварительную (в них растворяются витамины А, D, К и Е); питательную (жир подкожный и оболочек внутренних органов является запасом питания организма);
- водообменную (нейтральные жиры являются источником эндогенной воды);
- транспортную (осуществляют транспорт эндогенных и экзогенных липидов, витаминов, гормонов).

Различают структурный жир, входящий в состав клеток, и запасный жир, откладывающийся в виде жировой ткани. Структурный жир по своему составу является постоянным, характерным для данного вида организма. Его состав не зависит от характера жира, принимаемого с пищей. Основная масса жиров человеческого организма приходится на запасный жир, он откладывается в виде депо в жировой ткани (подкожная клетчатка, сальник, брыжейка), а также вокруг некоторых внутренних органов (почки). В небольших количествах депонированные жиры содержатся в печени и мышцах. Состав липидов и их количество зависят от характера пищевого жира, пищевого режима, конституциональных особенностей, а также от пола, возраста и выполняемой работы. Общее количество жира в организме здорового человека составляет 10–20% от массы тела, а при нарушениях обмена веществ может достигать 50%.

Жиры, поступающие с пищей, по химическому составу отличаются от жиров тканей организма. В желудочно-кишечном тракте человека жиры пищи расщепляются под действием специальных ферментов до глицерина и жирных кислот. При участии желчных кислот из продуктов расщепления жиров образуются мицеллы, которые адсорбируются на мембране энтероцитов. Липидные компоненты мицеллы проникают в энтероцит, где происходит ресинтез триглицеридов, эфиров холестерина, которые упаковываются в липидные частицы, называемые хиломикронами, заключенные в тончайшую белковую оболочку

(транспортная форма пищевых триглицеридов). Они через лимфатические сосуды поступают в кровоток. Основное количество липидов из желудочно-кишечного тракта всасывается в лимфу. Некоторые жирные кислоты (с короткими и средними цепями) хорошо растворимы в воде и могут перемещаться к поверхности энтероцитов, не образуя мицелл. Они проникают через клетки кишечного эпителия непосредственно в портальную кровь, минуя лимфатические сосуды.

Под влиянием липопротеиновой липазы (ЛПЛ), функционирующей на поверхности эндотелия сосудов, главный компонент хиломикронов (нейтральные триглицериды) расщепляется. Освобождаемые при этом жирные кислоты утилизируются в периферических тканях, в жировой ткани они снова превращаются в триглицериды и депонируются. Остатки хиломикронов удаляются из кровотока печенью.

Синтезируемый в печени и накапливающийся в гепатоцитах из остатков хиломикронов холестерин метаболизируется в печени, кишечнике и выделяется с желчью и калом, а также вместе с образованными триглицеридами участвует в формировании ЛПОНП. После поступления их из печени в систему кровообращения они преобразуются под действием ЛПЛ в более мелкие и плотные ЛПНП. Таким путем из крови удаляется до 75% ЛПНП. Липопротеиды высокой плотности образуются в печени, кишечнике или в кровотоке из хиломикронов и ЛПНП. Они выполняют роль «уборщика» свободного холестерина, избыток которого собирают с поверхности периферических клеток и переносят в печень.

При отсутствии в пище жиров они могут образовываться из углеводов и белков. Однако длительное исключение жиров из питания может привести к тяжелым заболеваниям. Это связано с тем, что жиры содержат витамины и некоторые ненасыщенные жирные кислоты, которые являются необходимыми для жизнедеятельности организма. Они не синтезируются в организме и должны обязательно входить в состав пищевого рациона. Такие жирные кислоты получили название незаменимых. К ним относятся линолевая, линоленовая, арахидоновая кислоты. Эти ненасыщенные жирные кислоты получили название витамина F (от англ. *fat* – жир). Значение их заключается в том, что кроме энергетиче-

ской функции, они необходимы для образования сложных жиров – фосфолипидов, а также играют важную роль в построении клеточных структур, в частности митохондрий.

Жиры входят в состав многих пищевых продуктов животного и растительного происхождения. Они содержатся в мясе, рыбе, молоке, яйцах, семенах растений, орехах и т.д. Растительные жиры отличаются от животных высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот, поэтому в пищевом рационе должны обязательно содержаться растительные жиры. В состав пищевого рациона человека должно входить не менее 70 г жиров. При затратах 12560 кДж (3000 ккал) в сутки рекомендуется прием с пищей около 100 г жира, из них 30–60% должно приходиться на жиры животного происхождения.

13.1.4. Обмен углеводов

Углеводы называют так потому, что они состоят только из углерода, кислорода и водорода, число атомов водорода вдвое больше атомов кислорода, т.е. соотношение такое же, как и в молекуле воды. Различают простые и сложные углеводы. К простым углеводам относятся моносахариды: глюкоза, фруктоза, галактоза, манноза; к сложным – дисахариды (мальтоза, лактоза, сахароза), полисахариды (крахмал, гликоген, клетчатка и др.).

В организме человека углеводы выполняют следующие функции: энергетическую (быстро расщепляются, окисляются, легко извлекаются из депо и используются как источник энергии при экстренной потребности организма), калорийная ценность 1 г углеводов составляет 17,17 кДж (4,1 ккал); пластическая (участвуют в построении оболочек клеток); депо питательных веществ (полисахаридов – крахмала и гликогена).

В организм человека углеводы поступают главным образом с растительной пищей (овощи, фрукты, хлеб, крупы). Суточная потребность взрослого человека в углеводах составляет 400–450 г.

В крови углеводы содержатся в виде глюкозы, концентрация которой поддерживается на определенном уровне. Средняя норма для цельной венозной крови, полученной натощак, составляет 3,5–6,1 ммоль/л, для капиллярной (кровь из пальца) – 3,5–5,5 ммоль/л. Повышение концентрации глюкозы в крови

называется гипергликемией. При этом глюкоза может выводиться из организма почками, появление глюкозы в моче называется глюкозурией. Снижение уровня сахара в крови ниже 3,5 ммоль/л получило название гипогликемии. Чрезмерное уменьшение глюкозы в крови может привести к мышечной слабости, понижению работоспособности и даже нарушению деятельности ЦНС – потере сознания, судорогам и другим явлениям, которые могут привести к смерти.

Поступившие с пищей сложные углеводы (поли- и дисахариды) расщепляются в пищеварительном тракте до моносахаридов и всасываются в кровь. Глюкоза транспортируется кровью в печень, где происходят различные процессы обмена углеводов. Процесс синтеза гликогена в печени называется гликогенез. При необходимости гликоген вновь расщепляется до глюкозы. Этот процесс получил название – гликогенолиз. Направленность реакции определяется активностью ферментов печеночной клетки. В печени углеводы образуются также из продуктов распада белков и жиров. Это явление называется гликонеогенез.

Большое значение в углеводном обмене принадлежит мышечной ткани. В ней откладывается гликоген, синтезируемый из глюкозы крови, его содержание составляет 1–2%. При работе мышц под влиянием фермента фосфоорилазы происходит распад гликогена с образованием пировиноградной и молочной кислот. Этот процесс получил название гликолиза. Выделившаяся при расщеплении гликогена энергия обеспечивает сократительную функцию мышц. В фазе отдыха мышцы значительная часть молочной кислоты ресинтезируется в гликоген, другая поступает в кровоток и захватывается клетками печени, где из нее образуется также гликоген.

Головной мозг содержит небольшие запасы углеводов. Он поглощает до 69% глюкозы, выделяемой печенью. Энергетические расходы мозга покрываются исключительно за счет углеводов. Именно поэтому уменьшение уровня сахара в крови проявляется в первую очередь нарушениями функций мозга.

Распад углеводов в организме до молочной кислоты осуществляется как без участия кислорода (анаэробный гликолиз), так и путем окисления до конечных продуктов распада – углекислого газа и воды.

13.1.5. Водно-солевой обмен

Вода играет важную роль в обмене веществ. В количественном отношении она является самой значительной составной частью организма человека и животных. Основой биологического значения воды являются ее химические и физические свойства, обусловленные строением молекулы. Вода в организме осуществляет следующие важнейшие функции: является растворителем продуктов питания и их обмена, активным участником многих химических реакций обмена; служит основой внутренней среды организма (крови, лимфы, тканевой жидкости); обеспечивает гуморальную связь между клетками и частями организма, перенося растворенные в ней вещества; выполняет механическую (облегчает скольжение трущихся поверхностей суставов, связок, мышц) и терморегуляторную функции (высокая теплоемкость воды обеспечивает ей роль теплоизолятора, а высокая теплопроводность способствует быстрому выравниванию температуры в тканях и внутренней среде организма).

Полное голодание, но при условии приема воды, переносится человеком в течение 30–40 и даже более дней. При поступлении же в организм только сухой пищи или при голодании с полным прекращением питья человек погибает в течение нескольких суток.

У взрослого человека на долю воды приходится около 75% массы тела. Содержание воды в разных тканях различно. Больше всего ее содержится в крови и биологических жидкостях (например, слюне, моче). Принято делить воду на внутриклеточную и внеклеточную. Внеклеточная вода находится в составе крови, лимфы, спинномозговой и тканевой жидкостей. На долю внутриклеточной жидкости приходится 30–40% массы тела. Между внеклеточной и внутриклеточной водой существует динамическое равновесие, которое во многом определяется их электролитным составом.

По форме связывания вода в организме может быть в трех состояниях: свободная вода – вода, составляющая основу внутриклеточной жидкости, крови, лимфы, тканевой жидкости; связанная вода – находится в комплексе с коллоидами; конституциональная вода – входит в структуру молекул белков, жиров, углеводов. Между указанными состояниями воды существует динамическое

равновесие. Так, при синтезе крупномолекулярных соединений белков и гликогена часть свободной воды переходит в конституциональную. При набухании гидрофильных коллоидов часть свободной воды переходит в связанное состояние, а при отбухании коллоидов происходит обратный процесс.

В норме поступление воды в организм и потеря воды уравновешены. В условиях умеренного климата при обычном питании и манере одеваться человек в зависимости от условий потребляет воды в среднем от 21 до 43 мл/кг. Потребность в воде зависит от характера питания. При чисто углеводном или углеводно-жировой диете потребность в воде снижена (вода образуется при их расщеплении), при преимущественно белковой – повышена. При недостаточном потреблении воды или ее потере, достигающей 5% массы тела, наблюдается снижение работоспособности. Если потери воды превышают 10% массы тела, то возникает тяжелое обезвоживание, а при 15–20% или около $1/3$ – $1/4$ общего содержания воды в организме наступает смерть.

Когда вводимое количество воды превышает максимальную выделительную способность почек и в результате все больше воды задерживается в организме, может возникнуть так называемая водная интоксикация. Уменьшение осмотического давления тканевой жидкости сопровождается поступлением воды в клетки, в результате чего они набухают. Особенно чувствительны к этому нервные клетки, поэтому характерными признаками этого состояния являются головная боль, тошнота, судороги.

Выделение воды из организма осуществляется почками, кишечником, легкими и кожей. В среднем за сутки около 1,4 л воды выводится с мочой, 100 мл с калом и 900 мл удаляется в виде паров с поверхности кожи и через легкие. На испарение воды в значительной степени влияют температура и относительная влажность окружающей среды. Вода постоянно испаряется с поверхности кожи в таких небольших количествах, которые не замечаются (скрытое потоотделение); при тепловой нагрузке включаются потовые железы, и выделение воды (вместе с солями) становится весьма ощутимым.

Таким образом, ежедневный кругооборот воды у взрослого здорового человека в среднем составляет около 3–4% от массы тела.

Обмен воды тесно связан с обменом минеральных веществ, находящихся в плазме в виде солей и ионов. Вода поступает в организм не в чистом виде, а с растворенными в ней веществами, она не существует в изолированном виде внутри организма, поэтому вода и растворенные в ней вещества, в том числе минеральные ионы, должны рассматриваться как единая система.

Минеральные вещества входят в состав структурных элементов клеток и тканей организма и участвуют в разнообразных процессах обмена между клетками и тканевой жидкостью. Минеральные вещества обеспечивают сохранение на определенном уровне осмотического давления в биологических жидкостях. В плазме крови важнейшим осмотически активным веществом является хлорид натрия, а важнейшими осмотически активными ионами внутриклеточного содержимого – ионы K^+ и Cl^- . Минеральные соли играют важную роль в образовании буферных систем тканей и биологических жидкостей. Наибольшее значение в качестве буферных систем из минеральных соединений имеют бикарбонаты и в меньшей степени – фосфаты натрия и калия. Соли оказывают очень сильное влияние на физико-химическое состояние коллоидов клетки. От присутствия в клетках и тканях в известной концентрации тех или иных ионов зависит степень дисперсности, гидратации и растворимости многих внутриклеточных и внеклеточных белковых веществ.

Важнейшие физиологические функции клеток зависят не только от осмотического давления и величины рН, а также от концентрации и соотношения ионов. Изменение концентрации той или иной соли в биологических жидкостях неизбежно приводит к нарушению ряда важнейших физиологических функций. Так, изолированное сердце лягушки, прикрепленное к канюле с питательным раствором, может сокращаться в течение нескольких часов. Если изменить концентрацию одного из компонентов этого раствора, то нарушается нормальная работа сердца.

Минеральные вещества поступают в организм с водой и пищевыми продуктами. Потребности организма в различных минеральных солях неодинаковы. Например, в сутки требуется до 5 г поваренной соли, 1 г калия, 0,8 г кальция.

В различных тканях и органах соли распределены неодинаково. Солей натрия больше в плазме и тканевой жидкости, солей калия содержится больше в

клетках, чем в жидких средах организма. Большое количество кальция и фосфора имеется в костной ткани, меди и железа – в гемоглобине, йод входит в состав гормона щитовидной железы.

Минеральные вещества постоянно выводятся из организма с мочой и экскрементами, поэтому они должны ежедневно поступать в организм в количестве, равном выведенному. Если в пищевом рационе отсутствуют минеральные соли, то это приводит к смерти быстрее, чем полное голодание.

В наибольших количествах в организме содержатся натрий, кальций, сера, фосфор, ионы хлора. Они требуются организму в относительно больших количествах. К микроэлементам, то есть элементам, содержащимся в организме в минимальных количествах и потребности в которых очень малы, относят железо, медь, йод, марганец, кобальт, цинк, фтор и др.

Значение ионов натрия в обмене веществ определяется главным образом участием его в поддержании осмотического давления биологических жидкостей, а также в регуляции кислотно-щелочного равновесия. Кроме того, он обеспечивает формирование мембранного потенциала покоя и потенциала действия.

Ион калия является основным катионом внутриклеточной жидкости, он принимает участие в формировании потенциала покоя и следовых потенциалов потенциала действия. В водообмене ион калия выступает как антагонист иона натрия: если натрий задерживается в организме и задерживает воду, то диурез калия увеличивается.

Обменные процессы между кальцием и фосфором взаимосвязаны, поскольку они образуют нерастворимые комплексные соли, входящие в кости скелета. Помимо костной ткани ионы кальция входят в состав клеток других тканей, плазмы крови, всех биологических жидкостей, в неионизированном состоянии – в связанной с белками форме. Ионы кальция участвуют в регуляции активности нервной и мышечной тканей, влияют на проницаемость клеточных мембран, играют роль внутриклеточного регулятора и посредника. Фосфор как составная часть сложных органических соединений (нуклеиновых кислот, АДФ, АТФ) обеспечивает сохранение и превращение энергии в организме.

Магний, как и кальций, содержится в костях, биологических жидкостях.

Его ионы играют важную роль во многих ферментативных реакциях, особенно в гликолизе и АТФ-зависимых реакциях, активируя киназы.

Сера входит в состав многих белков. Особенно много серы в протеиноидах опорных тканей (например, креатин волос), ферментах (например, коэнзим А), гормонах (например, инсулин), витаминах (Н-биотин). Кроме того, серная кислота используется для нейтрализации продуктов белкового обмена, образующихся в кишечнике и попадающих в кровь.

Хлор находится в организме главным образом в ионизированной форме в виде анионов солей натрия, калия, кальция и магния, входит в состав соляной кислоты желудочного сока. Он является наиболее важным осмотически активным ионом плазмы крови, лимфы, спинномозговой жидкости, клеточного содержимого. Ион хлора принимает участие в формировании потенциала покоя, необходим для развития процесса торможения в нейронах ЦНС.

Железо необходимо для синтеза гемоглобина, миоглобина и ферментов, ответственных за тканевое дыхание.

Йод – обязательный компонент гормонов щитовидной железы, оказывающих выраженное влияние на все обменные процессы, рост и развитие организма.

Кроме названных неорганических веществ для организма и, в частности, для гемопоэза, имеют большое значение такие микроэлементы, как медь, марганец, кобальт; для правильного развития детского организма и профилактики кариеса зубов – фтор, а в состав простетических групп более 80 ферментов входит цинк.

Часть солей, неиспользованных организмом, выводится с мочой, калом и потом.

13.1.6. Печень и ее роль в обмене веществ

Печень является «центральной лабораторией организма». Она выполняет депонирующую, экскреторную, антитоксическую функции, обеспечивающие гомеостаз.

Участие печени в гомеостатических реакциях проявляется и в том, что она регулирует все виды обмена веществ – белковый, жировой, углеводный, мине-

ральный, обмен воды и витаминов. Всосавшиеся в кишечнике продукты расщепления белков, жиров и углеводов поступают с кровью воротной вены к печени, где с ними происходят сложные химические превращения.

В клетках печени много белков-ферментов, под влиянием которых осуществляется синтез различных веществ, в том числе белков плазмы крови (альбуминов, глобулинов, фибриногена). Кроме того, в печени образуются факторы системы свертывания крови (I, II, V, VII, X и др.), большинство которых является белками. В печени осуществляется окисление гормонов и других белковых биологически активных веществ. И, наконец, печень – единственный орган, где образуется конечный продукт распада белка – мочевина.

Печень участвует в обмене жиров. Она является основным органом, где синтезируются желчные кислоты и их соли, а также сложные липиды: холестерин, лецитин, фосфолипиды, липопротеиды и др. Из желчных кислот и солей образуется желчь, при участии которой в кишечнике происходит расщепление жиров пищи до глицерина и жирных кислот.

Роль печени в углеводном обмене состоит в том, что в ней из глюкозы образуется гликоген. Гликоген в печени может синтезироваться также из промежуточных продуктов обмена белка и жира. В процессе жизнедеятельности в печени происходит распад гликогена до глюкозы, которая используется клетками организма. Таким образом, печень, участвуя в регуляции белкового, углеводного и жирового обмена способствует поддержанию постоянства состава и свойств внутренней среды организма.

Депонирующая функция печени заключается в том, что печень является депо крови, питательных веществ (белков, жиров, углеводов), витаминов (А, D, E, K), микроэлементов (например, железа), многих факторов свертывания крови и воды.

Экскреторная функция печени состоит в том, что клетки печени экстрагируют из крови некоторые метаболиты, токсические вещества, лекарственные препараты. Указанные вещества в составе желчи поступают в 12-перстную кишку и выводятся из организма.

Антитоксическая (обезвреживающая, барьерная) функция сводится к то-

му, что приносимые кровью воротной вены ядовитые для организма продукты обмена веществ обезвреживаются и удаляются из организма. Так, например, образующиеся в кишечнике в результате разложения аминокислот под влиянием бактерий индол, фенол, скатол очень токсичны. В печени они окисляются и соединяются с серной и глюкуроновой кислотами, превращаясь в нетоксичные для организма соединения. Ядовитый продукт распада белка аммиак также в печени превращается в неядовитый – мочевины.

Таким образом, печень является физиологическим барьером между внутренней средой организма (кровью) и окружающей средой (желудочно-кишечный тракт).

13.1.7. Витамины и их роль в обмене веществ

Витамины – это органические вещества, которые в очень малых количествах присутствуют в большинстве живых организмов и необходимы для их нормальной жизнедеятельности.

Витамины не поставляют энергию и не становятся постоянной составной частью организма. Большинство витаминов входят в состав простетических групп ферментов или являются компонентами коферментов, активаторов ферментных систем и участвуют в различных реакциях обмена. Они жизненно необходимы, так как обеспечивают нормальное течение биохимических и физиологических процессов в организме.

Болезни, которые возникают вследствие отсутствия в пище тех или иных витаминов, называются авитаминозами. Чаще приходится иметь дело с относительным недостатком какого-либо витамина – гиповитаминозами. Если правильно поставлен диагноз, то авитаминоз и, особенно, гиповитаминозы, легко излечить введением в организм соответствующих витаминов.

Чрезмерное введение в организм некоторых витаминов (D, A, B₁, PP, K) может вызвать заболевание, называемое гипervитаминозом.

Главным источником витаминов для человека служит как растительная, так и животная пища. Ряд витаминов (B₆, B₁₂, B₉, K, пантотеновая кислота, биотин) синтезируется бактериями кишечника, поэтому при лечении препаратами, убивающими кишечную флору, необходимо назначение этих витаминов. В орга-

низме могут существовать запасы (депо) витаминов А, С, РР, В₆, которые откладываются в количествах, достаточных на несколько месяцев. Запасы всех остальных витаминов ограничены и должны регулярно восполняться.

По растворимости витамины делят на два класса: водорастворимые и жирорастворимые. К водорастворимым витаминам относят витамины, содержащие в своей молекуле азот (они объединяются в группу В), а также витамины С и Р (табл. 13.1).

К жирорастворимым витаминам относятся витамины А, D, К, Е. Поскольку незаменимые жирные кислоты (линолевая, линоленовая, арахидоновая) по значению для организма сходны с витаминами, их иногда относят к жирорастворимым витаминам, обозначая как витамин F. Они необходимы для полноценного жирового обмена.

Таблица 13.1

Витамины и их физиологическая роль

Название, синонимы	Основной источник, суточная потребность	Физиологическая роль
Водорастворимые		
Витамин В ₁ (тиамин)	Отруби, дрожжи; 1,1–2,1 мг	Входит в состав молекулы кокарбоксилазы
Витамин В ₂ (рибофлавин)	Мясо, рыба, яичный белок, молоко; 1,3–2,2 мг	Катализирует окислительно-восстановительные процессы
Витамин В ₃ (РР, ниацин, никотиновая кислота)	Мясо, печень, почки, рыба, дрожжи, овощи; 14–15 мг	Входит в состав коферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции
Витамин В ₅ (пантотеновая кислота)	Почти все пищевые продукты; 8 мг	Компонент кофермента А
Витамин В ₆ (пиридоксин)	Зерна злаков, овощи, мясо, рыба, печень, яичный желток, частично синтезируется микрофлорой кишечника; 1,5–3 мг	Кофермент различных ферментов, обеспечивает все виды обмена веществ, процессы кроветворения
Витамин В ₁₂ (цианокоболамин)	Печень, вырабатывается микрофлорой кишечника; 2 мкг	Компонент ферментов, обеспечивает метаболизм нуклеиновых кислот
Витамин В _{с(9)} (фолиевая кислота)	Свежие овощи, печень, почки, яйца, синтезируется микрофлорой кишечника; 0,02–0,04 мг	Участвует в синтезе аминокислот, нуклеиновых кислот, пурина и метионина
Витамин Н (биотин)	Молоко, яичный желток, печень, дрожжи, вырабатывается кишечной флорой; 0,15–0,3 мг	Обеспечивает синтез белка и обмен двуокиси углерода

Витамин С (аскорбиновая кислота)	Плоды шиповника, капуста, цитрусовые, черная смородина; 50–100 мг	Регулирует окислительно–восстановительные процессы, образование межклеточных структур, метаболизм железа, стероидов
Цитрин (витамин Р)	Лимоны, гречневая крупа, черная смородина, плоды шиповника; 50 мг	Уменьшает проницаемость капилляров, оказывает антиоксидантное действие
Жирорастворимые		
Витамин А (ретинол)	Животные жиры, мясо, рыба, яйца, молоко; 1,5 мг	Оказывает влияние на процессы развития и размножения, необходим для синтеза зрительного пигмента родопсина
Витамин D (кальциферолы)	Печень, мясо млекопитающих, яйца, молоко; 2,5 мкг	Необходим для всасывания и обмена в организме кальция и фосфора
Витамин К (нафтохиноны, антигеморрагический)	Зеленые листья овощей, в норме вырабатывается кишечной флорой в достаточном количестве; 0,2–0,3 мг	Необходим для синтеза факторов свертывания крови (протромбинового комплекса)
Витамин Е (токоферол)	Растительные масла, яйца, зеленые листья овощей; 10–12 мг	Антиоксидант

13.1.8. Энергетический баланс организма

Организм обменивается с окружающей средой не только веществом, но и энергией. В живом организме энергия не исчезает и не создается вновь, а лишь переходит из одного состояния в другое в строго эквивалентных количествах. С одной стороны, с пищевыми продуктами организм получает энергию, освобождающуюся в процессе обмена веществ. С другой стороны, организм выделяет во внешнюю среду энергию в виде тепла и механической работы. Соотношение энергии, полученной организмом с пищевыми продуктами, с его энергетическими затратами обозначается термином «энергетический баланс». Обмен веществ в организме сопровождается превращением химической энергии в другие ее формы, поэтому обмен веществ и обмен энергии взаимосвязаны и рассматриваются как единый процесс. Обмен энергии определяется интенсивностью окислительных процессов в организме.

Энергия, которая освобождается при окислении, превращается в организме в тепловую, механическую, лучистую, электрическую и в таком виде используется организмом. Большая часть энергии освобождается в виде тепловой, около 20–25% превращается в механическую энергию сокращения мышц. Часть

энергии расходуется на синтетические процессы, постоянно происходящие в организме.

Для жизнедеятельности организма необходимо постоянное образование и потребление энергии. Важное значение в энергетическом обеспечении организма имеет АТФ, которая образуется при окислении жирных кислот и глюкозы (аэробный механизм), а также из других макроэргических соединений. Аденозинтрифосфорная кислота является универсальным аккумулятором и распределителем энергии в живых тканях.

Показано, что синтез АТФ происходит в митохондриях клеток всех органов. Содержание АТФ в тканях поддерживается на достаточно высоком уровне. Одним из механизмов поддержания постоянства ее концентрации является образование креатинфосфата (КФ). Когда количество АТФ превышает определенный уровень, часть энергии используется для синтеза КФ, количество которого при этом возрастает. При повышении распада АТФ в условиях активации энергетического обмена КФ используется для ресинтеза АТФ. Самое большое содержание АТФ в мышцах. Повышение активности того или иного органа обязательно сопровождается распадом АТФ, в результате чего выделяется энергия, необходимая для деятельности этого органа. Расходование энергии, выделяющейся при распаде АТФ, сопровождается выделением тепла, поэтому по количеству тепла, которое поступает из организма во внешнюю среду, можно судить об энергетических затратах организма.

Помимо аэробного существует и бескислородный механизм преобразования энергии, в котором могут быть использованы только углеводы (анаэробный гликолиз). Такой способ реализуется при недостаточном поступлении кислорода в организм, ткани и клетки. При полном прекращении дыхания и расходовании резервов кислорода эти процессы могут обеспечить потребности организма в энергии лишь в течение 2 мин.

Для установления прихода энергии необходимо определить калорийность пищевых веществ. Последняя подсчитывается исходя из калорического или теплового коэффициента – количества тепла, освобождаемого при сгорании 1г вещества. Зная состав и количество введенной пищи, можно вычислить приход энергии.

При окислении 1 г белков освобождается 17,17 кДж (4,1 ккал), жиров – 38,94 кДж (9,3 ккал), углеводов – 17,17 кДж (4,1 ккал). Энергетические затраты организма зависят от его состояния в период исследования. В зависимости от этого различают основной и общий обмен.

Основной обмен – энергетические затраты организма в состоянии натощак (то есть через 12–16 часов после приема пищи) при полном мышечном покое и при температуре «комфорта» (18–20°C) для обеспечения минимального уровня обмена веществ и функциональной активности, необходимой для поддержания жизни. Его выражают количеством ккал на 1 кг массы или 1м² поверхности тела за 1 ч или за 1 сутки. Для человека среднего возраста, среднего роста и средней массы основной обмен составляет 1 ккал на 1 кг массы в час, или 1600–1700 ккал в сутки. У детей основной обмен, пересчитанный на 1 кг массы, значительно больше, чем у взрослых, а в пожилом возрасте основной обмен снижается.

Энергия при полном физическом и психическом покое расходуется на постоянно протекающие химические процессы, механическую работу, которую выполняют отдельные органы (сердце, желудок, кишечник, дыхательные мышцы и др.)

Общий обмен составляют энергетические затраты организма во время активной деятельности. Он значительно больше, чем основной обмен. Величина энергетических затрат увеличивается также при низкой температуре окружающей среды.

Данные об энергетических расходах организма получают двумя путями: прямой и непрямой калориметрией.

Метод прямой калориметрии заключается в непосредственном определении тепла, которое освобождается во время жизнедеятельности организма. Этим методом определяют все количество тепла, которое отдается в окружающую среду человеческим телом. Для этого испытуемого помещают в специальную камеру, в которой поддерживается постоянство среды (газовый состав, влажность, давление). Тепло, выделяемое находящимся в камере организмом, нагревает циркулирующую воду. По количеству протекающей воды и изменению ее

температуры рассчитывают количество выделенного организмом тепла.

Метод непрямой калориметрии основан на определении энергетических затрат организма по данным исследований газообмена – количеству поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа с последующим расчетом теплопродукции организма.

Для этого используют специальные респираторные камеры. По количеству поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа определяют дыхательный коэффициент ($ДК = CO_2/O_2$). Его величина зависит от характера окисляемых веществ в организме (белков, жиров, углеводов), поэтому он определяет качественную сторону обмена веществ. Так, при окислении углеводов дыхательный коэффициент равен 1,0, белков – 0,8, жиров – 0,7.

Для полного окисления белков и жиров расходуется больше кислорода, чем при окислении углеводов. Это связано с тем, что в них содержится меньше внутримолекулярного кислорода, чем в углеводах, поэтому для окисления 1 г белков необходимо 0,97 л, 1 г жиров – 2,02 л, а 1 г углеводов – 0,83 л кислорода.

В соответствии с величиной дыхательного коэффициента определяют калорический эквивалент кислорода (количество тепла, выделяемого организмом при потреблении 1 л кислорода). Его величина зависит от того, на окисление каких веществ используется кислород. Так, калорический эквивалент кислорода при окислении белков равен 19,26 кДж (4,60 ккал), жиров – 19,46 кДж (4,69 ккал), углеводов – 21,14 кДж (5,05 ккал). Таким образом, установив количество потребленного кислорода и соответствующий калорический эквивалент, можно рассчитать энергетические затраты организма. Приведенный принцип определения баланса энергии удобен в практическом отношении и получил применение в клинике, физиологии спорта и физиологии труда.

У взрослого человека с пищевым рационом, адекватным двигательной активности, наблюдается энергетическое равновесие: поступление энергии в организм соответствует ее расходу. Отклонения возникают лишь в определенных ситуациях. Существуют и периодические (биоритмологические) колебания скорости реакций энергетического обмена. Так, в утренние часы и летнее время года анаболические реакции ниже, чем в вечернее время суток и зимние месяцы.

13.1.9. Общие принципы регуляции обмена веществ

Основа регуляции обмена веществ представлена различными ферментами. Реакции обмена веществ определяются активностью или количеством фермента. Например, хорошо известно, что гликоген печени является резервным углеводом организма. Под влиянием соответствующего фермента он расщепляется до глюкозы. Одним из ферментов, расщепляющих гликоген, является глюкозо-6-фосфатаза. Если у родившегося ребенка имеется наследственно обусловленный недостаток этого фермента, то развивается заболевание (гликогеноз), при котором в печени откладывается избыточное количество гликогена, а в кровь поступает недостаточное количество глюкозы, что отражается на росте и развитии ребенка. Процесс обмена веществ определяется и количеством субстрата, на который действует фермент. Так, например, фермент фосфорилаза катализирует как распад, так и синтез гликогена печени в зависимости от концентрации глюкозы в притекающей крови. При избыточном поступлении глюкозы действие ее направлено на ускорение синтеза гликогена, а при недостатке глюкозы в притекающей крови фосфорилаза активирует распад гликогена.

Синтез ферментов запрограммирован в соответствующей структуре ДНК, т.е. обусловлен генетически. Она играет ведущую, определяющую роль в регуляции обмена веществ. Все остальные факторы регуляции сводятся к влиянию на активность ферментов и обеспечению субстратов для их действия. На уровне клетки на скорость ферментативных реакций оказывают влияние концентрация продуктов обмена (метаболитов), присутствие различных катионов и анионов, активная реакция (рН) и температура среды.

Важным уровнем регуляции обменных процессов в организме является гормональный, обусловленный деятельностью эндокринной системы. Механизм действия гормонов на метаболизм связан с их влиянием на образование и активность ферментов, влиянием на проницаемость клеточных мембран. Влияние на синтез ферментов осуществляется путем воздействия на генетический аппарат клетки. Так, гормоны коры надпочечников (стероиды) способны активировать гены ДНК и усиливать синтез РНК, как транспортной, так и информационной. Гормон инсулин

повышает проницаемость клеточных мембран тканей по отношению к глюкозе, в результате чего поступление ее в клетки усиливается. Аналогично влияет гормон роста на проницаемость клеточных мембран по отношению к аминокислотам. Гормон щитовидной железы тироксин влияет на состояние мембраны митохондрий, определяющих интенсивность энергетических процессов.

Наиболее высоким уровнем является нервная регуляция метаболизма. Влияние нервной системы на процессы обмена веществ и питание называют трофическим. Опосредуется это влияние главным образом через симпатический отдел вегетативной нервной системы, обеспечивающий адаптационно-трофическое действие.

Центральная нервная система может оказывать свое влияние на обмен веществ, воздействуя на эндокринные железы. В этом отношении особая роль принадлежит гипоталамической области, нервные импульсы от которой поступают к отдельным эндокринным железам через иннервируемые их нервы или через вещества полипептидной природы (нейрогормоны). Через гипоталамическую область мозга осуществляются влияния коры головного мозга на обмен веществ. Об этом свидетельствуют повышение уровня сахара в крови при эмоциях, изменение основных видов обмена веществ после удаления коры больших полушарий. Нервные и эндокринные механизмы функционируют как единая нейрогормональная система.

Четкое и целенаправленное регулирующее влияние нейрогормональных механизмов основывается на постоянной информации о состоянии метаболизма в периферических тканях благодаря существованию обратной связи. Она реализуется двояким путем: воздействием продуктов обмена веществ на нервные окончания (интерорецепторы) или гуморально, благодаря прямому влиянию продуктов обмена на нервные центры или эндокринную железу.

Наличие в организме нескольких уровней регуляции обмена веществ обеспечивает надежность работы биологической системы, придает ей высокую степень устойчивости, способствует максимальному приспособлению организма к условиям среды.

13.2. ПИТАНИЕ

13.2.1. Общие понятия. Функции пищи. Пищевой рацион и его характеристика

Характерной особенностью организма человека является регулярное поступление в него питательных веществ из внешней среды, так как организм не может самостоятельно их производить. Количество и состав продуктов питания, необходимых человеку в сутки, получили название **пищевого рациона**.

Потребность человека в пище во многом определяется физиологическим состоянием организма и отдельных его физиологических систем. Так, растущий молодой организм нуждается в относительно большем количестве пищи, чем взрослый. Ценность пищевых продуктов, потребляемых организмом, определяется содержанием в них различных веществ, необходимых для нормального функционирования органов и тканей.

Вещества, используемые организмом для питания, характеризуются высоким уровнем внутренней потенциальной энергии химических соединений. Эти пищевые вещества, подвергаясь гидролитическому расщеплению, образуют такие элементарные химические структуры, из которых организм может синтезировать специфические вещества, составляющие основу его тканей и клеток. Таким образом, потребность организма в пище определяется как ее **энергетической**, так и **пластической функцией**.

Пластическая роль пищевых веществ в основном **обеспечивается белками**. В пищевом рационе человека должно быть предусмотрено регулярное поступление в организм определенного количества белков. Однако белковые соединения усваиваются в организме не полностью, что необходимо учитывать при определении общего количества белка в пищевом рационе. В зависимости от природы белка (животного или растительного происхождения) 8–12% белковых соединений пищи не усваиваются организмом. При приеме некоторых растительных продуктов усваивается менее половины содержащихся в них белков.

Определенная часть белковых веществ, поступающих в организм человека с пищей, используется в качестве источника энергии. При окислении 1 г белка в организме выделяется 17,17 кДж (4,1 ккал).

В связи с тем что **белки выполняют** в организме **пластическую и энергетическую функции**, в пищевом рационе взрослого человека должно содержаться 90–120 г белка в сутки (из расчета 1,2–1,5 г/кг массы тела). Для молодого растущего организма норма белка в пище должна быть увеличена до 2,0–2,5 г/кг массы.

Главными источниками белков являются молоко и молочные продукты, рыба, мясо, яйца, бобовые, из круп – геркулес, рис. Белки, содержащиеся в этих продуктах, неравноценны. Наиболее сбалансированный аминокислотный набор у белков животного происхождения.

Необходимость включения в пищевой рацион других органических веществ – жиров, углеводов – определяется их энергетической ценностью.

В среднем в пищевой рацион взрослого человека необходимо включать 50–90 г жира, в том числе не только сливочное и растительное масло, но и жир мяса, рыбы, сыра, молока, кондитерских изделий. Растительное масло должно составлять примерно 30–35% общего количества жира, включенного в пищевой рацион.

Жиры являются самым энергоемким питательным веществом. При окислении 1 г жира выделяется 38,94 кДж (9,3 ккал).

Пищевой рацион здорового взрослого человека, занятого умственным или легким физическим трудом, должен включать 400–500 г углеводов, однако при этом количество сахара и сладостей не должно превышать 80–100 г. При больших затратах энергии, например при тяжелой физической работе или спортивных соревнованиях, количество углеводов должно быть увеличено до 800–900 г. При окислении 1 г углеводов выделяется 17,17 кДж (4,1 ккал).

Питательные вещества, поступающие в организм человека, необходимы для восстановления энергетических затрат организма. В полноценной пище, поступающей в желудочно-кишечный тракт, обязательно должны присутствовать белки, жиры, углеводы, минеральные соли, а также витамины в необходимых для организма количествах. Однако в желудочно-кишечном тракте не происходит полного усвоения основных компонентов пищи – белков, жиров и углеводов. Это необходимо принимать во внимание при составлении пищевого рацио-

на.

Для обеспечения правильного питания человека необходимо учитывать **степень усвоения питательных веществ** организмом. Показано, что на усвояемость пищевых веществ в организме влияет ряд факторов. Так, из-за большого содержания в растительных продуктах клетчатки они усваиваются значительно хуже, чем продукты животного происхождения. **Усвояемость** пищевых веществ зависит от **качества пищи, способа ее приготовления**, а также от **соотношения ее различных составных частей**. Если вместо ржаного хлеба в состав пищевого рациона включить пшеничный, а вместо растительных белков давать белки животного происхождения (мясо, творог), то усвояемость пищевых продуктов значительно повышается. Усиление обменных процессов в организме наблюдается при смене питания продуктами растительного происхождения на животные продукты. Если в пищевом рационе будут преобладать углеводы, то это приведет к снижению усвоения организмом белков и жиров. Напротив, белковый режим питания способствует лучшей усвояемости питательных веществ и повышает всасывательную функцию желудочно-кишечного тракта.

Индивидуальные особенности организма также оказывают значительное влияние на усвоение белков, жиров, углеводов в желудочно-кишечном тракте.

Питательные вещества условно могут быть разделены на две группы – **незаменимые и заменимые**.

Незаменимые питательные вещества не образуются в самом организме и должны поступать в него в необходимых количествах с пищей. К таким питательным веществам относятся незаменимые аминокислоты, незаменимые (полиненасыщенные) жирные кислоты, витамины. Незаменимыми веществами являются также многие минеральные вещества и вода.

Заменимые питательные вещества образуются в организме. К ним относятся углеводы и неполноценные жиры.

При составлении пищевого рациона необходимо учитывать, чтобы в пище обязательно содержались все незаменимые питательные вещества: белки и незаменимые аминокислоты, полиненасыщенные жирные кислоты, витамины, минеральные соли и вода.

При составлении пищевого рациона должен быть соблюден ряд требований. Так, он должен полностью восстановить суточные энергетические затраты организма и включать в достаточном количестве все питательные вещества. **В составе пищевого рациона основную массу пищи (до 75–80%) должны составлять углеводы и жиры.** Незаменимые питательные вещества (без воды) не должны составлять больше 15–20% от всей массы питательных веществ, поступающих в организм человека.

Поскольку белки, жиры, углеводы содержатся в достаточном количестве в обычных широко используемых при питании пищевых продуктах, то с помощью таблиц, в которых отражены содержание разных пищевых веществ и энергетическая ценность отдельных пищевых продуктов, можно легко составить пищевой рацион для каждого человека (табл. 13.2).

Таблица 13.2

Содержание белков, жиров и углеводов и энергетическая ценность различных пищевых продуктов

Продукты	Энергетическая ценность, кДж/100 г пищи	Содержание в 100 г пищевого продукта, г		
		белки	жиры	углеводы
Говядина тощая	655	21,3	7,9	-
Баранина тощая	802	19,8	12,4	-
Рыба (разных видов)	378–840	18,0–20,0	2,0–12,0	-
Молоко	290	3,3	4,0	5,0
Хлеб пшеничный (белый)	1090	9,2	1,3	53,1
Хлеб пшеничный (грубого помола)	1029	9,7	0,9	49,7
Бобы	345	22,5	1,8	59,6
Капуста	29	1,4	0,2	5,3
Огурцы	14	0,1	0,1	2,7

При составлении пищевого рациона человека необходимо учитывать его потребность в так называемых **балластных веществах (клетчатка, пектин)**. Клетчатка входит в состав оболочек растительных клеток, пектин образует межклеточные прослойки. Клетчатка и пектин почти не усваиваются организмом и выводятся из него в неизмененном виде, чем и объясняется их определение как балластных веществ. Значение балластных веществ состоит в том, что они **рефлекторно стимулируют моторную, секреторную функции желудочно-кишечного тракта**. Они способствуют **выведению** из организма **холестерина и**

вредных продуктов обмена, **нормализации микрофлоры кишечника**, улучшению обмена веществ.

Балластных веществ особенно много в моркови, свекле, зеленом горошке, фасоли, черносливе, хлебе из муки грубого помола.

Пищевой рацион человека зависит от **характера и тяжести выполняемой им работы** (табл. 13.3).

Таблица 13.3

**Суточная потребность в калориях и основных пищевых веществах
для взрослых мужчин**

Группа населения (по характеру трудовой деятельности)	Возраст, лет	Кило- калории	Белки, г		Жиры, г		Углеводы, г
			всего	в том числе живот- ные	всего	в том числе живот- ные	
Лица, работа которых не связана с затратой физического труда или требует незначительных физических усилий	18–40	2800	96	58	90	27	382
	40–60	2600	89	53	81	25	355
Работники производств с механизированными условиями труда и сферы обслуживания, труд которых не требует большого физического напряжения	18–40	3000	99	54	97	29	413
	40–60	2800	92	50	91	27	385
Работники производств с немеханизированными условиями труда и сферы обслуживания, труд которых связан со значительным физическим напряжением	18–40	3200	102	56	103	31	445
	40–60	2900	93	51	94	28	401
Работники производств с немеханизированными условиями труда средней и большой тяжести	18–40	3700	108	54	120	36	522
	40–60	3400	100	50	110	33	480

Зная состав и энергетическую ценность продуктов питания, необходимо правильно составлять пищевой рацион для людей разного возраста, пола и рода занятий. При более тяжелой физической работе для восполнения суточных энергетических затрат организма в составе пищевого рациона должно возрастать ко-

личество белков, жиров и углеводов. Так, у работников немеханизированного или частично механизированного труда средней или большей тяжести в возрасте 18–40 лет по сравнению с лицами того же возраста, работа которых не связана с физическим трудом, в составе пищевого рациона белков должно быть больше на 12–13%, жиров – на 33,35%, углеводов – на 15–16%. Следовательно, **при повышении тяжести физической работы** восполнение энергетических затрат организма должно осуществляться за счет **большого включения в пищевой рацион, прежде всего, жиров**. Энергетические затраты и потребность организма в пластических веществах зависят не только от интенсивности труда, но и от множества других факторов, в частности от возраста, массы тела, физической активности, функционального состояния организма.

Так, для **беременных и кормящих** женщин содержание белка в пищевом рационе должно быть увеличено до 2 г/кг в сутки. Увеличение белка необходимо для обеспечения роста тканей развивающегося организма, а у кормящих женщин – для образования молока. Количество белка в рационе **детского питания** должно составлять 1,2–1,5 г/кг в сутки. Для скорейшего выздоровления, восстановления массы тканей организма после тяжелых истощающих заболеваний, перенесенных операций, обширных ожогов также требуется пищевой рацион с более высоким (1,5–2,0 г/кг в сутки), чем для здорового, содержанием белка.

Общая калорийность пищевого рациона в расчете на 1 кг массы тела в сравнении со взрослыми выше у растущего детского организма и ниже у стариков (табл. 13.4).

Таблица 13.4

**Рекомендуемые средние величины потребления
питательных веществ в зависимости от возраста**

Возраст	Энергия, ккал	Белки, г/сут		Жиры, г/сут		Углеводы, г/сут
		Всего	В т.ч. живот- ные	Всего	В т.ч. живот- ные	
1–3 года	1540	53	37	53	5	212
4–6 лет	1970	68	44	68	10	272
7–10 лет	2300	79	47	79	16	315
11–13 лет	2700 (2450)	93 (85)	56 (51)	93 (85)	19 (17)	370 (340)
14–17 лет	2900 (2600)	100 (90)	60 (54)	100 (90)	20 (18)	400 (360)
60–74 го- да	2300 (2100)	69 (63)	38 (35)	77 (70)	77(66)	330 (305)

75 лет	2000 (1900)	60 (57)	33 (31)	67 (63)	65(57)	290 (275)
--------	----------------	------------	------------	------------	--------	--------------

Примечание: в скобках приведены величины, рекомендуемые для лиц женского пола.

При составлении пищевого рациона необходимо учитывать также факторы, которые способствуют усвоению питательных веществ. Так, **в пищевом рационе должны присутствовать физиологически активные соединения – витамины**, а также **минеральные соли**, то есть вещества, которые сами по себе не имеют энергетической ценности. Они являются необходимыми для обмена веществ, и их присутствие в пище – обязательное условие нормального функционирования различных органов и тканей организма человека.

13.2.2. Закон изодинамии питательных веществ (М. Рубнера) и его недостатки

М. Рубнер сформулировал **правило** (закон) изодинамии, согласно которому **отдельные питательные вещества могут заменять друг друга** в соответствии с их калорическими коэффициентами: 1 г жира, дающий организму 9,3 ккал, можно заменить 2,3 г углеводов или белков, а 1 г белка или 1 г углеводов, которые дают организму 4,1 ккал, эквивалентны 0,44 г жира.

Недостатком правила изодинамии является то, что оно учитывает **только энергетические нужды** организма, между тем как вещества пищи (белки, липиды) имеют и пластическое значение, участвуют в образовании клеточных структур, поэтому при составлении норм питания нельзя руководствоваться только этим правилом и заботиться только о калорийности пищи. Необходимо, чтобы организм получал достаточное количество белков, жиров, углеводов, минеральных солей, различных витаминов.

13.2.3. Режим питания и его физиологическое значение

Показано, что от качественного состава пищи зависит функциональное состояние различных органов и физиологических систем организма. В частности, установлено, что химический состав тканей в определенной степени зависит от характера пищи, употребляемой человеком. Пищевые вещества, которые ежедневно поступают в желудочно-кишечный тракт организма, влияют на химиче-

ские и физико-химические процессы, принимают участие в регуляции различного вида обмена веществ.

За счет хорошо сбалансированного питания обеспечиваются нормальная психическая деятельность человека, правильное физическое развитие, повышаются работоспособность и устойчивость организма к воздействиям окружающей среды.

И.П. Павлов, используя метод условных рефлексов, показал, что организм человека приспосабливается к определенному времени приема пищи: появляется аппетит и происходит выделение «аппетитных» пищеварительных соков.

Для нормальной работы организма необходимо правильно организовать и четко соблюдать **режим питания**: пища должна приниматься в определенные часы, должен быть соответствующий временной интервал между приемами пищи. Необходимо также правильно распределить суточный рацион в течение дня.

При правильном режиме питания пищу необходимо принимать всегда в одно и то же время не менее трех раз в сутки: завтрак, обед и ужин. Трехразовый прием пищи является физиологически обоснованным. Однако можно использовать и четырехразовое питание, при котором повышается усвоение питательных веществ, особенно белков, не возникает чувство голода в промежутках между приемами пищи, и в то же время сохраняется хороший аппетит.

При трехразовом питании по энергетической ценности завтрак должен составлять около 30% общего рациона, обед – 40–50%, а ужин – 20–25%. Ужинать рекомендуется за 2,5–3 часа до сна. При четырехразовом питании энергетическая ценность завтрака должна составлять 20% от общего рациона питания, обеда – 35%, полдника – 15%, ужина – 25%.

При составлении пищевого рациона и установлении трех- или четырехразового режима питания необходимо принимать во внимание, что жареная пища вызывает большее чувство насыщения, чем вареная. Это связано с тем, что на жареную пищу в желудке выделяется значительно большее количество желудочного сока, чем на вареную. Кроме того, пища в жареном виде задерживается в желудке на больший период времени, чем вареная. Необходимо также помнить о том, что между энергетической ценностью пищи и чувством насыщения чело-

века прямой зависимости не существует. Так, 200 г мяса, дающих 628,2 кДж (150 ккал), вызывает более продолжительное чувство насыщения, чем 100 г хлеба, обеспечивающих 1256 кДж (300 ккал).

13.2.4. Рациональное питание

Под **рациональным питанием** понимается **полное удовлетворение потребности организма в пище как в количественном, так и в качественном отношениях**, при котором возмещаются все энергетические затраты организма.

Значение рационального питания заключается в том, что оно обеспечивает хорошее самочувствие человека, его высокую работоспособность, повышает устойчивость к вредным воздействиям внешней среды, способствует развитию функциональных возможностей организма.

Для различных контингентов населения в зависимости от тяжести выполняемой работы рациональное питание должно предусматривать составление свойственных им пищевых рационов и режимов питания (табл. 13.3).

При составлении пищевого рациона для рационального питания необходимо соблюдать следующие основные физиологические принципы:

1. **Калорийность** суточного рациона данного человека должна соответствовать его энергетическим затратам.
2. Содержание в рационе белков, жиров и углеводов должно быть равным хотя бы **минимальной потребности** в них.
3. Содержание в рационе витаминов, солей и микроэлементов также должно быть равным по меньшей мере **минимальной потребности** в них.
4. Содержание в рационе витаминов, солей и микроэлементов должно быть ниже **токсического уровня**.

В том случае, если калорийность рациона не соответствует энергетическим затратам, наблюдается либо потеря массы тела, либо избыточная масса. Различные расстройства могут возникать также при нарушении соотношения питательных веществ в пищевом рационе.

По современным представлениям **суточный рацион** здорового взрослого человека должен быть следующим: **белки** – 1,2–1,5 г/кг массы (по некоторым данным, 0,9 г/кг), в том числе не менее 30 г должно приходиться на животные

белки; **жиры** – 25–35% от общего числа калорий (включая как минимум 15% насыщенных жирных кислот); **углеводы** – 55–65% от общего числа калорий.

При различных заболеваниях назначается лечебное диетическое питание. **Диета** – это **совокупность рациона и режима питания**, предписываемого больному. Диетическое питание устанавливается каждому больному в индивидуальном порядке. При составлении диеты следует учитывать не только медицинские показания, но также возраст и профессию пациента.

13.2.5. Питание лиц пожилого возраста

При расчете рациона для лиц пожилого возраста необходимо исходить из следующих принципов:

1. **Энергетические потребности** у пожилых людей снижены.
2. Суточная **потребность в белках** повышена (1,2–1,5 г/кг массы тела).
3. Примерно 30% всей калорийности должно обеспечиваться за счет **жиров** (суточная потребность – около 70 г). Следует отдавать предпочтение **ненасыщенным жирным кислотам**.
4. Суточное потребление **углеводов** должно составлять около 300 г. Моносахаридов и дисахаридов в пище должно быть как можно меньше.
5. В связи с тем, что у пожилых людей наблюдается склонность к остеопорозу (размягчение костей), следует обеспечить достаточное **содержание** в рационе **ионов кальция**. Основными источниками кальция служат молоко и молочные продукты.
6. **Абсолютные потребности в витаминах** в пожилом возрасте не изменяются. Однако в связи с уменьшением потребности в энергии потребление пищи в этом возрасте снижается, и в результате могут возникать гиповитаминозы. Кроме того, старики часто отдают предпочтение легкоусвояемой пище (пюре, белому хлебу и т.д.), что также может приводить к недостатку витаминов.

13.2.6. Специфическое динамическое действие пищи

Под специфическим динамическим действием пищи понимают **усиление обмена веществ** после приема пищи **по сравнению с уровнем основного обмена**.

Показано, что у человека уже через 15–30 минут после приема пищи происходит усиление обмена веществ, которое достигает максимума через 3–6 часов и сохраняется в течение 10–12 часов.

Наиболее выражено специфическое динамическое действие пищи после приема белковой пищи, когда происходит усиление обмена веществ на 40%. Углеводы вызывают менее выраженный эффект (увеличение обмена веществ только на 10–20%). Жиры незначительно повышают обмен веществ, а иногда даже снижают его.

В специфическом динамическом действии пищи выделяют **две фазы: нервно-рефлекторную**, продолжительностью 3–4 ч, и **химическую, гуморальную**, длительностью до 12 ч. Если у животного в условиях эксперимента перерезать блуждающие нервы, то нарушается нормальное протекание нервно-рефлекторной фазы специфического динамического действия пищи. **Основная роль** в повышении обмена веществ, вызванного специфическим динамическим действием пищи, принадлежит образующимся в процессе ферментативной обработки продуктам **расщепления пищевых веществ, всасывающимся в кровь**.

ГЛАВА 14

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

14.1. ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ

При жизнедеятельности в организме образуется большое количество конечных продуктов распада органических соединений – метаболитов (вода, двуокись углерода, аммиак и другие), которые должны быть из него удалены.

Конечные продукты обмена веществ, выделяемые из организма, называются **экскретами**, а органы, обеспечивающие их выведение в окружающую среду, **экскреторными, или выделительными**.

Процессы выделения осуществляются почками, легкими, желудочно-кишечным трактом, печенью, кожей.

Легкие удаляют почти весь углекислый газ, образующийся в организме; выделяют также воду и летучие вещества, попавшие в организм (алкоголь, эфир, газы автотранспорта и промышленных предприятий) и метаболиты самой легочной ткани.

Желудочно-кишечный тракт и печень обеспечивают выделение лекарственных и ядовитых веществ (морфий, хинин, салицилаты, ртуть, йод), конечных продуктов обмена (мочевина, мочева́я кислота, желчные пигменты, желчные кислоты), солей тяжелых металлов, чужеродных органических соединений и неперева́ренных остатков пищи в виде каловых масс.

Кожа выполняет экскреторную функцию за счет наличия в ней потовых желез. В составе пота выделяются вода, соли (натрия, калия, кальция), мочеви́на (5–10% от общего количества), мочева́я кислота, аммиак, небольшое количество углекислого газа.

Главным выделительным органом являются **почки**, которые выводят с мочой большую часть конечных продуктов обмена, главным образом содержащих азот.

Функции почек направлены на поддержание гомеостаза (гомеокинеза) – постоянства объема и состава внутренней среды организма. Различают **выделительную** (экскреторную) и **невыделительные** функции почек. Главная функция

почек – выделительная. Она обеспечивает удаление из организма конечных продуктов распада веществ, излишков воды, солей, вредных и некоторых лекарственных веществ.

Невыделительные функции почек (метаболическая, защитная, инкреторная) связаны с их деятельностью в поддержании гомеостаза. Поддержание гомеостаза почками обусловлено их участием в регуляции ионного состава крови, кислотно-основного состояния крови (рН), водного баланса, осмотического давления, гемостатических реакций организма.

Метаболическая функция обеспечивает постоянный уровень содержания в крови белков, углеводов, липидов. **Защитная функция** почек связана с экскрецией ими чужеродных и вредных для организма веществ. **Инкреторная функция** почек обусловлена образованием эритрогенина (вещества, регулирующего образование эритроцитов), проренина (вещества, регулирующего сосудистый тонус и секрецию альдостерона надпочечниками), активацией витамина D₃, синтезом брадикинина, простагландинов, активаторов плазминогена (урокиназа), факторов свертывания крови.

14.2. СТРОЕНИЕ ПОЧЕК, ОСОБЕННОСТИ КРОВΟΣНАБЖЕНИЯ

На продольном разрезе почки различают корковый (наружный) и мозговой слои. При микроскопическом изучении она состоит из большого числа функциональных элементов – **нефронов**. У человека их количество достигает одного миллиона. Нефрон впервые был описан в 1782 году русским исследователем А.И. Шумлянским.

Нефрон состоит из двух частей: **сосудистого клубочка** и **канальцев**. Несколько канальцев открываются в собирательную трубочку. Сосудистый клубочек представляет собой сеть капилляров, на которые распадается приносящая артериола. При слиянии они образуют выносящую артериолу, по которой кровь оттекает от клубочка. Сосудистый клубочек находится в капсуле Боумена. Стенка капсулы состоит из двух слоев, между которыми находится небольшая щель – полость, представляющая собой начальный слепой отдел мочевого канальца.

В нефроне выделяют следующие отделы: 1) **мальпигиево тельце** (сосудистый клубочек и окружающая его капсула Боумена); 2) **проксимальный сегмент** (проксимальный извитой и прямой канальцы); 3) **тонкий сегмент** (тонкое нисходящее и восходящее колено петли Генле); 4) **дистальный сегмент** (толстое восходящее колено петли Генле, дистальный извитой и связующий каналец) (рис. 14.1).

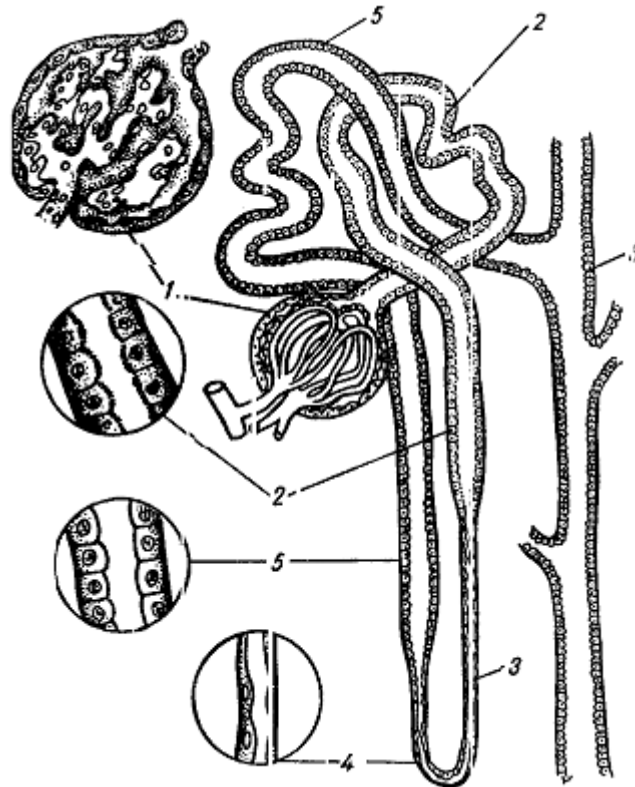


Рис. 14.1. Схема строения нефрона:

1 – клубочек; 2 – проксимальный извитой каналец; 3 – нисходящая часть петли нефрона; 4 – восходящая часть петли нефрона; 5 – дистальный извитой каналец; 6 – собирательная трубка. В кружочках – схема строения эпителия в различных частях нефрона

Дистальные извитые канальцы нефронов контактируют с выносящими артериолами клубочков этих нефронов. Место контакта этих структур называется **юктагломерулярным комплексом**. В его составе различают собственные юктагломерулярные клетки, окружающие приносящую артериолу; клетки, располагающиеся между приносящей и выносящей артериолами, а также часть клеток стенки дистального извитого канальца. Клетки юктагломерулярного комплекса обладают фагоцитарной активностью, и в них происходит образование предшественника биологически активного вещества – **ренина**.

В почке млекопитающих различают три типа нефронов: **суперфициальные, интракортикальные, юкстамедуллярные**. Различие между ними заключается в локализации, величине клубочков, длине петель нефрона.

Кровь почки получают из почечной артерии. Для почек характерны две сети капилляров: сеть капилляров сосудистого клубочка и сеть капилляров, на которые распадается выносящая артериола, оплетающая почечные канальцы. Давление крови в капиллярах сосудистого клубочка выше, чем во всех других капиллярах тела, и составляет 70–80 мм рт. ст, так как почечные артерии располагаются вблизи от аорты. В капиллярах, оплетающих канальцы, давление невелико и составляет 20–40 мм рт. ст.

Для почек характерна **высокая удельная скорость кровотока**: 4 мл в минуту на 1 г ткани, что выше, чем в головном мозге, печени, сердце. Она необходима для обеспечения достаточного объема клубочковой фильтрации. **По потребностям в кислороде** почки не уступают головному мозгу. Наиболее чувствительными к его недостатку являются корковые отделы.

Почечное кровообращение обладает способностью к ауторегуляции, которая сохраняется при полной изоляции почек, и является результатом перераспределения кровотока в почках (уменьшение его в поверхностных нефронах и пропорциональное увеличение в клубочках глубоких слоев). Ауторегуляция обусловлена реакциями гладких мышц резистивных сосудов почек, прежде всего, приносящих артериол, благодаря чему скорость клубочковой фильтрации сохраняется постоянной.

14.3. СОВРЕМЕННАЯ ТЕОРИЯ ОБРАЗОВАНИЯ МОЧИ

Моча образуется из плазмы крови, протекающей через почки в **нефронах**, которые являются **структурно-функциональной единицей почек**. В почке не вырабатываются составные части мочи (за исключением аммиака, гиппуровой кислоты), а содержатся лишь те соединения, которые приносятся током крови. Однако состав конечной мочи существенно отличается от состава циркулирующей крови (табл. 14.1).

Таблица 14.1

Состав плазмы крови и конечной мочи

Вещества	Плазма крови	Конечная моча
Вода	90%	98%
Плотные вещества	10%	4%
Белки	7–9%	Следы
Хлорид натрия	0,6%	1,2%
Мочевина	0,03%	2%
Мочевая кислота	0,02%	0,1–0,15%
Сахар	0,1%	Нет
рН	7,36	4,7–6,5
Осмотическое давление	7–7,5 атм.	20–25 атм

В настоящее время мочеобразование рассматривают как сложный процесс, состоящий из трех этапов: **клубочковая фильтрация, канальцевая реабсорбция и секреция.**

Клубочковая фильтрация происходит в капсуле Боумена и заканчивается образованием жидкости с малым содержанием белка, сходной по химическому составу с плазмой крови – **первичная моча.** На процесс клубочковой фильтрации влияют структура фильтрующей мембраны (эндотелиальные клетки, базальная мембрана, эпителиальные клетки – подоциты), ее площадь, соотношение гидростатического давления в капиллярах клубочка и капсуле Боумена, онкотическое давление плазмы крови. Особенности строения фильтрующей мембраны (наличие пор в эндотелии и базальной мембране, отрицательный заряд базальной мембраны, щелевые мембраны подоцитов) обеспечивают отсеивание крупных частиц и избирательно задерживают молекулы растворенного вещества определенного размера, то есть **процесс ультрафильтрации.** Площадь фильтрующей мембраны определяет объемную скорость фильтрации. У мужчин скорость клубочковой фильтрации составляет 125 мл/мин, у женщин – 110 мл/мин. За сутки образуется примерно 180 л ультрафильтрата. Препятствуют фильтрации онкотическое давление недифундирующих белков плазмы крови

(30 мм рт. ст.) и гидростатическое давление в полости капсулы Боумена (20 мм рт. ст.). Таким образом, сила фильтрации будет равна разности между гидростатическим давлением в капиллярах клубочка и суммой онкотического давления белков плазмы и гидростатического давления в капсуле Боумена ($70 - [30 + 20]$).

Канальцевая реабсорбция – это обратное всасывание в кровь из фильтрата значительного количества воды и ряда растворенных веществ. Реабсорбция обеспечивается разностью гидростатического давления (30 мм рт. ст.) и коллоидно-осмотическим давлением (40 мм рт. ст.) в капиллярах канальцев, а также сложными активными и пассивными транспортными процессами, происходящими в клеточной мембране. Так, глюкоза всасывается в проксимальных отделах канальцев, хлориды – в дистальных, вода – на протяжении всего канальца. В дистальных отделах этот процесс выражен в 2 раза сильнее, чем в проксимальных. Активно, т.е. против электрохимического или концентрационного градиента, с затратой энергии реабсорбируются глюкоза, аминокислоты, а вода и мочевины – пассивно (без затраты энергии). Изменение pH со слабощелочной на кислую происходит в петле Генле.

Канальцевая секреция является результатом деятельности клеток канальцев и отражает переход некоторых веществ из крови в нефрон. Возможны два варианта секреции: 1) клетки эпителия нефрона захватывают некоторые вещества из крови и межклеточной жидкости и переносят их в просвет канальца; 2) выделение в просвет канальца новых органических веществ, синтезированных в клетках нефрона, а также ионов аммония и водорода. **Секреция может быть активной и пассивной.** Активной секреции, например, подвергаются органические кислоты, контрастные вещества, производные йода, пенициллина. Из продуктов белкового метаболизма у человека активной секреции подвергается креатинин. Возможна пассивная секреция веществ, которые растворяются в жирах и диффундируют через липидный слой мембраны канальцев клеток. По электростатическому градиенту в дистальных отделах нефрона осуществляется секреция ионов калия.

Следовательно, жидкость, образующаяся в нефроне из плазмы крови в процессе фильтрации, реабсорбции, секреции и выделяющаяся из собирательных трубочек в почечную лоханку, является конечной мочой.

Таким образом, состав конечной мочи определяется полноценностью взаимосвязанных процессов фильтрации, реабсорбции и секреции.

14.4. ПОРОГОВЫЕ И БЕСПОРОГОВЫЕ ВЕЩЕСТВА

В зависимости от отношения к реабсорбции все компоненты плазмы крови делят на вещества с высоким, средним, низким порогом и без порога.

Вещества с высоким порогом полностью удерживаются организмом (глюкоза, аминокислоты), они появляются в моче тогда, когда их концентрация в плазме крови превышает определенный уровень («порог»). Например, для глюкозы это 10 ммоль/л.

Вещества со средним порогом частично теряются организмом. Это мочевины, ураты, хлориды.

Вещества с низким порогом теряются в значительном количестве (например, фосфаты).

Беспороговые вещества полностью удаляются из организма. Это креатинин, чужеродные и лекарственные вещества.

Следовательно, почки осуществляют поддержание постоянства концентрации пороговых веществ в организме.

14.5. ПОНЯТИЕ КЛИРЕНСА ПОЧЕК

В настоящее время разработаны и широко используются методы количественной оценки функции почек. К их числу относится **расчет коэффициента очищения (клиренса)**. Почечный клиренс отражает объемную скорость очищения определенного объема плазмы от того или иного вещества. Этот показатель измеряется в мл за 1 мин и равен условному количеству плазмы крови, которая полностью очистилась от данного вещества за 1 мин. Если вещество фильтруется и в дальнейшем не реабсорбируется и не секретируется, клиренс равен объему почечной фильтрации. Если вещество после фильтрации реабсорбируется, кли-

ренс будет меньше объема почечной фильтрации. Клиренс равняется нулю в том случае, если вещество полностью возвратилось в кровь при реабсорбции. Если же вещество дополнительно секретируется и не реабсорбируется, клиренс увеличивается. Сравнивая клиренс вещества с клиренсом инулина (подвергается только фильтрации и равняется единице) можно судить о доминирующих процессах, обеспечивающих образование мочи.

14.6. ПОВОРОТНО-ПРОТИВОТОЧНАЯ СИСТЕМА ПОЧЕК

Наиболее благоприятные условия для работы этой системы создаются в трубках, по которым потоки вещества движутся в противоположном направлении и где имеется различный градиент осмотически активных веществ.

В основе работы этой системы лежат: 1) способность клеток почечных канальцев создавать повышенную концентрацию осмотически активных веществ (ионов натрия, мочевины) в различных отделах почечной ткани; 2) свойство воды пассивно реабсорбироваться в ткани по закону осмотического градиента.

Наиболее благоприятные условия для противоточного обмена создаются между восходящим отделом петель Генле и собирательными трубками, являющимися главным функциональным элементом этой системы, а также восходящими и нисходящими прямыми кровеносными сосудами, восходящими прямыми венозными сосудами и нисходящим отделом петель Генле.

Когда жидкость из проксимального канальца нефрона поступает в тонкий нисходящий отдел петли Генле, она попадает в зону наружного мозгового вещества почки, в интерстициальной ткани которого концентрация осмотически активных веществ выше, чем в корковом слое почки. Это обусловлено деятельностью расположенного рядом толстого восходящего отдела петли Генле, клетки которой активно транспортируют в интерстициальную ткань ионы натрия без эквивалентного количества воды, так как восходящее колено по всей длине практически непроницаемо для воды.

Чем дальше от коры почки находится жидкость в нисходящем колене петли, тем выше ее осмотическая концентрация. На вершине петли нефрона осмолярная концентрация жидкости возрастает в несколько раз. В восходящем отделе

петли нефрона происходит реабсорбция ионов натрия с хлором, а вода остается в просвете канальца, поэтому в начальную часть дистального извитого канальца всегда поступает гипотоническая жидкость. Из нее по осмотическому градиенту реабсорбируется вода, и жидкость становится изоосмотической. В собирательных трубках, которые располагаются в мозговом веществе, осуществляется окончательное концентрирование мочи.

Под влиянием вазопрессина – гормона задней доли гипофиза – реализуется еще один механизм концентрирования мочи – пассивный выход мочевины из нижнего отдела собирательных трубочек в окружающий интерстиций и реабсорбция ее по концентрационному градиенту в восходящей тонкой части петли Генле, т.е. идет кругооборот мочевины в канальцах, сохраняющий высокий уровень ее в интерстициальной ткани.

В мозговом веществе почки имеется и **сосудистая противоточная система**, образованная кровеносными капиллярами юкстагломерулярных нефронов. Сосудистая система этих нефронов образована длинными параллельными прямыми восходящими и нисходящими капиллярными сосудами в мозговом веществе. Она поддерживает высокое осмотическое давление в глубоких слоях ткани мозгового вещества, обеспечивая удаление воды и удержание натрия и мочевины в интерстиции.

Деятельность противоточных систем зависит от скорости движения в них жидкости (мочи или крови). Чем медленнее происходит их движение в мозговом веществе почек, тем больше осмотически активных веществ накапливается в интерстиции и выше способность почки концентрировать мочу.

14.7. НЕЙРОГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ МОЧЕОБРАЗОВАНИЯ

Деятельность почек находится под постоянным контролем нервных, гуморальных влияний и зависит от почечных и внепочечных факторов регуляции процессов фильтрации, реабсорбции и секреции.

К почечным факторам, определяющим фильтрацию, относятся количество функционирующих клубочков, проницаемость канальцев, диаметр приносящего и выносящего сосудов, давление фильтрата в капсуле нефрона; реабсорбцию – реабсорбционная способность почечного эпителия и содержание пороговых и непороговых веществ в первичной моче.

Внепочечные факторы, влияющие на мочеобразование, связаны с общим функциональным состоянием системы кровообращения (количество циркулирующей крови, скорость кровотока, величина артериального давления), осмотическим и онкотическим давлением крови, деятельностью потовых желез, эндокринной регуляцией деятельности почечного эпителия.

Гуморальная регуляция деятельности почек является основной в процессе мочеобразования. Одним из важнейших гормонов нейрогипофиза, влияющих на почки, является **антидиуретический гормон (вазопрессин)**. Он уменьшает диурез, увеличивая обратное всасывание воды в дистальных извитых канальцах нефрона и собирательных трубочках, сберегая воду в организме и повышая концентрацию мочи. Его действие опосредуется через аденилатциклазу – фермент, катализирующий превращение АТФ в цАМФ, что приводит к повышению активности гиалуронидазы в клетках канальцев и увеличению их проницаемости для воды.

Деятельность почек находится под контролем **минералокортикоидов и глюкокортикоидов надпочечников**. Одним из наиболее эффективных минералокортикоидов является **альдостерон**. Под его влиянием происходит задержка ионов натрия и воды в организме. Его эффект обусловлен взаимодействием с ядерными белками-рецепторами и проявляется в стимуляции ДНК-зависимого синтеза РНК, участвующих в синтезе белка, обеспечивающего активность натриевого насоса, осуществляющего транспорт ионов натрия. **Кортикостероиды** увеличивают диурез, усиливая фильтрацию и уменьшая реабсорбцию, и необходимы для стабильного функционирования гломерулярного и канальцевого отделов нефрона.

Действие **адреналина – гормона мозгового вещества надпочечников** – на почки зависит от соотношения процессов, происходящих в организме. Если

он суживает приносящую артериолу и ограничивает кровоснабжение почек, то диурез уменьшается. В том случае, если под его влиянием повышается системное артериальное давление, то диурез стимулируется.

Тироксин стимулирует диурез путем повышения обмена веществ, а также за счет уменьшения связывания воды тканями организма.

Нервная регуляция деятельности почек осуществляется вегетативной нервной системой. **Активация симпатической нервной системы** вызывает при уменьшении просвета приносящих сосудов уменьшение диуреза, а при стрессовых состояниях – даже временное его прекращение: при сужении выносящих артериол фильтрационное давление повышается, и диурез увеличивается. Перерезка чревного нерва (денервация почки) увеличивает диурез. Односторонняя денервация почки не вызывает значительных осложнений в ее работе, двусторонняя – вызывает дегенеративные изменения и резкое снижение их функциональной активности. Это выражается в том, что они не могут быстро, тонко и точно приспосабливаться к изменениям водно-солевого баланса в организме.

Блуждающие нервы действуют на почки косвенно, через изменение работы сердца, регулируя просвет сосудов. Раздражение их не приводит к усилению диуреза, они активируют реабсорбцию глюкозы и секрецию органических кислот.

Работа почек регулируется и **корой головного мозга**. Образование условных рефлексов у собак с выведенными на кожу мочеточниками доказало возможность изменения диуреза условнорефлекторным путем. Он может быть как уменьшен, так и увеличен. Кора головного мозга может влиять на работу почек непосредственно через эфферентные нервы и опосредованно через гипоталамические центры, воздействующие на секрецию вазопрессина.

14.8. МОЧЕВОЙ ПУЗЫРЬ, ЕГО РОЛЬ И МЕХАНИЗМ ОПОРОЖНЕНИЯ

Конечная моча поступает из собирательных трубочек в почечную лоханку, а затем переходит по мочеточнику в мочевой пузырь. Передвижение мочи в мочевой пузырь осуществляется в силу собственной тяжести мочи и за счет со-

кращения мускулатуры мочеточников. Мочеточники косо входят в мочевой пузырь, образуют у его основания своеобразный клапан, препятствующий обратному поступлению мочи из мочевого пузыря. Мочевой пузырь выполняет **резервуарную** (вмещает до 500 мл жидкости) и **эвакуаторную** (обеспечивает удаление мочи) функции.

Мочевой пузырь **иннервируется вегетативной нервной системой**. **Парасимпатические волокна**, представленные тазовым нервом, вызывают сокращение мышечного слоя мочевого пузыря (*m. detrusor*) и расслабление его сфинктера, что **способствует его опорожнению**. **Симпатические волокна**, представленные подчревными нервами, при возбуждении вызывают расслабление детрузора и повышают тонус сфинктера, чем облегчают наполнение мочевого пузыря мочой. Благодаря нервным ганглиям, имеющимся в толще стенки мочевого пузыря, изолированный от ЦНС, он способен к автоматическому опорожнению.

Мочевой пузырь может при наполнении увеличивать свой объем без заметного увеличения напряжения его стенок. Это свойство гладких мышц носит название пластического тонуса. По этой причине давление в пузыре нарастает не пропорционально количеству поступившей в него мочи. Главным раздражителем для механорецепторов мочевого пузыря является накопление мочи.

Моча непрерывно поступает в мочевой пузырь, что ведет к увеличению давления в нем. При давлении 9 мм рт. ст. начинает ритмически сокращаться детрузор. При давлении 11–14 мм рт. ст. сила сокращения возрастает и возникает позыв к мочеиспусканию. При давлении 14–19 мм рт. ст. – умеренный позыв, при 110 мм рт. ст. – резкая потребность в мочеиспускании. После завершения опорожнения мочевого пузыря давление в нем снижается до 4 мм рт. ст.

Центр мочеиспускания находится в **пояснично-крестцовом отделе** спинного мозга. Повышение давления в мочевом пузыре способствует возникновению импульсных разрядов в его механорецепторах, которые по тазовым и подчревным нервам поступают в центр мочеиспускания спинного мозга. От этого центра далее импульсы поступают в КБП, где возникает ощущение позыва к мочеиспусканию. Одновременно импульсы по эфферентным волокнам тазового

нерва от центра мочеиспускания спинного мозга достигают детрузора и сфинктера мочевого пузыря, способствуя повышению тонуса мышечной стенки и расслаблению его сфинктера. Одновременно от нейронов коры головного мозга импульсы поступают в пояснично-крестцовый отдел спинного мозга и по срамному нерву достигают наружного сфинктера мочеиспускательного канала, вызывая его расслабление. Наступает акт мочеиспускания. Следовательно, ***акт мочеиспускания – сложный рефлекторный акт, в котором наряду с низшими (спинной мозг) принимают участие и высшие отделы ЦНС (кора головного мозга)***

ГЛАВА 15

ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА И ЕЕ РЕГУЛЯЦИЯ

15.1. ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА ЧЕЛОВЕКА

15.1.1. Постоянство температуры внутренней среды организма как необходимое условие протекания метаболических процессов

Температура тела человека и высших животных поддерживается на относительно постоянном уровне, несмотря на колебания температуры окружающей среды. Это постоянство температуры тела носит название **изотермии**. Изотермия свойственна так называемым **гомойотермным**, или теплокровным, животным. Гомойотермия – это способность организма сохранять температуру тела постоянной в пределах $\pm 2^{\circ}\text{C}$, несмотря на изменения температуры окружающей среды (для млекопитающих на уровне около 38°C , для птиц – $40\text{--}42^{\circ}\text{C}$).

Живые клетки замерзают при температуре на несколько градусов ниже нуля по Цельсию. При замерзании тканей образующиеся кристаллы льда разрушают тонкие клеточные структуры. При температуре выше 45°C происходит денатурация белков. Поскольку белки ответственны практически за все химические процессы, протекающие в организме, их структурная и функциональная сохранность (полноценность) жизненно необходима для нормального функционирования организма. Температура в значительной степени влияет на метаболизм живой ткани, так как скорость биохимических реакций зависит от неё и обычно возрастает в 2–3 раза на каждые 10°C повышения температуры.

Лишь несколько градусов отделяют гомойотермов от тепловой смерти, когда скорость денатурации белков начинает превышать скорость их восстановления. Температура тела, равная $43\text{--}44^{\circ}\text{C}$, оказывается смертельной для человека и ряда млекопитающих, хотя некоторые из них способны выживать при более высокой температуре окружающей среды (пустынные антилопы – $46,5^{\circ}\text{C}$).

Значительно устойчивы гомойотермы к охлаждению. Понижение температуры тела на $5\text{--}7^{\circ}\text{C}$ для них не опасно для жизни.

Поддержание температуры тела на постоянном уровне у гомойотермных организмов обеспечивается сложными терморегуляционными ме-

ханизмами, которые позволяют живым системам функционировать в температурных условиях, обеспечивающих максимальную активность ферментов.

15.1.2. Температура тела человека

О температуре тела человека судят на основании ее измерения в заднем проходе (ректальная температура) или в полости рта (оральная температура). Ректальная температура – самый надежный и удобный способ измерения. Принято считать, что она отражает внутреннюю температуру. Однако этот способ измерения признан не везде, часто проводятся измерения температуры в ротовой полости и подмышечной впадине.

Для клинических целей предпочтительным показателем температуры тела является ректальная температура, она выше, чем в подмышечной впадине, и равна у здорового человека в среднем 37,2–37,5 °C.

Оральная температура (точнее подязычная) обычно на 0,2–0,5 °C ниже ректальной.

Температура в подмышечной впадине у здорового человека колеблется в пределах 36,5–36,9 °C.

15.1.3. Суточные колебания температуры тела человека

Температура тела человека не остается постоянной, а колеблется в течение суток в пределах 0,5–0,7 °C. В состоянии относительного физиологического покоя и во сне температура тела незначительно снижается, при мышечной активности – повышается. Максимальная температура тела наблюдается в 16–18 часов, минимальная в 3–4 часа утра. Амплитуда суточных колебаний составляет примерно 1 °C. У рабочих, длительно работающих в ночных сменах, колебания температуры тела могут быть обратными указанным. У животных, активных в ночное время, температурный максимум отмечается в течение ночи. Колебания температуры тела на протяжении 24 часов представляют собой один из многих суточных ритмов. Даже в том случае, когда исключаются все ориентировочные внешние сигналы (свет, температурные изменения, обычные часы приема пищи),

температура тела продолжает ритмически колебаться, но периоды колебания в этом случае перестают быть равными 24 часам. Свободно текущий период колеблется от 24 до 25 часов («циркадная» периодичность).

Таким образом, суточные колебания температуры тела основаны на эндогенном ритме («биологические часы»), который синхронизирован с внешними сигналами, в частности с вращением Земли.

На ритм суточных температурных изменений накладываются другие ритмы, с более продолжительными периодами. Наиболее известным и отчетливым является температурный ритм, синхронизированный с менструальным циклом.

15.1.4. Температура различных участков кожных покровов и внутренних органов

Выделяют «пойкилотермную» оболочку, или поверхностный слой, и «гомойотермную» сердцевину («ядро»), или внутренний слой. К оболочке тела относят кожу и мышцы; «ядро» тела включает внутренние органы. Температура поверхностного слоя характеризуется температурой кожи. Среднее значение температуры кожи получают на основании измерений в области лба, груди, живота, плеча, предплечья, тыльной стороны ладони, бедра, голени и дорсальной поверхности стопы. Средняя температура кожи обнаженного человека при окружающей температуре комфорта составляет примерно 33–34 °C.

В связи с неодинаковыми условиями теплоотдачи температура отдельных участков тела различна. Наиболее низкая температура кожи регистрируется на кистях и стопах, наиболее высокая – в подмышечной впадине.

В соответствии с физическими законами распространения тепловых потоков температура частей тела, располагающихся вблизи его поверхности, должна быть ниже температуры его центральных частей. В конечностях существует продольный (осевой) градиент температуры, а также радиальный температурный градиент (перпендикулярный поверхности).

Колебания температуры тела, вызванные изменениями внешней температуры, выражены в значительной степени вблизи поверхности тела и конечных частях (или акральных зонах) конечностей.

«Ядро» тела имеет более высокую температуру, колебания которой сравнительно невелики. Различия температур внутреннего слоя составляют 0,2–1,2 °С. Даже в головном мозге существует радиальный градиент более, чем в 1 °С от центральной части коры.

Температура внутренних органов зависит от интенсивности обменных процессов. Наиболее интенсивно обменные процессы протекают в печени, которая как ранее считалось является самым «горячим» органом тела. Однако в последние годы установлено, что наиболее высокая температура регистрируется в прямой кишке (37 °С).

15.2. ТЕПЛОПРОДУКЦИЯ

15.2.1. Общее понятие о теплопродукции

Процесс образования тепла в организме получил название **химической терморегуляции**; механизмы, обеспечивающие удаление тепла из организма, – **физической терморегуляции**. Теплообразование – одно из важнейших и характерных проявлений жизнедеятельности, которое связано с протеканием в тканях окислительных процессов. Тепловой обмен в организме тесно связан с энергетическим. При окислении органических веществ, например глюкозы, жирных кислот, пировиноградной кислоты и других, выделяется энергия. Часть этой энергии рассеивается в виде тепла и не может быть использована организмом для совершения какой-либо работы. Другая часть энергии расходуется на синтез АТФ. Потенциальная энергия химических связей АТФ может быть использована организмом в дальнейшей деятельности.

15.2.2. Обмен веществ как источник образования тепла

Суть обмена веществ, или метаболизма, заключается в поступлении в организм из внешней среды различных веществ, усвоении и использовании их в процессе жизнедеятельности и выделении образующихся продуктов обмена в

окружающую среду. Обмен веществ и энергии является специфическим свойством живого организма. Назначение обмена веществ и энергии заключается, прежде всего, в обеспечении пластических нужд организма, то есть в доставке организму химических веществ, необходимых для построения всех его структурных элементов и восстановления распадающихся в организме и теряемых из организма веществ.

Вторым важнейшим биологическим назначением обмена веществ является обеспечение всех жизненных функций организма энергией. В процессе превращения химических веществ в организме происходит расщепление сложных органических соединений, при этом их потенциальная энергия освобождается и превращается в тепловую, механическую и электрическую. В количественном отношении преимущественно освобождается тепловая и механическая энергия. Энергия, освобождающаяся в процессе метаболизма, необходима для поддержания температуры тела, для совершения работы, роста, развития и обеспечения структуры и функций всех клеточных элементов. Обмен веществ и превращение энергии составляют единое целое, они подчиняются универсальному закону естествознания – закону сохранения материи и энергии.

15.2.3. Роль отдельных органов в теплопродукции

Теплообразование происходит вследствие непрерывно совершающихся экзотермических реакций, которые протекают во всех органах и тканях, но неодинаково интенсивно. В тканях и органах, выполняющих активную работу (мышечной ткани, печени, почках) выделяется большее количество тепла, чем в менее активных (костной, хрящевой). Наиболее интенсивно теплообразование происходит в мышечной ткани (***сократительная теплопродукция***). Даже если человек лежит неподвижно, но с напряженной мускулатурой, окислительные процессы и теплообразование повышаются на 10%. Небольшая двигательная активность ведет к увеличению теплообразования на 50–80%, а тяжелая мышечная работа – на 400–500%.

В химической терморегуляции, кроме мышц, значительную роль играют бурая жировая ткань, печень и почки (***несократительная теплопродукция***).

Температура крови печеночной вены выше температуры крови печеночной артерии, что свидетельствует об интенсивном теплообразовании в этом органе. При охлаждении тела теплопродукция в печени возрастает.

Особую роль в несократительном термогенезе играет бурая жировая ткань. При ее удалении устойчивость организма к холоду значительно снижается. Уровень энергетического обмена (на единицу массы) в бурой жировой ткани более чем в три раза превышает аналогичный показатель в работающих мышцах. Скорость окисления жирных кислот в бурой жировой ткани в 20 раз выше, чем в белой жировой ткани. При действии холода скорость окислительных реакций, интенсивность кровотока, уровень метаболизма и местная температура в бурой жировой ткани возрастают. В зимнее время у людей, работающих вне помещения, бурая жировая ткань гипертрофирована и более активна, чем в летнее время.

У взрослого человека бурая жировая ткань располагается в области шеи, в межлопаточном пространстве, вокруг крупных вен и симпатической цепочки.

Освобождение энергии в организме происходит в том числе и в результате биологического окисления белков, жиров и углеводов, поэтому все механизмы, регулирующие окислительные процессы, регулируют и теплообразование.

15.3. ТЕПЛООТДАЧА

15.3.1. Роль теплоотдачи в терморегуляции

Под теплоотдачей понимают передачу тепловой энергии от более нагретого тела к менее нагретому.

Поддержание температуры тела на постоянном уровне возможно лишь в том случае, когда процессы теплопродукции и теплоотдачи строго сбалансированы, т.е. теплоотдача равна теплопродукции. При приближении температуры окружающей среды к температуре тела обмен веществ снижается. Однако указанная реакция не может предохранить от перегревания, так как в организме все же происходит значительное теплообразование. С одной стороны, для сохранения температурного гомеостаза в описанных условиях должна увеличиться теплоотдача. С другой стороны, при снижении температуры окружаю-

щей среды обмен веществ увеличивается, но этого недостаточно для поддержания постоянной температуры тела. Например, легко одетому человеку при небольшом ветре для поддержания постоянной температуры тела в условиях основного обмена необходимо увеличить энергопотери в 2,5 раза или несколько больше. Это почти максимум прироста теплопродукции за счет химической терморегуляции, поэтому при снижении температуры окружающей среды одновременно с увеличением теплопродукции уменьшается теплоотдача.

Таким образом, механизмы химической терморегуляции не могут обеспечить температурного гомеостаза и дублируются за счет физических механизмов путем изменения теплоотдачи.

15.3.2. Внутренний поток тепла и факторы, его определяющие

Под внутренним потоком тепла понимают перенос тепла от «ядра» тела к его поверхности. Часть тепла распространяется к поверхности тела за счет проведения его через ткани: большая часть вырабатываемого тепла переносится путем конвекции в кровоток. Внутренний поток тепла пропорционален разности между внутренней температурой и средней кожной температурой. Он зависит также от теплопроводности, величина которой связана со скоростью кровотока в коже и конечностях, толщиной поверхностного слоя тела и кожной жировой прослойки. ***В связи с высокой теплоемкостью кровь является хорошим переносчиком тепла, и поэтому играет значительную роль в поддержании теплового баланса организма.***

15.3.3. Внешний поток тепла и его компоненты

Внешний поток тепла – это перенос тепла от поверхности тела в окружающее пространство. Внешний поток тепла складывается **из теплопроводения, конвекции, излучения и испарения.**

Теплопроводение и определяющие его факторы. Теплопроводение – отдача тепла субстратам, соприкасающимся с поверхностью тела. У человека в обычных условиях потеря тепла путем теплопроводения имеет небольшое значение, так как воздух и одежда являются плохими проводниками тепла. Потере

тепла препятствует слой неподвижного воздуха, который находится между одеждой и кожей.

Теплопроводение зависит от толщины подкожно-жировой клетчатки, так как жир обладает малой теплопроводностью. Обнаженное тело теряет тепло, потому что воздух над его поверхностью все время сменяется, поэтому температура кожи обнаженных частей тела ниже, чем защищенных одеждой.

Конвекция и факторы, ее определяющие. Конвекция – это способ отдачи тепла за счет движения и перемешивания воздуха, нагреваемого телом человека. Прилегающий к коже слой воздуха нагревается, поднимается и замещается более холодным и плотным воздухом. В процессе этой естественной конвекции тепло уносится потоком воздуха с поверхности кожи.

Конвекция зависит от разницы между средней температурой кожи и температурой окружающего воздуха, а также от эффективной площади поверхности тела (за исключением поверхностей, соприкасающихся между собой).

Излучение и факторы, его определяющие. Излучение – это теплоотдача в виде длинноволнового инфракрасного излучения, испускаемого кожей. Излучение зависит от средней температуры кожи, средней температуры излучения, эффективной площади поверхности тела и коэффициента излучения. Под средней температурой излучения понимают температуру поверхностей, окружающих тело человека. Коэффициент излучения учитывает испускающую способность кожи, которая для длинноволнового инфракрасного излучения равна единице независимо от пигментации, т.е. кожа излучает столько же энергии, сколько и «полный излучатель» или абсолютно черное тело.

Испарение. Роль потовых желез в этом процессе. Испарение – это переход жидкости в газообразное состояние (пар). В условиях относительного физиологического покоя от 20 до 27% теплоотдачи осуществляется за счет испарения воды с поверхности кожи или со слизистой оболочки, выстилающей дыхательные пути.

Потеря воды, диффундирующей через кожу и слизистые оболочки, называется **неощущаемой, или внежелезистой, потерей**. Потеря жидкости, обусловленная функцией потовых желез, называется **железистой потерей**.

Функция потовых желез находится под контролем терморегуляционных механизмов и играет существенную роль в терморегуляции. Эффективность потовыделения в терморегуляции обусловлена энергоемкостью процесса испарения жидкости. На испарение 1 л жидкости затрачивается 2400 кДж. За счет испарения 1 л жидкости организм человека может отдать треть всего тепла, вырабатываемого в условиях покоя за целый день. Роль потоотделения в процессах терморегуляции значительно возрастает, когда температура окружающей среды превышает или равна температуре тела. В этих условиях организм не может отдавать образующееся тепло путем теплоизлучения, теплопроводения или конвекции. Остается единственный путь – испарение воды. Значение потоотделения возрастает также при физической нагрузке, которая сопровождается увеличением теплопродукции.

Испарение зависит от влажности воздуха и в насыщенном водяными парами воздухе совершаться не может, поэтому высокая температура при высокой влажности переносится тяжелее, чем при низкой влажности.

В насыщенном водяными парами воздухе, например в бане, пот выделяется в большом количестве, но не испаряется, а стекает с кожи. Такое потоотделение не способствует отдаче тепла; только та часть пота, которая испаряется с поверхности кожи, имеет значение для теплоотдачи (эта часть пота составляет эффективное потоотделение).

Значение испарения пота с поверхности тела для поддержания постоянства температуры тела видно из того, что человек плохо переносит даже сравнительно низкую температуру окружающей среды (32 °С), если воздух влажен. В совершенно сухом воздухе человек может находиться без заметного перегревания в течение 2–3 часов при температуре 50–55 °С.

15.4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ

Различают несколько механизмов регуляции постоянства температуры тела: 1) периферические, 2) центральные, 3) нервно-гуморальные.

15.4.1. Периферические механизмы терморегуляции

Периферическими механизмами терморегуляции являются терморецепто-

ры (рецепторы, реагирующие на колебания температуры внешней и внутренней среды организма). Различают следующие виды терморецепторов: 1) кожи; 2) ЦНС; 3) сосудов и внутренних органов.

1. Терморецепторы кожи реагируют на изменения температуры внешней среды. Они делятся на холодовые и тепловые. Холодовыми рецепторами кожи считают луковицы Краузе, тепловыми – тельца Руффини, а по некоторым данным, – свободные нервные окончания.

На поверхности кожи терморецепторы расположены неравномерно. Их больше всего на коже лица и меньше – на коже нижних конечностей. Общее количество холодовых рецепторов кожи человека достигает 250 тысяч, тепловых – около 30 тысяч.

Терморецепторы кожи очень чувствительны к колебаниям температуры окружающей среды. Они возбуждаются при повышении температуры на $0,007^{\circ}\text{C}$, а при понижении – на $0,012^{\circ}\text{C}$.

2. Терморецепторы ЦНС и внутренних органов получили название **внутренних** терморецепторов. Они также делятся на холодовые и тепловые. Внутренние терморецепторы реагируют на изменения температуры внутренней среды организма.

Терморецепторы ЦНС находятся в передней части гипоталамуса – в преоптической зоне, в ретикулярной формации среднего мозга, а также спинном мозге и коре большого мозга. Указанные отделы ЦНС обладают прямой температурной чувствительностью, что свидетельствует о развитии в процессе эволюции многоуровневого управления температурным гомеостазом.

Наличие в ЦНС терморецепторов можно доказать в экспериментах на животных:

- животным в гипоталамическую область вживляли специальные термоэлектроды и оказалось, что локальное нагревание или охлаждение гипоталамуса вызывает усиление теплоотдачи или теплообразования;
- у собак нагревание спинного мозга вызывает одышку, расширение сосудов и подавление термогенеза, в то время как охлаждение провоцирует соответственно мышечную дрожь и сужение сосудов.

Термочувствительные структуры спинного мозга связаны с гипоталамической областью с помощью волокон спиноталамического тракта.

3. Терморецепторы внутренних органов находятся в кожных и подкожных сосудах, мышцах, слизистой оболочке полости рта, верхних дыхательных путях, слизистой желудка, желчном пузыре, мочевом пузыре, матке.

15.4.2. Центральные механизмы терморегуляции (центры терморегуляции)

Центры терморегуляции координируют многочисленные и сложные процессы, обеспечивающие сохранение температуры тела на постоянном уровне.

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что центры терморегуляции расположены в **гипоталамической области**. Это доказывается тем, что разрушение гипоталамуса приводит к потере способности регулировать температуру тела, животное становится пойкилотермным. Удаление же коры большого мозга, полосатого тела, зрительных бугров заметно не отражается на процессах теплообразования и теплоотдачи.

При изучении роли различных участков гипоталамуса в терморегуляции были обнаружены ядра, изменяющие процесс теплообразования, и ядра, влияющие на теплоотдачу.

В настоящее время установлено, что ядра **переднего гипоталамуса** обеспечивают отдачу тепла организмом путем изменения тонуса кожных сосудов, потоотделения, тепловой одышки, поэтому они получили название «**центра теплоотдачи**». К центру теплоотдачи относятся: парные паравентрикулярные, супраоптические и супрахиазматические ядра, а также медиальные преоптические ядра.

Область **заднего гипоталамуса** известна как «**центр теплопродукции**». Относящиеся к этой области парные медиальные, латеральные и промежуточные ядра регулируют теплообразование путем повышения или снижения скорости окислительных процессов. Доказательством участия указанных ядер гипоталамуса в регуляции температуры тела являются опыты с их разрушением и раздражением. Так, разрушение передних ядер гипоталамуса (центр теплоотдачи) не лишает животное способности переносить холод, но после операции оно бы-

стро перегревается даже при комнатной температуре, особенно при физической активности (так как повреждены механизмы, обеспечивающие физическую терморегуляцию). Разрушение задних ядер гипоталамуса (центр теплопродукции) у животных делает их неспособными переносить холод, они быстро впадают в состояние гипотермии. Охлаждение животного после такой операции не вызывает мышечной дрожи и повышения теплообразования, так как повреждены механизмы, обеспечивающие химическую терморегуляцию.

Центры теплообразования и теплоотдачи находятся между собой в сложных реципрокных взаимоотношениях.

В опытах с отведением биопотенциалов от нейронов гипоталамуса было показано, что в гипоталамической области имеются различные типы нейронов, получающих информацию от температурных рецепторов кожи, сосудов, внутренних органов и терморецепторов центральной нервной системы. *Центр терморегуляции тесно связан с деятельностью высших подкорковых вегетативных центров, сердечно-сосудистым, дыхательным центрами и центром потоотделения. Таким образом, гипоталамус является важнейшим интегрирующим центром терморегуляции.*

15.4.3. Нервно-гуморальные механизмы терморегуляции

Постоянство температуры тела у человека поддерживается за счет регуляции теплопродукции и теплоотдачи. Различают **химическую и физическую терморегуляцию**.

Нервными механизмами физической терморегуляции являются:
1) рефлекторное изменение тонуса кожных сосудов, их сужение или расширение; 2) рефлекторные изменения потоотделения.

Теплообразование и теплоотдача находятся под контролем нервной системы. В условиях долгосрочной адаптации возрастает роль гуморальных факторов в механизмах терморегуляции.

Температурные колебания воспринимаются терморецепторами кожи, сосудов, внутренних органов и рецепторами ЦНС. По афферентным нервным волокнам информация от терморецепторов поступает в спинной мозг и по спи-

ноталамическому тракту- в зрительные бугры, далее – в гипоталамическую область (центр терморегуляции) и в кору большого мозга, где возникают ощущения тепла и холода. Из центра терморегуляции нервные импульсы поступают к эффекторным органам. В результате этого изменяются: интенсивность обменных процессов (химическая терморегуляция); тонус кровеносных сосудов, глубина и частота дыхания, потоотделение (физическая терморегуляция).

По современным представлениям, эфферентное звено терморегуляторных рефлексов представлено двумя нейронными системами: 1) **соматомоторной**; 2) **симпатической**.

1. **Соматомоторная нейронная система** регулирует деятельность скелетных мышц (дрожание – термогенез) и произвольные движения (поведенческая реакция). Медиатором в этом случае является ацетилхолин, опосредующий свое влияние через холинорецепторы.

2. **Симпатическая нейронная система**: а) стимулирует выработку тепла (выделение свободных жирных кислот и их окисление – недрожательный термогенез), медиатором в этом случае является норадреналин, опосредующий своё влияние через адренорецепторы; б) изменяет сосудодвигательные реакции (сужение или расширение сосудов) через α - и β -адренорецепторы; в) изменяет активность потовых желез, медиатором является ацетилхолин, выделяющийся на окончаниях симпатических холинергических волокон.

Активность центра терморегуляции гипоталамической области контролируется нейронами коры большого мозга. Эксперименты на животных и наблюдения на людях показали возможность условнорефлекторных изменений теплопродукции и теплоотдачи.

Гуморальная регуляция поддержания температуры тела на оптимальном уровне осуществляется главным образом гормонами щитовидной железы и надпочечников.

Участие гормонов щитовидной железы в терморегуляции доказывается тем, что введение в кровотоки животного сыворотки крови другого животного, длительное время находившегося на холоде, вызывает у животного-реципиента повышение обмена веществ. Такой эффект наблюдается лишь при сохранении у

животного-донора щитовидной железы. Очевидно, во время пребывания в условиях охлаждения происходит усиленное выделение в кровь гормонов щитовидной железы, повышающих обмен веществ и образование тепла.

Участие гормонов надпочечников в терморегуляции связано с выделением в кровь адреналина, который, усиливая окислительные процессы в тканях, в частности в мышцах, повышает теплообразование и суживает кожные сосуды, уменьшая теплоотдачу; поэтому адреналин способен вызывать повышение температуры тела (адреналиновая гипертермия).

Интенсивность выделения гормонов в кровь при изменении температуры внешней среды и температуры крови регулируется: 1) нервной системой непосредственно через афферентную иннервацию щитовидной железы и мозгового вещества надпочечников; 2) через гипофиз, стимулирующий выделение тироксина.

15.5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА, ОБЕСПЕЧИВАЮЩАЯ ПОДДЕРЖАНИЕ ПОСТОЯНСТВА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

Постоянная температура тела (36–38 °C) теплокровных животных и человека является одной из важнейших пластичных констант, которая характеризует состояние внутренней среды организма.

Гомойотермные организмы выработали регуляторные механизмы приспособления как для того, чтобы избегать перегрева при высокой температуре внешней среды, так и для того, чтобы избегать переохлаждения при слишком низкой температуре.

Поддержание постоянной температуры тела осуществляется по принципу саморегуляции, когда отклонение константы от нормы является стимулом для возвращения ее к исходному уровню. При этом в процессе жизнедеятельности формируется функциональная система, поддерживающая температуру тела на определенном оптимальном уровне.

Указанная функциональная система объединяет две подсистемы: 1) **внутренней эндогенной саморегуляции**; 2) **поведенческой регуляции температуры тела**.

Эндогенные механизмы саморегуляции за счет процессов теплопродукции

и теплоотдачи определяют необходимую для метаболизма температуру тела.

Однако в отдельных случаях этих механизмов становится недостаточно. Тогда наряду с внутренними механизмами саморегуляции развивается и целенаправленная поведенческая реакция, способствующая восстановлению оптимальной температуры тела. Для человека важным фактором поддержания благоприятной температуры становится использование одежды и оборудованного жилища.

Полезным приспособительным результатом функциональной системы является оптимальная температура крови (36–38 °С), которая обеспечивает нормальное течение обменных процессов в организме.

Как же осуществляется деятельность функциональной системы, поддерживающей температуру тела на оптимальном уровне?

Малейшие изменения температуры крови немедленно воспринимаются **терморецепторами внутренних органов, сосудов и гипоталамуса.** Кроме того, изменения внешней температуры постоянно воспринимаются терморецепторами кожи.

Информация от терморецепторов по афферентным нервным волокнам и спиноталамическому тракту поступает в головной мозг и достигает центра терморегуляции, основное рабочее звено которого расположено в гипоталамусе.

В центральном звене функциональной системы формируется **аппарат афферентного синтеза,** в котором происходит интеграция сигналов, поступающих от терморецепторов. Нейроны, выполняющие эту функцию, получили название «интегрирующих» или «суммирующих». На стадии афферентного синтеза решаются задачи: что делать, как делать, когда делать.

Кроме того, в ЦНС (центральное звено функциональной системы) формируется и **акцептор результата действия (АРД)** – группа нейронов, в которой создается модель будущего результата. В АРД осуществляется контроль параметров полезного приспособительного результата при поступлении вторичных афферентных нервных импульсов (обратная афферентация).

Исполнительное звено функциональной системы, поддерживающей постоянную температуру тела, регулирует уровни: **телопродукции и теплоотда-**

чи. Регуляция теплопродукции (химическая теплорегуляция) осуществляется за счет изменения **скорости обменных процессов**. Регуляция теплоотдачи (физическая теплорегуляция) происходит в основном за счет трех физических процессов: теплопроводения, теплоизлучения и испарения жидкости с поверхности кожи и дыхательных путей.

В функциональную систему, поддерживающую оптимальную температуру тела, **включается и гормональная регуляция**, заключающаяся в изменении продукции гормонов щитовидной железы, надпочечных желез и гипофиза при повышении или понижении температуры окружающей среды.

В результате деятельности исполнительных механизмов функциональной системы **достигается полезный приспособительный результат – нормализуется температура крови**. Информация о полезном приспособительном результате в виде потока вторичных афферентных нервных импульсов поступает в АРД. Если константа температуры восстановилась до исходного уровня (до нормы), функциональная система распадается. Если константа не восстановилась, вновь посылаются эфферентные сигналы к исполнительному звену, включаются дополнительные эффекторы, подключаются механизмы поведенческой регуляции; в АРД постоянно оценивается полезный приспособительный результат и как только он совпадает с моделью, функциональная система прекращает свою работу.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

Глава 1. Общая характеристика организма

1. Физиология – наука о жизнедеятельности организма как целого, его взаимодействии с внешней средой и динамике жизненных процессов (И.П. Павлов).
2. Основные этапы развития физиологии. Роль И.М. Сеченова и И.П. Павлова в создании материалистических основ физиологии.
3. Методы физиологического исследования, их характеристика. Особенности острого и хронического опыта.
4. Принципы нервизма в физиологии и медицине (И.М. Сеченов, В.М. Бехтерев, С.П. Боткин, И.П. Павлов).
5. Аналитический и системный подход к изучению функций организма.
6. Функции организма, отдельных органов и клеток. Виды функций и их характеристика.
7. Понятие о физиологических системах организма.
8. Понятие о функциональных системах организма (П.К. Анохин).
9. Понятие о гомеостазе (гомеокинезе). Жесткие и пластические константы и их характеристика.
10. Понятие о физиологической норме.

Глава 2. Физиология возбудимых тканей

1. Понятие о возбудимых тканях. Возбудимость. Современные представления о процессе возбуждения. Неспецифические и специфические признаки возбуждения.
2. Раздражение и раздражители, их классификация. Способы раздражения.
3. Основные формы деятельного состояния возбудимых тканей. Возбуждение и торможение, их характеристика.
4. Формы возбуждения (местное и импульсное). Характеристика местного и импульсного возбуждения.
5. Физиологические свойства возбудимых тканей: возбудимость, проводимость, рефрактерность, лабильность, сократимость (для мышечной ткани). Понятия и показатели, их характеризующие.
6. Особенности рефрактерного периода скелетной, гладкой и сердечной мышцы.
7. Современные представления о строении и функции мембраны клетки.
8. Мембранный потенциал покоя. Причины ионной асимметрии в цитоплазме и окружающей клетку среде. Роль сил диффузии и электростатического взаимодействия в формировании мембранного потенциала. Роль

ионов калия, хлора и других ионов в формировании мембранного потенциала. Значение активных сил в формировании мембранного потенциала. Величина и трансмембранный метод измерения мембранного потенциала покоя.

9. Понятие о деполяризации, критическом уровне деполяризации и гиперполяризации клеточной мембраны.
10. Потенциал действия. Механизмы натриевой инактивации и реполяризации клеточной мембраны.
11. Активный и пассивный транспорт ионов через клеточную мембрану. Понятие о натрий-калиевом насосе. Современные представления о механизме его действия.
12. Величина потенциала действия. Компоненты потенциала действия и их характеристика. Трансмембранный метод измерения потенциала действия.
13. Фазовые изменения возбудимости и их соотношения с компонентами потенциала действия.
14. Классификация мышц и функции различных групп мышц.
15. Функциональная характеристика и физиологические особенности гладких и скелетных мышц.
16. Одиночное мышечное сокращение, его фазы, их характеристика. Виды мышечной деятельности. Тетанус. Виды тетануса. Условия тетанического сокращения мышц. Механизм возникновения различных видов тетануса.
17. Типы мышечных сокращений. Тонические сокращения мышц. Механизм возникновения тонуса мышц. Значение тонуса мышц.
18. Проводящая система мышечного волокна (поверхностная плазматическая мембрана, поперечные трубочки Т-системы, саркоплазматический ретикулум). Ее характеристика. Особенности проведения возбуждения по мышечному волокну.
19. Ультрамикроскопическая структура миофибрилл в покое и при сокращении. Современная теория мышечного сокращения. Роль потенциала действия в возникновении мышечного сокращения.
20. Определение синапса. Значение синапса в передаче информации. Особенности строения синапсов. Виды синапсов (химические, электрические, центральные, периферические, деполяризующие, гиперполяризующие (возбуждающие и тормозные синапсы), их характеристика).
21. Механизм передачи сигналов через синапс (на примере мионеврального синапса). Механизм освобождения медиатора из пресинаптической мембраны. Взаимодействие ацетилхолина с рецепторами постсинаптической мембраны. Возбуждающий постсинаптический потенциал. Зна-

чение холинэстеразы. Понятие о механизмах функционирования тормозных синапсов и синапсов ЦНС.

22. Понятие о медиаторах (трансмиттерах). Ацетилхолин, его синтез. Значение холинацетилтрансферазы, холинэстеразы. Холинорецепторы, их виды, локализация и значение. Медиатор парасимпатической нервной системы. Холинергические нейроны нервной системы. М и Н-холинорецепторы, их локализация.
23. Медиаторы симпатической нервной системы. Адренэргические нейроны. α - и β -адренорецепторы, их виды и локализация.
24. Другие медиаторы нервной системы.

Глава 3. Общая физиология центральной нервной системы

1. Способы регуляции функций в организме. Особенности нервного и гуморального механизмов регуляции физиологических функций. Единство и взаимодействие гуморальных и нервных факторов в процессе саморегуляции физиологических функций.
2. Значение ЦНС для организма животного и человека.
3. Методы изучения функций ЦНС (перерезка, разрушение, раздражение). Электрофизиологические (макро- и микроэлектродные) методы исследования. Электроэнцефалография. Стереотаксический метод.
4. Анатомо-гистологическая и физиологическая единицы нервной системы. Функциональная единица нервной деятельности. Примеры.
5. Рефлекторная дуга и ее составные компоненты. Значение каждого из них. Простые (моносинаптические) и сложные (полисинаптические) рефлекторные дуги.
6. Понятие о рефлекторной дуге как о замкнутом контуре регуляции функций организма. Значение обратной связи.
7. Системная организация функций организма. И.П. Павлов – основоположник системного подхода к изучению функций организма. Учение П.К. Анохина о функциональных системах и саморегуляции функций организма. Звенья функциональной системы.
8. Простые и сложные отношения организма с внешней средой. Безусловные рефлексы, их значение. Классификация безусловных рефлексов (по биологическому значению, категории раздражаемых рецепторов, эффекторному признаку, локализации рефлекторного центра). Примеры.
9. Особенности экстероцептивных безусловных рефлексов, их значение. Примеры.
10. Интероцептивные безусловные рефлексы, их классификация, особенности и характеристика. Примеры. Проприоцептивные безусловные рефлексы, их особенности и значение. Примеры.

11. Понятие о нервных центрах. Анатомическое и физиологическое понимание нервного центра (А.А. Ухтомский).
12. Физиологические свойства нервных центров: одностороннее проведение возбуждения; задержка проведения возбуждения; посттетаническая потенция; трансформация ритма раздражения; тонус нервных центров. Их характеристика. Утомление нервных центров.
13. Общие принципы координационной деятельности ЦНС (конвергенция, иррадиация возбуждения, реципрокная иннервация, индукционные взаимоотношения между возбуждением и торможением, принцип общего конечного пути).
14. Доминанта как один из механизмов координационной деятельности нервной системы (А.А. Ухтомский). Свойства доминанты. Доминанты экзогенного и эндогенного происхождения.
15. Периферическое и центральное торможение (Ф. Гольц, И.М. Сеченов).
16. Виды торможения в ЦНС: первичное – пре- и постсинаптическое, возвратное; вторичное – пессимальное, парабитическое, торможение вслед за возбуждением, отрицательная индукция, запредельное торможение. Их характеристика.

Глава 4. Частная физиология центральной нервной системы

1. Особенности строения спинного мозга. Клеточный состав спинного мозга. Закон Белла – Мажанди. Проводниковая и рефлекторная функции спинного мозга. Рефлекторные центры спинного мозга.
2. Законы рефлекторной деятельности спинного мозга.
3. Спинально животное. Спинальный шок, причины его возникновения.
4. Функции продолговатого мозга и моста мозга. Рефлексы продолговатого мозга. Особенности проводящих путей продолговатого мозга. Бульбарное животное. Жизненно важные центры продолговатого мозга.
5. Структуры среднего мозга. Функции бугров четверохолмия, ядер III и IV пар черепных нервов, красных ядер и черной субстанции. Децеребрационная ригидность. Мезэнцефальное животное.
6. Строение ретикулярной формации. Понятие о каудальном и ростральном отделах ретикулярной формации ствола мозга. Особенности нейронов ретикулярной формации.
7. Физиологическая роль ретикулярной формации ствола мозга. Характеристика восходящих и нисходящих активирующих и тормозных влияний ретикулярной формации ствола мозга (Л. Мегун, Д. Морущи). Специфический и неспецифический пути передачи информации в кору большого мозга.

8. Роль ретикулярной формации в процессах сна и бодрствования. Значение данных по физиологии ретикулярной формации для теории и практики медицины.
9. Особенности строения и кровоснабжения гипоталамуса. Понятие о нейросекреции и нейропептидах.
10. Взаимосвязи между гипоталамусом и нейрогипофизом. Влияние гипоталамуса на гормонообразовательную функцию передней доли гипофиза.
11. Участие гипоталамической области в терморегуляции.
12. Регуляция гипоталамусом различных видов обмена веществ (углеводного, жирового, водного).
13. Гипоталамус – высший подкорковый центр вегетативной нервной системы. Значение гипоталамуса в регуляции вегетативных функций организма (кровообращения, дыхания, пищеварения и др.).
14. Физиологическая роль таламуса (зрительных бугров).
15. Функции неспецифических и специфических ядер таламуса.
16. Структурно-функциональная организация коры большого мозга.
17. Функциональное значение различных областей коры большого мозга. Цитоархитектоника коры большого мозга (К. Бродман). Представления И.П. Павлова о локализации функций в коре большого мозга. Понятие о первичных, вторичных и третичных (ассоциативных) зонах коры большого мозга. Значение парной работы полушарий.
18. Функциональная асимметрия коры большого мозга у человека, ее причины. Доминантность полушарий и ее роль в реализации высших психических функций (речь, мышление).

Глава 5. Физиология вегетативной нервной системы

1. Анатомические и физиологические особенности вегетативной нервной системы.
2. Особенности влияния симпатической и парасимпатической нервной системы на функции органов и физиологических систем.
3. Адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы (Л.А. Орбели, А.Г. Гинецинский).
4. Значение симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.
5. Метасимпатическая нервная система и ее физиологическая роль.

Глава 6. Физиология высшей нервной деятельности

1. Понятие об инстинктах. Их характеристика. Декортицированные животные. Значение инстинктов.

2. Понятие о высшей нервной деятельности. Методы изучения высшей нервной деятельности.
3. Классификация рефлекторной активности организма. Положительные и отрицательные рефлекторные реакции.
4. Отличия условных рефлексов от безусловных.
5. Условия, необходимые для образования условных рефлексов.
6. Механизм формирования временной нервной связи (И.П. Павлов, Э.А. Асротян, П.К. Анохин).
7. Локализация временной нервной связи. Роль подкорковых образований (ретикулярная формация) в формировании условных рефлексов.
8. Классификация условных рефлексов: натуральные и искусственные; по рецепторному признаку; по эффекторному признаку; по функциональному (биологическому) значению; наличные и следовые условные рефлексы; условные рефлексы высшего порядка.
9. Ориентировочные рефлексы. Их особенности, значение.
10. Значение условных рефлексов для организма.
11. Виды торможения условных рефлексов (внешнее и внутреннее).
12. Механизмы внешнего торможения условных рефлексов.
13. Современные представления о механизмах внутреннего торможения (угасательное, дифференцировочное, условный тормоз, запаздывающее).
14. Понятие о динамическом стереотипе. Значение для обучения и приобретения трудовых навыков.
15. Основные свойства нервных процессов и их характеристика.
16. Классификация и характеристика основных типов высшей нервной деятельности (И.П. Павлов). Методы определения типов высшей нервной деятельности.
17. Высшая нервная деятельность животных и предпосылки для формирования механизмов высшей нервной деятельности человека.
18. Качественные особенности высшей нервной деятельности человека и отличия ее от высшей нервной деятельности животных.
19. Характеристика типов высшей нервной деятельности человека.
20. Понятие о сигнальных системах (И.П. Павлов). Характеристика первой сигнальной системы, ее морфологический субстрат.
21. Условия, необходимые для формирования второй сигнальной системы у человека (И.П. Павлов). Особенности второй сигнальной системы, ее субстрат. Функции второй сигнальной системы.
22. Взаимоотношения и укрепление связей между сигнальными системами. Этапы формирования связей между сигнальными системами у детей.

Глава 7. Физиология сенсорных систем

1. Сенсорные системы (анализаторы), их определение и значение. Классификация сенсорных систем (анализаторов). Отличие понятий «сенсорные системы» и «органы чувств».
2. Структура сенсорных систем (анализаторов). Значение отдельных звеньев.
3. Особенности строения мозгового (коркового) отдела сенсорных систем (анализаторов). Функциональные отличия нейронов, входящих в состав центрального ядра и рассеянных по коре элементов коркового отдела сенсорных систем (анализаторов). Взаимодействие различных сенсорных систем (анализаторов).
4. Современные представления о строении и функции сенсорных систем (анализаторов). Роль ретикулярной формации, лимбической системы, обратной афферентации для деятельности сенсорных систем (анализаторов).
5. Аналитическая и синтетическая деятельность сенсорных систем (анализаторов).
6. Значение связи мозга с периферией для деятельности сенсорных систем (анализаторов). Компенсация утраченных функций при нарушении деятельности отдельных сенсорных систем (анализаторов).
7. Строение и значение зрительной сенсорной системы (зрительного анализатора).
8. Строение и значение вспомогательных образований периферического отдела зрительной сенсорной системы (зрительного анализатора): диоптрические среды глаза, радужная оболочка и ее иннервация. Адаптация рецепторов зрительной сенсорной системы (зрительного анализатора), ее механизмы.
9. Строение сетчатой оболочки. Роль палочек и колбочек. Фотохимические процессы в фоторецепторах сетчатки при действии света.
10. Трехкомпонентная теория цветоощущения. Классификация основных видов цветового зрения.
11. Методы определения цветового зрения и его расстройств.
12. Поле зрения и метод его определения.
13. Острота центрального зрения и метод его определения.
14. Слепое пятно. Доказательство его наличия на сетчатой оболочке глаза.
15. Строение и значение слуховой сенсорной системы (слухового анализатора).
16. Роль наружного, среднего и внутреннего уха. Воздушная и костная проводимость звуковых колебаний. Механизмы возникновения рецепторного потенциала в волосковых клетках спирального органа улитки внутреннего уха.

17. Методы определения остроты слуха.
18. Строение и значение проприоцептивной сенсорной системы (двигательного анализатора). Особенности периферического, проводникового и коркового отделов. Методы исследования функционального состояния проприоцептивной сенсорной системы (двигательного анализатора).
19. Строение и значение гравитационной сенсорной системы (вестибулярного анализатора). Особенности деятельности гравитационной сенсорной системы (вестибулярного анализатора) при ускорении и в невесомости.
20. Некоторые методы исследования функционального состояния гравитационной системы (вестибулярного анализатора).
21. Строение и значение тактильного и температурного анализаторов в познании окружающего мира. Роль температурного анализатора в поддержании температурного гомеостаза.
22. Интероцептивный анализатор, его роль в поддержании постоянства состава и свойств внутренней среды организма. Рецепторный отдел интероцептивного анализатора. Классификация интерорецепторов. Особенности проводникового и коркового отделов интероцептивного анализатора. Методы исследования интероцептивного анализатора.

Глава 8. Железы внутренней секреции

1. Понятие о железах внутренней секреции, их отличие от желез внешней секреции.
2. Основные свойства гормонов.
3. Функциональная классификация гормонов.
4. Механизм действия гормонов. Пути передачи гормонального эффекта (мембранный и внутриклеточный).
5. Физиологическая роль гормонов.
6. Превращения гормонов в организме.
7. Взаимодействие гормонов в процессе регуляции функций отдельных органов и организма в целом.
8. Методы изучения функций желез внутренней секреции.
9. Особенности строения, иннервации, кровоснабжения гипофиза.
10. Гормоны передней доли гипофиза, их физиологическое значение.
11. Гормоны средней доли гипофиза, их физиологическое значение.
12. Гормоны задней доли гипофиза, место их образования и физиологическая роль в организме.
13. Регуляция образования гормонов аденогипофиза и нейрогипофиза.
14. Функциональные связи гормонов гипофиза и гипоталамуса и участие их в регуляции деятельности других желез внутренней секреции.

15. Особенности строения, иннервации, кровоснабжения щитовидной железы.
16. Гормоны щитовидной железы, их характеристика.
17. Этапы образования йодосодержащих гормонов щитовидной железы.
18. Физиологическое значение тиреоидных гормонов.
19. Регуляция образования йодированных гормонов щитовидной железы.
20. Физиология околощитовидных желез, их гормон и его физиологическое значение.
21. Особенности строения, иннервации и кровоснабжения надпочечников.
22. Краткая характеристика гормонов коры надпочечников.
23. Физиологическая роль глюкокортикоидов.
24. Физиологическая роль минералокортикоидов.
25. Значение половых гормонов надпочечников.
26. Регуляция синтеза глюкокортикоидов и минералокортикоидов.
27. Понятие о симпатoadреналовой системе организма.
28. Физиологическая роль катехоламинов.
29. Регуляция продукции катехоламинов.
30. Особенности строения, иннервации и кровоснабжения поджелудочной железы.
31. Гормоны поджелудочной железы, их физиологическая роль.
32. Регуляция образования гормонов поджелудочной железы: инсулина и глюкагона.
33. Мужские половые гормоны, их физиологическое действие.
34. Женские половые гормоны, их физиологическое значение.
35. Регуляция образования мужских и женских половых гормонов.
36. Гормон желтого тела, его физиологическая роль.

Глава 9. Система крови

1. Современное представление о внутренней среде организма. Понятие о гомеостазе (гомеокинезе). Значение постоянства состава внутренней среды для жизнедеятельности организма.
2. Гомеостатические механизмы, обеспечивающие поддержание постоянства состава и свойств внутренней среды организма – гомеостаза.
3. Роль кровообращения, дыхания, пищеварения, обмена веществ и выделения в гомеостатических реакциях.
4. Понятие о системе крови. Кровь, ее состав, количество в организме, распределение в сосудистой системе (Г.Ф. Ланг). Функции крови. Свойства крови (суспензионные, коллоидные, электролитные). Понятие о гематокрите. Методы его определения, значение.

5. Плазма крови: определение, состав, способы получения. Белки плазмы, их виды и роль. Белковый коэффициент.
6. Электролитный состав плазмы. Понятие об осмолярности плазмы. Осмотическое и онкотическое давление. Значение минерального состава плазмы. Понятие об изо-, гипо- и гиперосмотических (гипертонических) растворах.
7. Форменные элементы крови, их количество и морфологические особенности. Техника взятия крови. Меры безопасности и профилактики распространения инфекционных заболеваний при работе с кровью. Счетная камера. Определение количества эритроцитов и лейкоцитов в крови человека.
8. Гемограмма, ее определение и значение.
9. Морфологические и физиологические особенности эритроцитов, их функции. Количественные изменения эритроцитов в крови и факторы, влияющие на них. Понятие об анизоцитозе и пойкилоцитозе.
10. Ретикулоциты, их особенности.
11. Скорость оседания эритроцитов. Факторы, влияющие на СОЭ. Определение СОЭ по методу Панченкова. Значение исследования СОЭ для клиники.
12. Гемоглобин: состав, функции, количество в крови человека. Типы гемоглобина (HbP, HbF, HbA), их особенности.
13. Определение содержания гемоглобина в крови способом Сали и унифицированным гемоглобинцианидным методом.
14. Соединения гемоглобина. Спектральный анализ крови.
15. Миогемоглобин и его значение.
16. Цветовой показатель крови, его значение. Вычисление цветового показателя.
17. Иммунологические основы групповой принадлежности крови человека: понятие об антигенах и антителах, их виды и особенности. Групповая принадлежность форменных элементов крови.
18. Характеристика антигенной эритроцитарной системы АВО. Иммунологический конфликт в системе АВО.
19. Характеристика антигенной эритроцитарной системы резус (Rh-Hr). Иммунологический конфликт в системе резус.
20. Определения групповой принадлежности крови человека по системам АВО и (Rh-Hr).
21. Переливание крови: правила переливания, механизм действия перелитой крови, кровезаменители.
22. Лейкоциты: образование, морфологические особенности, виды, количественные изменения (лейкоцитоз, лейкопения), функции.

23. Физиологические свойства лейкоцитов. Фагоцитоз, его стадии. Значение фагоцитоза. Завершенный и незавершенный фагоцитоз (И.И. Мечников).
24. Морфологические и функциональные особенности различных видов лейкоцитов.
25. Лейкоцитарная формула, ее клиническое значение. Приготовление мазка крови и подсчет лейкоцитарной формулы. Индекс регенерации. Сдвиг нейтрофильной формулы вправо и влево.
26. Понятие об органах кроветворения и кроверазрушения у плода, ребенка и взрослого человека. Характеристика периодов кроветворения. Миелоидная и лимфоидная системы кроветворения. Умеренно-унитарная теория кроветворения. Эритропоэз. Лейкопоэз. Тромбоцитопоэз.
27. Система регуляции гемопоэза: системные и локальные регуляторные механизмы. Системные регуляторные механизмы гемопоэза: нервные и гуморальные (экзогенные – витамины, микроэлементы; эндогенные – гормоны, гемопоэтины). Локальные регуляторные механизмы гемопоэза: клеточные, экстрацеллюлярные и гуморальные.
28. Понятие о системе гемостаза: определение, компоненты, функции.
29. Факторы, обеспечивающие жидкое состояние крови в сосудистой системе.
30. Классификация механизмов гемостаза.
31. Тромбоциты: образование, морфологические особенности, количество, физиологические свойства. Функции тромбоцитов.
32. Микроциркуляторный механизм гемостаза, его характеристика и значение.
33. Система свертывания крови: ее определение (А.А. Шмидт), компоненты, значение. Факторы свертывания крови (плазменные, тканевые и форменных элементов крови), их характеристика.
34. Коагуляционный механизм гемостаза. Сущность свертывания крови, характеристика фаз свертывания крови. Процесс ретракции кровяного тромба, его значение. Факторы, влияющие на ретракцию.
35. Регуляция процесса свертывания крови.
36. Ингибиторы процесса свертывания крови, их характеристика и значение. Понятие о первичных и вторичных антикоагулянтах.
37. Система фибринолиза, ее компоненты и значение. Определение фибринолиза, его виды. Ферментативный фибринолиз, его компоненты, фазы, значение. Неферментативный фибринолиз, его характеристика и значение.

38. Плазма, сыворотка крови, их характеристика, методы получения. Дефибринированная кровь, метод ее получения.

Глава 10. Физиология системы кровообращения и лимфообращения

1. Значение кровообращения для организма. Кровообращение как компонент различных функциональных систем, определяющих гомеостаз.
2. Строение сердечно-сосудистой системы. Большой и малый круги кровообращения. Их характеристика и значение.
3. Факторы, обуславливающие непрерывную циркуляцию крови по сосудам (главный и вспомогательные).
4. Общая характеристика сердечного цикла. Фазы деятельности сердца, их значение. Компоненты систолы и диастолы желудочков. Общая пауза в деятельности сердца.
5. Клапанный аппарат сердца. Виды клапанов, механизм их работы во время цикла сердечной деятельности.
6. Внутрисердечная гемодинамика. Изменение давления и объема крови в полостях сердца в различные фазы сердечного цикла.
7. Систолический и минутный объем крови. Факторы, влияющие на их величину, методы определения.
8. Физиологические свойства сердечной мышцы: возбудимость, проводимость, рефрактерность, лабильность, сократимость. Особенности этих свойств по сравнению с нервными волокнами и скелетными мышцами.
9. Автоматия – специфическое свойство сердечной мышцы. Причины автоматии.
10. Современные представления о природе автоматии синоатриального узла (пейсмекера). Электрофизиологические особенности клеток водителя ритма.
11. Закон градиента автоматии. Роль атриовентрикулярного узла, пучка Гиса, волокон Пуркинье в физиологических условиях и при выключении активности синоатриального узла. Доказательства этого явления в опыте Г.Ф. Станниуса.
12. Особенности рефрактерного периода сердечной мышцы, его фазы, значение. Соотношение сокращения и возбудимости миокарда в разные фазы сердечного цикла.
13. Реакция сердечной мышцы на внеочередные сверхпороговые раздражения. Понятие об экстрасистолах. Виды экстрасистол (синусовая, предсердная, предсердножелудочковая, желудочковая экстрасистолы). Особенности синусовой и желудочковой экстрасистол. Механизмы возникновения компенсаторной паузы.

14. Регуляция деятельности сердца. Понятие об экстракардиальной и интракардиальной регуляции деятельности сердца, их особенности и значение.
15. Эфферентные (центробежные) нервы сердца, характер их влияния на деятельность сердца.
16. Современные представления о механизмах хронотропного, инотропного, батмотропного, дромотропного и тонотропного влияний эфферентных вегетативных нервов на деятельность сердца.
17. Тонические влияния центров блуждающих и симпатических нервов на деятельность сердца. Опыт И.М. Сеченова.
18. Понятие о собственных и сопряженных рефlekсах Рефлекторные влияния на деятельность сердца с рецепторов рефлексогенных зон сердечно-сосудистой системы, слизистых оболочек, кожи, внутренних органов.
19. Влияние гипоталамуса и коры больших полушарий головного мозга на деятельность сердца.
20. Аfferентная иннервация сердца. Законы сердечной деятельности. Современные дополнения к этим законам.
21. Гуморальная регуляция деятельности сердца. Факторы системного (электролиты и гормоны) и местного (медиаторы, кинины, простагландины, метаболиты и др.) действия. Воздействие температурного фактора на работу сердца.
22. Частота сердечных сокращений, факторы на нее влияющие. Методы подсчета частоты сердечных сокращений.
23. Внешние проявления деятельности сердца, их характеристика и методы изучения.
24. Биоэлектрические явления в работающем сердце. Векторная теория происхождения биопотенциалов (В. Эйнтховен, Ф. Вильсон). Отведения, используемые для регистрации биотоков сердца (биполярные, униполярные), их особенности.
25. Электрокардиограмма здорового человека. Происхождение зубцов и интервалов электрокардиограммы.
26. Понятие об электрической оси сердца. Способы определения ее положения. Нормограмма, левограмма, правограмма. Клиническое значение определения электрической оси сердца.
27. Систолический показатель, способ его определения. Клиническое значение определения систолического показателя.
28. Анализ электрокардиограммы: определение сердечного ритма (оценка регулярности сердечных сокращений, подсчет частоты сердечных сокращений), анализ зубцов и интервалов электрокардиограммы, расчет

- систолического показателя и определение направления электрической оси сердца.
29. Верхушечный толчок. Его происхождение, локализация, свойства, методы изучения, клиническое значение.
 30. Тоны сердца, их виды. Механизм возникновения тонов сердца. Методы изучения. Места наилучшего выслушивания тонов сердца.
 31. Принцип метода фонокардиографии. Происхождение зубцов фонокардиограммы, принципы ее анализа.
 32. Функциональная классификация отделов сосудистого русла. Типы кровеносных сосудов: магистральные, резистивные, емкостные, обменные, шунтирующие. Их характеристика и значение.
 33. Закономерности движения крови по сосудам. Основные законы гидродинамики и их использование для объяснения движения крови по сосудам. Значение эластичности сосудистой стенки.
 34. Периферическое сопротивление сосудов. Факторы, его определяющие. Изменение периферического сопротивления в различных участках сосудистого русла.
 35. Основные показатели системной гемодинамики. Объемная и линейная скорости кровотока, их величины в различных участках сосудистого русла и определяющие факторы.
 36. Свойства сосудистой стенки: сосудистая чувствительность и подвижность. Тонус сосудов. Механизмы его формирования (миогенный и нейрогенный тонус), значение тонуса сосудов.
 37. Механизмы регуляции тонуса кровеносных сосудов. Местная регуляция сосудистого тонуса (миогенная и метаболическая), значение в регуляции регионарного кровотока в различных органах и тканях.
 38. Роль гуморальных факторов в регуляции сосудистого тонуса. Вещества системного и местного действия. Механизмы влияния гуморальных факторов на тонус кровеносных сосудов.
 39. Нервная регуляция сосудистого тонуса. Иннервация сосудов. Сосудосуживающие (вазоконстрикторы) и сосудорасширяющие (вазодилататоры) нервы (К. Бернар, А.П. Вальтер), их происхождение и механизмы влияния на просвет сосудов.
 40. Современные представления о строении, локализации и значении сосудодвигательного центра.
 41. Понятие о рефлексогенных зонах сердечно-сосудистой системы организма, их локализация и значение. Роль в регуляции деятельности сердца и тонуса сосудов.
 42. Рефлекторные влияния с каротидных синусов на деятельность сердца и тонус сосудов. Схема рефлекторной дуги.

43. Рефлекторные влияния с области дуги аорты на деятельность сердца и тонус сосудов. Схема рефлекторной дуги.
44. Рефлекс Бейнбриджа. Схема рефлекторной дуги.
45. Кровяное давление как одна из физиологических констант организма. Анализ периферических и центральных компонентов функциональной системы саморегуляции кровяного давления.
46. Виды кровяного давления (артериальное, венозное, капиллярное). Величина кровяного давления в различных участках сосудистого русла.
47. Факторы, обуславливающие формирование величины артериального и венозного давления.
48. Методы изучения артериального кровяного давления – прямой и непрямой (К. Людвиг, С. Рива-Роччи, Н.С. Коротков).
49. Показатели артериального давления (систолическое, диастолическое, пульсовое и среднее), их происхождение и клиническое значение.
50. Методы определения артериального кровяного давления у человека (пальпаторный по С. Рива-Роччи, аускультативный по Н.С. Короткову). Происхождение и динамика сосудистых тонов Н.С. Короткова.
51. Артериальный и венный пульс, определение и происхождение. Скорость распространения пульсовой волны и линейная скорость тока крови, их взаимоотношения с эластичностью артериальной стенки.
52. Методы изучения артериального и венозного пульса (пальпация, сфигмография, флебография).
53. Сфигмограмма нормального (катакrotического) пульса. Анакрота, катакрота, причины диакротического подъема.
54. Морфологическая и функциональная характеристика основных компонентов микроциркуляторного русла.
55. Капиллярный кровоток и его особенности. Строение капилляров. Типы капилляров. Понятие об открытых и закрытых капиллярах.
56. Гистогематические барьеры, их морфологический субстрат, функции, значение. Виды гистогематических барьеров. Особенности гематоэнцефалического барьера.
57. Транскапиллярный обмен, механизмы и факторы, на него влияющие.
58. Понятие о тканевой жидкости. Механизм образования тканевой жидкости в состоянии относительного физиологического покоя и физической нагрузке.
59. Состав лимфы и механизм ее образования. Физиологическая роль лимфы. Особенности лимфообразования и лимфооттока. Лимфатические сосуды и узлы.
60. Понятие о депо крови.

Глава 11. Физиология дыхания

1. Сущность процесса дыхания и его значение для организма.
2. Звенья дыхательного процесса, их взаимосвязь и значение каждого звена.
3. Аппарат внешнего дыхания и его значение.
4. Дыхательные пути, их строение и значение. Регуляция просвета дыхательных путей.
5. Особенности строения и функции легких.
6. Недыхательные функции легких.
7. Дыхательная мускулатура, ее виды и значение.
8. Характеристика дыхательного цикла.
9. Типы дыхания.
10. Механизм вдоха и выдоха. Механизм первого вдоха новорожденного ребенка.
11. Внутрелегочное давление, его динамика в течение дыхательного цикла и его значение.
12. Давление в плевральной щели, его происхождение и роль в механизме внешнего дыхания, лимфо-и кровообращении. Изменение давления в плевральной щели в различные фазы дыхания.
13. Эластическая тяга легких, ее происхождение и значение. Сурфактант, его природа и физиологическая роль.
14. Легочные дыхательные объемы. Факторы, влияющие на их величину.
15. Методы определения дыхательных объемов (спирометрия, спирография). Анализ спирограммы.
16. Легочная вентиляция и факторы, влияющие на нее.
17. Понятие о паттерне дыхания.
18. Внешние проявления дыхательного процесса. Клинические методы, используемые для изучения функционального состояния аппарата внешнего дыхания.
19. Дыхательный центр (Н.А. Миславский). Современные представления о его структуре и локализации.
20. Рефлекторная саморегуляция дыхания:
 - А. Постоянные (рефлекс Геринга – Бреера, рефлекс с проприорецепторов дыхательных мышц, хеморецепторов каротидных синусов и дуги аорты – рефлекс Гейманса).
 - В. Непостоянные (с экстерорецепторов кожи и слизистых оболочек, интерорецепторов внутренних органов, проприорецепторов скелетных мышц).
 - С. Ирритантные рецепторы и их влияние на дыхательный центр.
21. Гуморальная регуляция дыхания. Роль углекислоты в регуляции актив-

ности дыхательного центра. Пути воздействия состава крови на нейроны дыхательного центра.

22. Метод регистрации дыхательных движений (пневмография). Факторы, влияющие на частоту и глубину дыхания.

23. Проба на максимальную способность задержки дыхания и факторы, влияющие на нее.

24. Газообмен в легких. Парциальное давление газов (кислорода и двуокиси углерода) в альвеолярном воздухе и напряжение газов в крови. Разность парциального давления и напряжения как главный фактор газообмена.

25. Транспорт кислорода кровью. Роль гемоглобина. Образование оксигемоглобина. Кривая диссоциации оксигемоглобина, ее характеристика.

26. Формы транспорта двуокиси углерода. Роль плазмы и эритроцитов в транспорте углекислоты. Значение карбоангидразы.

27. Газообмен в тканях. Напряжение кислорода и углекислоты в тканевой жидкости и клетках.

Глава 12. Физиология системы пищеварения

1. Сущность процесса пищеварения и его значение для организма.
2. Типы пищеварения в зависимости от локализации процесса гидролиза.
3. Понятие о системе пищеварения и ее функции.
4. Ротовое пищеварение и его компоненты.
5. Акт сосания, его характеристика. Регуляция процесса сосания.
6. Акт жевания, его характеристика. Регуляция процесса жевания.
7. Крупные и мелкие слюнные железы и их физиологическая роль. Понятие о смешанной слюне и ротовой жидкости.
8. Особенности локализации, иннервации и кровоснабжения крупных слюнных желез.
9. Суточное количество, состав и пищеварительное действие слюны.
10. Функции слюны.
11. Приспособительный характер слюноотделения к пищевым и отвергаемым веществам.
12. Механизм слюноотделения.
13. Методы изучения слюноотделения у животных и человека.
14. Акт глотания, его фазы и характеристика. Регуляция процесса глотания.
15. Роль желудка в процессе пищеварения. Механизм открытия и закрытия кардиального сфинктера.
16. Пищеварение в желудке. Функции желудка. Железы желудка.
17. Суточное количество, состав и пищеварительное действие желудочного сока.
18. Фазы секреции желудочного сока.

19. Методы получения желудочного сока у человека.
20. Механизм открытия и закрытия пилорического сфинктера.
21. Моторная функция желудка. Виды моторики и их значение.
22. Регуляция моторной деятельности желудка.
23. Особенности пищеварения в 12-перстной кишке.
24. Суточное количество, состав и пищеварительное действие сока поджелудочной железы.
25. Фазы секреции панкреатического сока.
26. Суточное количество, состав и пищеварительное действие желчи.
27. Желчеобразовательная функция печени и факторы, на нее влияющие.
Желчь печеночная и пузырная.
28. Желчевыделительная функция печени. Регуляция желчевыделения.
29. Суточное количество, состав и пищеварительное действие сока двенадцатиперстной кишки, регуляция его секреции.
30. Особенности пищеварения в тонком кишечнике. Полостное и пристеночное (мембранное) пищеварение.
31. Суточное количество, состав и пищеварительное действие сока тонкого кишечника.
32. Регуляция секреторной активности тонкого кишечника.
33. Моторная функция тонкого кишечника и его регуляция.
34. Особенности секреторной и моторной функции толстого кишечника.
35. Роль кишечной микрофлоры.
36. Всасывание в различных отделах желудочно-кишечного тракта.
37. Ворсинки тонкого кишечника, их строение и роль в процессе всасывания.
38. Механизмы транспорта веществ в желудочно-кишечном тракте.
39. Регуляция процесса всасывания.
40. Принципы регуляции деятельности системы пищеварения. Роль рефлекторных, гуморальных и местных механизмов регуляции.
41. Гормоны желудочно-кишечного тракта и их физиологическая роль.
42. Сфинктеры желудочно-кишечного тракта, механизм их открытия и закрытия.
43. Современное представление о строении и функционировании пищевого центра.
44. Физиологические механизмы возникновения голода, аппетита, сытости и жажды.
45. Печень как полифункциональный орган. Участие печени в обмене и депонировании веществ. Барьерная функция печени. Печень как депо крови.

46. Функциональная система, поддерживающая уровень питательных веществ в крови.

Глава 13. Обмен веществ и энергии. Питание

1. Общая характеристика обмена веществ и энергии. Звенья обмена веществ и энергии, факторы, влияющие на них.
2. Обмен белков. Функции белков, потребности организма в белках.
3. Понятие об азотистом равновесии. Положительный и отрицательный баланс азота. Понятие об остаточном азоте.
4. Обмен липидов. Функции липидов, формы транспорта липидов.
5. Потребности организма в липидах.
6. Обмен углеводов. Функции углеводов, потребности организма в углеводах.
7. Понятие о гликогенезе, гликогенолизе, глюконеогенезе, гликолизе.
8. Роль печени в обмене веществ.
9. Водно-солевой обмен. Функции воды, количество ее в организме, виды воды в организме и потребности в ней.
10. Значение минеральных веществ и микроэлементов для организма.
11. Витамины, их виды и роль в обмене веществ.
12. Энергетический баланс организма. Энергетические затраты организма при разных видах труда.
13. Основной обмен, его величина и факторы, его определяющие.
14. Методы изучения основного обмена. Прямая и непрямая калориметрия.
15. Общие принципы регуляции обмена веществ и энергии в организме.

Глава 14. Физиология выделительной системы

1. Выделительные органы и их значение. Роль почек, кожи, легких, желудочно-кишечного тракта, печени в выведении конечных продуктов обмена веществ.
2. Функции почек: выделительная и невыделительные.
3. Строение почек и особенности их кровоснабжения.
4. Нефрон как структурно-функциональная единица почки. Типы нефронов.
5. Современная теория образования мочи.
6. Клубочковая фильтрация и факторы, ее обуславливающие.
7. Структура фильтрующей мембраны.
8. Роль гидростатического, онкотического давления крови, гидростатического давления фильтрата в образовании первичной мочи.
9. Значение величины клубочкового кровотока, проницаемости и площади

- фильтрующей мембраны в образовании первичной мочи.
10. Состав и количество первичной мочи.
 11. Канальцевая реабсорбция, понятие об активных и пассивных механизмах процесса реабсорбции.
 12. Характеристика процесса реабсорбции различных веществ в различных сегментах нефрона.
 13. Процессы секреции в канальцах нефрона.
 14. Поворотн-противоточная система почек, механизм ее работы.
 15. Пороговые и непороговые вещества. Понятие о клиренсе почек.
 16. Образование конечной мочи, ее состав и количество.
 17. Нейро-гуморальная регуляция мочеобразования. Почечные и внепочечные факторы, влияющие на мочеобразование.
 18. Гуморальная регуляция деятельности почек. Роль вазопрессина (антидиуретического гормона), альдостерона, адреналина, тироксина и других гуморальных факторов в образовании мочи.
 19. Нервная регуляция мочеобразования. Роль вегетативной нервной системы и коры больших полушарий головного мозга.
 20. Юкстагломерулярный аппарат почек, его клеточный состав и значение.
 21. Мочевой пузырь, его функции в организме.
 22. Механизм опорожнения мочевого пузыря.
 23. Участие почек в деятельности функциональной системы, обеспечивающей постоянство осмотического давления крови.
 24. Функциональная система, обеспечивающая постоянство объема жидкостей организма.

Глава 15. Температура тела и ее регуляция

1. Постоянство температуры внутренней среды организма – необходимое условие нормального протекания метаболических процессов.
2. Температура тела человека и ее суточные колебания.
3. Понятие о зоне температурного комфорта.
4. Понятие о теплопродукции и теплоотдаче. Механизмы теплоотдачи.
5. Роль бурой жировой ткани в несократительном термогенезе.
6. Физиологические механизмы терморегуляции. Понятие о периферических и центральных механизмах терморегуляции. Гуморальные механизмы регуляции температуры тела.
7. Функциональная система, обеспечивающая поддержание постоянства температуры внутренней среды организма.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян, Н.А. Нормальная физиология [Текст]: учебник / Н.А. Агаджанян, В.М. Смирнов. – М.: МИА, 2009. – 520 с.
- Гайтон, А.К. Медицинская физиология [Текст]: учебник / А.К. Гайтон, Д.Э. Холл. – М.: Логосфера, 2008. – 1256 с.
- Киричук, В.Ф. Физиология крови [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2010. – 104 с.
- Киричук, В.Ф. Регуляция функций организма. Ч. I. Нервная регуляция [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук, И.В. Смышляева, Н.Е. Бабиченко. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2010. – 148 с.
- Киричук, В.Ф. Регуляция функций организма. Ч. II. Гуморальная регуляция [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук, А.Н. Иванов. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2014. – 111 с.
- Нормальная физиология [Текст]: учебник / Н.А. Агаджанян, Н.А. Барбараш, А.Ф. Белов [и др.]; под ред. В.М. Смирнова. – М.: Академия, 2012. – 480 с.
- Нормальная физиология [Текст]: учебник / К.В. Судаков, В.В. Андрианов, Ю.Е. Вагин [и др.]; под ред. К.В. Судакова. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2014. – 875 с.
- Нормальная физиология [Текст]: учебник / В.Б. Брин, Ю.М. Захаров, Ю.А. Мазинг [и др.]; под ред. Б.И. Ткаченко. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014. – 687 с.
- Тестовые задания для контроля за знаниями по нормальной физиологии [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук, Л.К. Токаева, Е.В. Понукалина [и др.]; под ред. В.Ф. Киричука. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2015. – 175 с.
- Физиология человека [Текст]: учебник / Н.А. Агаджанян., Л.З. Тель., В.И. Циркин [и др.]; под ред. Н.А. Агаджаняна, В.И. Циркина. – СПб.: Сотис, 1998. – 528 с.
- Физиология. Основы и функциональные системы. Курс лекций [Текст]: учеб. пособие / В.В. Андрианов, В.И. Бадиков, Т.П. Бунина [и др.]; под ред. К.В. Судакова. – М.: Медицина, 2000. – 780 с.
- Физиология человека [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук., И.В. Смышляева,

- Н.Е. Бабиченко [и др.]; под ред. В.Ф. Киричука. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2009. Ч. 1. – 172 с.
- Физиология человека [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук, Е.В. Понукалина, Л.К. Токаева [и др.]; под ред. В.Ф. Киричука. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2009. Ч. 2. – 259 с.
- Физиология человека [Текст]: учеб. пособие / В.Ф. Киричук, О.Н. Антипова, Н.Е. Бабиченко [и др.]; под ред. В.Ф. Киричука. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. мед. ун-та, 2009. – 343 с.
- Физиология и психофизиология [Текст]: учебник / Н.А. Агаджанян, А.Л. Зефирков, В.Г. Зилов [и др.]; под ред. М.А. Медведева, В.М. Смирнова. – М.: МИА, 2013. – 616 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Сокращения	3
Предисловие	6
Глава 1. Общая характеристика организма	8
1.1. Определение физиологии. Задачи физиологии	8
1.2. Основные этапы развития физиологии. Аналитический и системный подходы к изучению функций организма	9
1.3. Принципы нервизма в физиологии и медицине	10
1.4. Методы физиологического исследования	11
1.5. Характеристика живого организма	12
1.6. Функции, их определение и классификация. Физиологические акты, их определение	13
1.7. Понятие о гомеостазе (гомеокинезе), физиологической норме	14
1.8. Понятие о физиологической и функциональной системах организма	15
Глава 2. Физиология возбудимых тканей	17
2.1. Понятие о возбудимых тканях, их физиологические свойства. Законы раздражения	17
2.1.1. Понятие о состоянии покоя и активности	17
2.1.2. Основные формы активного состояния возбудимых тканей	19
2.1.3. Физиологические свойства возбудимых тканей	20
2.1.4. Законы раздражения	21
2.2. Мембранный потенциал покоя	23
2.2.1. Понятие о мембранном потенциале покоя, способы его регистрации	23
2.2.2. Природа потенциала покоя	24
2.3. Потенциал действия	31
2.3.1. Понятие о потенциале действия, природа его возникновения	31
2.3.2. Компоненты потенциала действия	32
2.3.3. Способы регистрации потенциала действия	35
2.3.4. Фазовые изменения возбудимости при генерации потенциала действия	35
2.4. Физиология нервных волокон. Проведение импульса по нервному волокну	37
2.4.1. Понятие о нерве, нервном волокне, физиологические свойства нервных волокон	37
2.4.2. Механизмы проведения возбуждения по нервным волокнам	38
2.4.3. Классификация нервных волокон	42
2.4.4. Законы проведения возбуждения по нервному волокну	43
2.4.5. Химические изменения в нерве в покое и при проведении возбуждения	44
2.4.6. Утомление нерва	45
2.5. Физиология синапсов	46
2.5.1. Классификация и строение синапсов	46
2.5.2. Механизм синаптической передачи	49
2.5.3. Физиологические свойства синапсов	51

2.6. Физиология скелетных мышц	55
2.6.1. Структура и иннервация скелетных мышц	55
2.6.2. Нейромоторные единицы и их виды	57
2.6.3. Физиологические свойства скелетных мышц	59
2.6.4. Типы сокращения скелетных мышц	60
2.6.5. Тонус скелетных мышц	63
2.6.6. Функции скелетных мышц	63
2.6.7. Роль потенциала действия в возникновении мышечного сокращения. Проводящая система мышечного волокна	64
2.6.8. Механизм сокращения скелетного мышечного волокна	66
2.6.9. Механизм мышечного расслабления	68
2.6.10. Теплообразование при мышечном сокращении	69
2.6.11. Энергетика мышцы	70
2.6.12. Оценка функционального состояния мышечной системы у человека	71
2.7. Физиология гладких мышц	72
2.7.1. Строение и иннервация гладких мышц	72
2.7.2. Физиологические свойства гладких мышц	73
2.7.3. Функциональные особенности гладких мышц	74
2.7.4. Функции гладких мышц	76
Глава 3. Общая физиология центральной нервной системы	78
3.1. Функции центральной нервной системы	78
3.2. Структурные элементы нервной системы	79
3.2.1. Строение и функции нейрона	79
3.2.2. Классификация нейронов	83
3.2.3. Функции глионов	85
3.3. Рефлекторная деятельность центральной нервной системы	86
3.4. Рефлекторная дуга, ее компоненты	92
3.5. Физиологические свойства нервных центров	97
3.6. Торможение в центральной нервной системе	102
3.7. Принципы координационной деятельности центральной нервной системы	106
3.8. Медиаторы нервной системы	112
3.8.1. Медиаторы: их свойства и классификации	112
3.8.2. Холинергические и адренергические нейроны	119
3.8.3. Пресинаптическая регуляция выделения медиаторов	123
Глава 4. Частная физиология центральной нервной системы	126
4.1. Спинной мозг	126
4.1.1. Особенности строения спинного мозга, его нейронная организация	126
4.1.2. Функции и центры спинного мозга	129
4.1.3. Спинальное животное. Спинальный шок	134
4.2. Задний мозг	135
4.2.1. Особенности строения заднего мозга	135
4.2.2. Функции и рефлекторные центры заднего мозга	137
4.3. Средний мозг	138
4.3.1. Особенности строения среднего мозга	138

4.3.2. Функции среднего мозга	139
4.4. Тонические рефлексы ствола мозга	141
4.5. Промежуточный мозг	143
4.5.1. Особенности строения и функции таламуса	143
4.5.2. Особенности строения и функции гипоталамуса	145
4.6. Ретикулярная формация	150
4.6.1. Морфологические особенности ретикулярной формации	150
4.6.2. Физиологические особенности ретикулярной формации	151
4.6.3. Физиологическая роль ретикулярной формации ствола мозга	151
4.6.4. Физиологическая роль ретикулярной формации спинного мозга	154
4.7. Мозжечок	154
4.7.1. Морфофункциональная организация и связи мозжечка	154
4.7.2. Роль мозжечка в регуляции двигательной функции	156
4.7.3. Роль мозжечка в регуляции вегетативных функций	158
4.8. Базальные ядра	159
4.8.1. Особенности строения и связи базальных ядер	159
4.8.2. Функции базальных ядер	160
4.9. Лимбическая система	162
4.9.1. Структурно-функциональная организация лимбической системы	162
4.9.2. Функции лимбической системы	163
4.10. Новая кора больших полушарий	165
4.10.1. Морфофункциональная организация коры больших полушарий	165
4.10.2. Локализация функций в коре больших полушарий	167
4.10.3. Функциональное значение различных областей коры больших полушарий	170
4.10.4. Функциональная межполушарная асимметрия	175
4.11. Методы исследования функций центральной нервной системы	177
4.11.1. Электроэнцефалография	177
4.11.2. Метод вызванных потенциалов	180
4.11.3. Другие методы исследования центральной нервной с истемы	181
Глава 5. Физиология вегетативной нервной системы	184
5.1. Морфофункциональные особенности вегетативной нервной системы	184
5.2. Функции вегетативной нервной системы	190
5.3. Понятие о метасимпатической нервной системе	191
Глава 6. Физиология высшей нервной деятельности	193
6.1. Понятие о высшей нервной деятельности	193
6.1.1. Особенности образования условных рефлексов	194
6.1.2. Механизм образования условных рефлексов	196
6.1.3. Классификация условных рефлексов	199
6.1.4. Торможение условных рефлексов	201
6.1.5. Динамический стереотип	203
6.2. Особенности высшей нервной деятельности человека	

Первая и вторая сигнальные системы	204
6.2.1. Сигнальные системы	205
6.3. Типы высшей нервной деятельности	208
6.4. Сознание	211
6.5. Память, ее значение и физиологические механизмы	212
6.6. Физиология сна	213
Глава 7. Физиология сенсорных систем	217
7.1. Зрительная сенсорная система (анализатор)	218
7.2. Слуховая сенсорная система (анализатор)	223
7.3. Вкусовая сенсорная система (анализатор)	228
7.4. Обонятельный анализатор	230
7.5. Гравитационная сенсорная система (вестибулярный анализатор)	232
7.6. Соматосенсорная система (двигательный и кожный анализаторы)	235
7.7. Висцеральная сенсорная система (интероцептивный анализатор)	237
Глава 8. Железы внутренней секреции	240
8.1. Общая характеристика эндокринных желез и гормонов	240
8.1.1. Понятие и классификация транспорт гормонов	240
8.1.2. Особенности действия гормонов и продолжительность их полужизни	241
8.1.3. Механизм действия гормонов	242
8.2. Регуляция образования гормонов	247
8.3. Гипофиз	250
8.3.1. Гормоны аденогипофиза	250
8.3.2. Гормоны нейрогипофиза	253
8.4. Щитовидная железа	255
8.4.1. Регуляция образования и транспорт йодированных гормонов щитовидной железы	256
8.4.2. Физиологическая роль йодированных гормонов щитовидной железы	257
8.4.3. Физиологическое значение тиреокальцитонина	259
8.5. Паращитовидные железы	260
8.6. Вилочковая железа (тимус)	262
8.7. Поджелудочная железа	263
8.7.1. Структурно-функциональная характеристика	263
8.7.2. Гормоны поджелудочной железы	264
8.8. Надпочечники	268
8.8.1. Структурно-функциональная характеристика	268
8.8.2. Гормоны коркового слоя надпочечников и регуляция их образования	269
8.8.3. Гормоны мозгового слоя надпочечников и регуляция их образования	274
8.9. Половые железы	275

Глава 9. Система крови	279
9.1. Кровь как внутренняя среда организма	
9.1.1. Понятия, общая характеристика крови.	
Физико-химические константы	279
9.1.2. Состав плазмы и значение ее элементов	281
9.2. Физиология эритроцитов	283
9.2.1. Структурно-функциональная характеристика эритроцитов	283
9.2.2. Метаболизм эритроцитов	287
9.2.3. Количество эритроцитов и их функции	287
9.2.4. Соединения гемоглобина и его функции	289
9.3. Регуляция эритропоэза	291
9.4. Физиология лейкоцитов	294
9.4.1. Структурно-функциональная характеристика лейкоцитов	294
9.4.2. Структурно-функциональные особенности гранулоцитов	297
9.4.3. Структурно-функциональные особенности агранулоцитов	299
9.5. Регуляция лейкопоэза	302
9.6. Физиология иммунитета	305
9.6.1. Неспецифические механизмы защиты	306
9.6.2. Специфические механизмы защиты	308
9.6.3. Характеристика иммунного ответа на антигены	311
9.7. Система регуляции агрегатного состояния крови	313
9.7.1. Сосудисто-тромбоцитарный механизм гемостаза	314
9.7.2. Коагуляционный механизм гемостаза	319
9.7.3. Регуляция процесса свертывания крови	324
9.7.4. Фибринолиз	324
9.8. Группы крови	327
9.8.1. Система АВО	328
9.8.2. Система РЕЗУС (Rh-hr)	330
 Глава 10. Физиология системы кровообращения и лимфообращения	 333
10.1. Строение и значение системы кровообращения	333
10.2. Сердце	334
10.2.1. Морфологические особенности сердца человека	334
10.2.2. Цикл сердечной деятельности	336
10.2.3. Физиологические особенности миокарда	338
10.2.4. Проводящая система сердца человека	342
10.2.5. Энергетическое обеспечение миокарда	346
10.2.6. Коронарный кровоток	346
10.2.7. Частота сердечных сокращений	348
10.2.8. Систолический и минутный объем крови	348
10.2.9. Внешние проявления деятельности сердца	350
10.2.10. Биоэлектрические явления в сердце	351
10.3. Регуляция сердечной деятельности	356
10.3.1. Миогенная регуляция деятельности сердца	356
10.3.2. Нервная регуляция деятельности сердца	357
10.3.3. Тонус ядер нервов, иннервирующих сердце	362
10.3.4. Афферентные нервы сердца	362
10.3.5. Рефлекторная регуляция деятельности сердца	363

10.3.6. Гипоталамическая регуляция деятельности сердца	365
10.3.7. Кортикальная регуляция деятельности сердца	366
10.3.8. Гуморальная регуляция деятельности сердца	367
10.4. Кровеносные сосуды	368
8.4.1. Функциональная классификация кровеносных сосудов	368
8.4.2. Закономерности движения крови по сосудам	369
8.4.3. Сосудистый тонус	370
8.4.4. Показатели системной гемодинамики	371
8.4.5. Артериальный пульс	374
8.4.6. Регуляция сосудистого тонуса	377
8.4.7. Сосудодвигательный центр, его локализация и значение	382
10.5. Физиология микроциркуляции	387
8.5.1. Характеристика микроциркуляторного русла	387
8.5.2. Типы капилляров	388
8.5.3. Транскапиллярный обмен	389
10.6. Кровяное депо	392
10.7. Перераспределение крови в организме	393
10.8. Деятельность сердечно-сосудистой системы при физической нагрузке	394
10.9. Физиология системы лимфообращения	396
10.9.1. Лимфатические сосуды	396
10.9.2. Лимфатические узлы	397
10.9.3. Лимфа	398
10.9.4. Образование лимфы	399
10.9.5. Движение лимфы	400
10.9.6. Регуляция движения лимфы	400
10.9.7. Значение лимфатической системы	401
Глава 11. Физиология дыхания	402
11.1. Сущность и значение дыхания	402
11.2. Звенья дыхательного процесса	402
11.3. Аппарат внешнего дыхания и биомеханика дыхательных движений	404
11.3.1. Воздухоносные пути	404
11.3.2. Легкие	406
11.3.3. Грудная клетка и дыхательные мышцы	408
11.4. Характеристика дыхательного цикла	410
Механизм вдоха и выдоха	410
11.4.1. Дыхательный цикл	410
11.4.2. Механизм вдоха и выдоха	410
11.4.3. Отрицательное внутриплевральное (внутригрудное) давление и его происхождение	412
11.4.4. Значение отрицательного внутриплевального (внутригрудного) давления	413
11.5. Легочная вентиляция	414
9.5.1. Легочные объемы	414
9.5.2. Легочные емкости	415
9.5.3. Альвеолярная вентиляция	417
9.5.4. Газообмен в альвеолах	419

11.6. Транспорт газов кровью	421
11.6.1. Транспорт кислорода	421
11.6.2. Транспорт углекислого газа	423
11.7. Регуляция дыхания	426
11.7.1. Физиология дыхательного центра	426
11.7.2. Генерация дыхательного ритма	431
11.7.3. Рефлекторная регуляция дыхания	433
11.7.4. Гуморальные механизмы регуляции дыхания	436
11.8. Дыхание в условиях физиологической нормы и патологические типы дыхания	439
11.8.1. Дыхание плода и механизм первого вдоха новорожденного	440
11.8.2. Дыхание при физической нагрузке	441
11.9. Недыхательные (негазообменные) функции легких	442
 Глава 12. Физиология системы пищеварения	 445
12.1. Общая характеристика процесса пищеварения	445
12.1.1. Сущность и значение процесса пищеварения	445
12.1.2. Типы пищеварения	446
12.1.3. Понятие о системе пищеварения. Функции системы пищеварения	449
12.1.4. И.П. Павлов – создатель учения о физиологии пищеварения	456
12.2. Этапы процесса пищеварения	457
12.2.1. Особенности пищеварения в ротовой полости	458
12.2.1.1. Физиологическая сущность и значение ротового пищеварения	459
12.2.1.2. Акт слюноотделения. Слюнные железы	460
12.2.1.3. Состав, свойства и значение слюны	461
12.2.1.4. Функции слюны	463
12.2.1.5. Методы изучения деятельности слюнных желез	465
12.2.1.6. Влияние качества пищи на слюноотделение	466
12.2.1.7. Иннервация слюнных желез. Регуляция слюноотделения	468
12.2.1.8. Акт жевания	471
12.2.1.9. Акт глотания	472
12.2.2. Особенности пищеварения в желудке	473
12.2.2.1. Функции желудка	474
12.2.2.2. Анатомо-физиологические особенности желудка	476
12.2.2.3. Железы желудка	477
12.2.2.4. Методы изучения секреции желудочных желез	479
12.2.2.5. Состав желудочного сока и физиологическая роль его компонентов	482
12.2.2.6. Регуляция желудочной секреции	484
12.2.2.7. Влияние качества пищи на желудочную секрецию	489
12.2.2.8. Моторная функция желудка	490
12.2.2.9. Регуляция моторной функции желудка	493
12.2.2.10. Эвакуаторная функция желудка	494
12.2.3. Пищеварение в двенадцатиперстной кишке	497
12.2.3.1. Состав, свойства и пищеварительное действие панкреатического сока	497
12.2.3.2. Методы изучения деятельности поджелудочной железы	500

12.2.3.3. Регуляция секреции поджелудочной железы	500
12.2.3.4. Влияние качества пищи на отделение поджелудочного сока	505
12.2.4. Характеристики желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени	507
12.2.4.1. Состав желчи и её роль в пищеварении	509
12.2.4.2. Методы изучения желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени	511
12.2.4.3. Регуляция желчеобразовательной и желчевыделительной функций печени. Механизмы опорожнения желчного пузыря	512
12.2.5. Пищеварение в тонком кишечнике	515
12.2.5.1. Состав, свойства кишечного сока и его значение в пищеварении	515
12.2.5.2. Ферменты кишечного сока	516
12.2.5.3. Получение кишечного сока	518
12.2.5.4. Регуляция кишечной секреции	519
12.2.5.5. Типы пищеварения в тонком кишечнике	521
12.2.5.6. Моторная функция тонкого кишечника и ее регуляция	524
12.3. Физиологическая сущность всасывания	530
12.3.1. Участие в процессе всасывания различных отделов пищеварительного канала	530
12.3.2. Структурные и функциональные особенности тонкого кишечника, обеспечивающие его всасывательную активность	533
12.3.3. Механизмы всасывания	536
12.3.4. Механизмы и пути всасывания различных веществ	538
12.3.5. Регуляция процесса всасывания	542
12.4. Пищеварение в толстом кишечнике	543
12.4.1. Моторная функция толстого кишечника	544
12.4.2. Регуляция моторной функции толстого кишечника	545
12.5. Современные представления о локализации, строении и функциях пищевого центра	547
12.5.1. Физиологическая сущность и механизмы формирования чувства голода	549
12.5.2. Физиологическая сущность аппетита и механизмы его формирования	551
12.5.3. Физиологическая сущность насыщения и механизмы его формирования	552
12.5.4. Физиологическая сущность жажды и механизмы ее формирования	554
Глава 13. Обмен веществ и энергии. Питание	556
13.1. Обмен веществ и энергии	556
13.1.1. Общая характеристика обмена веществ и энергии	556
13.1.2. Обмен белков	557
13.1.3. Обмен липидов	560
13.1.4. Обмен углеводов	563

13.1.5. Водно-солевой обмен	565
13.1.6. Печень и ее роль в обмене веществ	569
13.1.7. Витамины и их роль в обмене веществ	571
13.1.8. Энергетический баланс организма	573
13.1.9. Общие принципы регуляции обмена веществ	577
13.2. Питание	579
13.2.1. Общие понятия. Функции пищи. Пищевой рацион и его характеристика	579
13.2.2. Закон изодинамии питательных веществ (М. Рубнера) и его недостатки	585
13.2.3. Режим питания и его физиологическое значение	585
13.2.4. Рациональное питание	587
13.2.5. Питание лиц пожилого возраста	588
13.2.6. Специфическое динамическое действие пищи	588
Глава 14. Физиология выделительной системы	590
14.1. Выделительные органы и их значение	590
14.2. Строение почек, особенности кровоснабжения	591
14.3. Современная теория образования мочи	593
14.4. Пороговые и беспороговые вещества	596
14.5. Понятие клиренса почек	596
14.6. Поворотно-противоточная система почек	597
14.7. Нейрогуморальная регуляция мочеобразования	598
14.8. Мочевой пузырь, его роль и механизм опорожнения	600
Глава 15. Температура тела и ее регуляция	603
15.1. Температура тела человека	603
15.1.1. Постоянство температуры внутренней среды организма как необходимое условие протекания метаболических процессов	603
15.1.2. Температура тела человека	604
15.1.3. Суточные колебания температуры тела человека	604
15.1.4. Температура различных участков кожных покровов и внутренних органов	605
15.2. Теплопродукция	606
15.2.1. Общее понятие о теплопродукции	606
15.2.2. Обмен веществ как источник образования тепла	606
15.2.3. Роль отдельных органов в теплопродукции	607
15.3. Теплоотдача	608
15.3.1. Роль теплоотдачи в терморегуляции	608
15.3.2. Внутренний поток тепла и факторы, его определяющие	609
15.3.3. Внешний поток тепла и его компоненты	609
15.4. Физиологические механизмы терморегуляции	611
15.4.1. Периферические механизмы терморегуляции	611
15.4.2. Центральные механизмы терморегуляции (центры терморегуляции)	613
15.4.3. Нервно-гуморальные механизмы терморегуляции	614
15.5. Функциональная система, обеспечивающая поддержание постоянства температуры тела	616

Контрольные вопросы	619
Рекомендуемая литература	639

Учебное издание

**Киричук Вячеслав Федорович, Антипова Ольга Николаевна,
Бабиченко Наталья Евгеньевна и др.**

НОРМАЛЬНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Изд. 3–е, исправленное и дополненное

Под ред. В.Ф. Киричука

Редакторы О.Н. Чуманова, М.С. Гусева
Компьютерная верстка:

Подписано к печати 27.09.2016 г. Формат
Усл.-изд.л. Тираж экз. Заказ

Саратовский государственный медицинский университет.
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112

Отпечатано в типографии