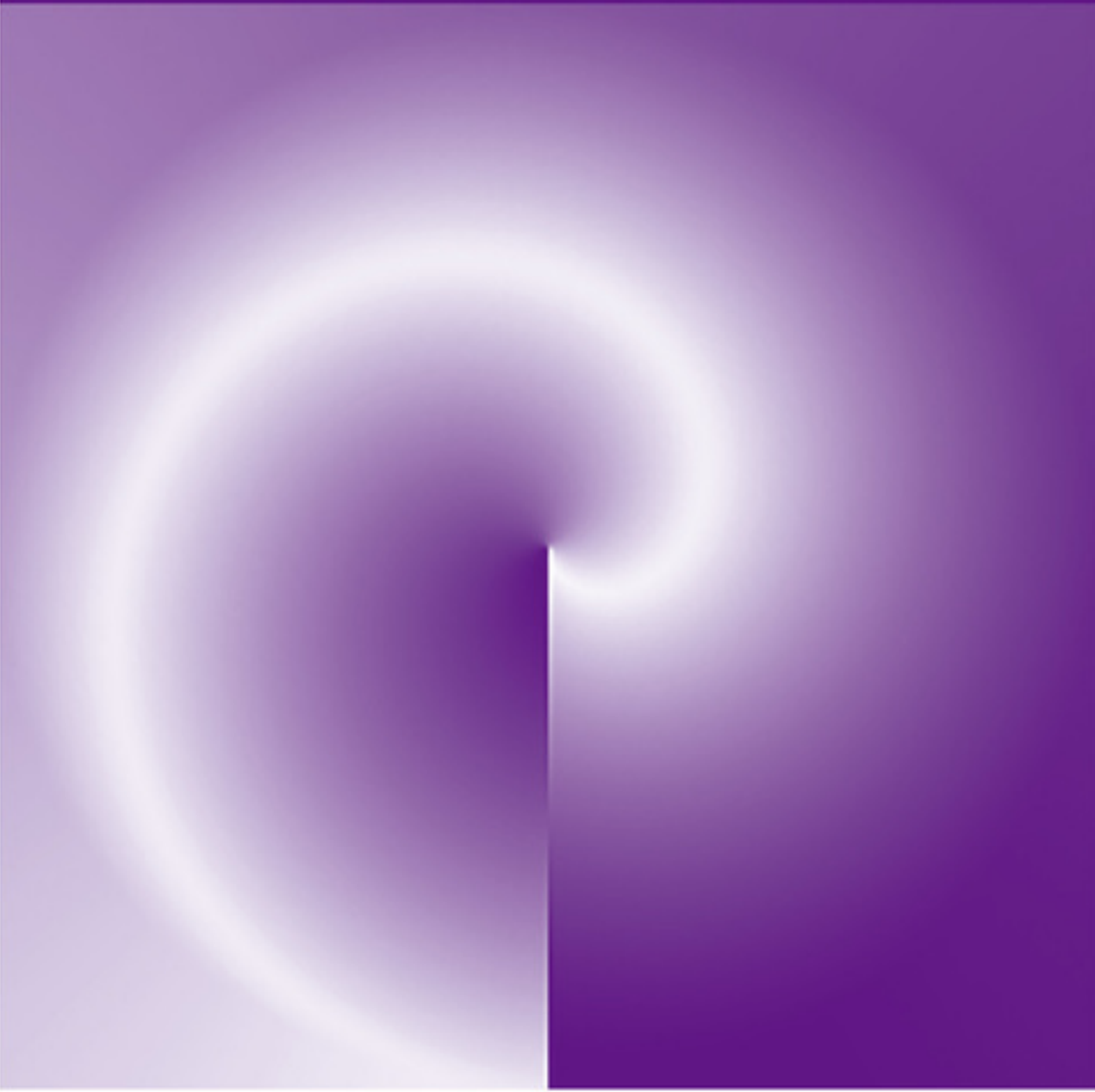


А. С. Солодков Е. Б. Сологуб

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

ОБЩАЯ · СПОРТИВНАЯ · ВОЗРАСТНАЯ

Учебник для высших учебных заведений
физической культуры



SPORT

Александр Солодков

**Физиология человека. Общая.
Спортивная. Возрастная**

«Спорт»

2001, 2005, 2008, 2015

ББК 28.707.3я73

Солодков А. С.

Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная /
А. С. Солодков — «Спорт», 2001, 2005, 2008, 2015

ISBN 978-5-906839-67-1

Учебник подготовлен в соответствии с новой программой по физиологии для вузов физической культуры и требованиями Государственного стандарта высшего профессионального образования. Для студентов, аспирантов, научных сотрудников, преподавателей, тренеров и врачей, работающих в области физической культуры.

ББК 28.707.3я73

ISBN 978-5-906839-67-1

© Солодков А. С., 2001, 2005,
2008, 2015

© Спорт, 2001, 2005, 2008, 2015

Содержание

Предисловие	9
Часть I	12
1. Введение. История физиологии	13
1.1. Предмет физиологии, ее связь с другими науками и значение для физической культуры и спорта	13
1.2. Методы физиологических исследований	13
1.3. Краткая история физиологии	14
2. Общие закономерности физиологии и ее основные понятия	16
2.1. Основные функциональные характеристики возбудимых тканей	16
2.2. Нервная и гуморальная регуляция функций	17
2.3. Рефлекторный механизм деятельности нервной системы	17
2.4. Гомеостаз	18
2.5. Возникновение возбуждения и его проведение	18
2.5.1. Мембранные потенциалы	18
2.5.2. Проведение возбуждения	20
3. Нервная система	22
3.1. Основные функции ЦНС	22
3.2. Основные функции и взаимодействия нейронов	22
3.2.1. Основные функции нейронов	22
3.2.2. Типы нейронов	23
3.2.3. Возбуждающие и тормозящие синапсы	23
3.2.4. Возникновение импульсного ответа нейрона	25
3.3. Особенности деятельности нервных центров	25
3.3.1. Особенности проведения возбуждения через нервные центры	25
3.3.2. Суммация возбуждения	27
3.3.3. Трансформация и усвоение ритма	27
3.3.4. Следовые процессы	27
3.4. Координация деятельности ЦНС	28
3.4.1. Значение процесса торможения в ЦНС	28
3.4.2. Постсинаптическое и пресинаптическое торможение	28
3.4.3. Явления иррадиации и концентрации	30
3.4.4. Доминанта	30
3.5. Функции спинного мозга и подкорковых отделов головного мозга	31
3.5.1. Спинной мозг	31
3.5.2. Продолговатый мозг и варолиев мост	32
3.5.3. Средний мозг	32
3.5.4. Промежуточный мозг	33
3.5.5. Неспецифическая система мозга	33
3.5.6. Мозжечок	34
3.5.7. Базальные ядра	34
3.6. Вегетативная нервная система	34

3.6.1. Функциональная организация вегетативной нервной системы	35
3.6.2. Функции симпатической нервной системы	36
3.6.3. Функции парасимпатической нервной системы	36
3.6.4. Вегетативные рефлексы	37
3.7. Лимбическая система	38
3.8. Функции коры больших полушарий	39
3.8.1. Кортикальные нейроны	39
3.8.2. Функциональное значение различных корковых полей	39
3.8.3. Парная деятельность и доминирование полушарий	41
3.8.4. Электрическая активность коры больших полушарий	41
4. Высшая нервная деятельность	45
4.1. Условия образования и разновидности условных рефлексов	45
4.2. Внешнее и внутреннее торможение условных рефлексов	47
4.3. Динамический стереотип	47
4.4. Типы высшей нервной деятельности, первая и вторая сигнальная система	48
5. Нервно-мышечный аппарат	50
5.1. Функциональная организация скелетных мышц	50
5.2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна	51
5.3. Одиночное и тетаническое сокращение. Электромиограмма	53
5.4. Монофункциональные основы мышечной силы	55
5.5. Режимы работы мышц	58
5.6. Энергетика мышечного сокращения	59
6. Произвольные движения	61
6.1. Основные принципы организации движений	61
6.1.1. Общая схема управления движениями	61
6.1.2. Рефлекторное кольцевое регулирование и программное управление движениями	61
6.1.3. Три основных функциональных блока мозга	62
6.2. Роль различных отделов ЦНС в регуляции позы-тонических реакций	63
6.2.1. Роль спинного мозга	63
6.2.2. Роль коры головного мозга, мозжечка и ствола мозга	64
6.2.3. Рефлексы поддержания позы (установочные)	64
6.3. Роль различных отделов ЦНС в регуляции движений	65
6.3.1. Роль спинного мозга и подкорковых отделов ЦНС в регуляции движений	65
6.3.2. Роль различных отделов коры больших полушарий	66

6.3.3. Речевая регуляция движений	67
6.4. Нисходящие моторные системы	67
7. Сенсорные системы	69
7.1. Общий план организации и функции сенсорных систем	69
7.2. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов	70
7.3. Свойства рецепторов	70
7.4. Кодирование информации	72
7.5. Зрительная сенсорная система	72
7.5.1. Общий план организации	72
7.5.2. Светопроводящие среды глаза и преломление света (рефракция)	73
7.5.3. Фоторецепция	73
7.5.4. Функциональные характеристики зрения	75
7.6. Слуховая сенсорная система	76
7.6.1. Общий план организации	76
7.6.2. Функции наружного, среднего и внутреннего уха	76
7.6.3. Физиологический механизм восприятия звука	77
7.7. Вестибулярная сенсорная система	78
7.7.1. Общий план организации	78
7.7.2. Функционирование вестибулярного аппарата	78
7.7.3. Влияния раздражений вестибулярной системы на другие функции организма	79
7.8. Двигательная сенсорная система	79
7.8.1. Общий план организации	80
7.8.2. Функции проприорецепторов	80
7.9. Сенсорные системы кожи, внутренних органов, вкуса и обоняния	81
7.9.1. Кожная рецепция	81
7.9.2. Виоцероцептивная (интерорецептивная) сенсорная система	82
7.9.3. Обонятельная и вкусовая сенсорные системы	82
7.10. Переработка, взаимодействие и значение сенсорной информации	83
7.10.1. Обработка сенсорной информации в проводниковых отделах	83
7.10.2. Обработка информации на корковом уровне	84
7.10.3. Значение деятельности сенсорных систем в спорте	85
8. Кровь	87
8.1. Состав, объем и функции крови	87
8.2. Форменные элементы крови	88
8.2.1. Функции эритроцитов	88
8.2.2. Функции лейкоцитов	89
8.2.3. Функции тромбоцитов	90
8.3. Физико-химические свойства плазмы крови	91
8.4. Свертывание и переливание крови	92

8.4.1. Свертывание крови	92
8.4.2. Переливание крови	93
8.5. Регуляция системы крови	94
9. Кровообращение	96
9.1. Сердце и его физиологические свойства	96
9.2. Движение крови по сосудам(гемодинамика)	100
9.3. Регуляция сердечно-сосудистой системы	103
10. Дыхание	106
10.1. Внешнее дыхание	106
10.2. Обмен газов в легких и их перенос кровью	107
10.3. Регуляция дыхания	110
11. Пищеварение	112
11.1. Общая характеристика пищеварительных процессов	112
11.2. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта	113
11.2.1. Пищеварение в полости рта	113
11.2.2. Пищеварение в желудке	114
Конец ознакомительного фрагмента.	115

Алексей Солодков, Елена Сологуб

Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная

**Учебник для высших учебных заведений физической культуры
Издание 6-е, исправленное и дополненное**

Допущен Министерством РФ по физической культуре и спорту в качестве учебника для высших учебных заведений физической культуры

Издание подготовлено на кафедре физиологии Национального государственного университета физической культуры, спорта и здоровья им. П.Ф. Лесгафта, Санкт – Петербург

Рецензенты:

В.И. Кулешов, доктор мед. наук, проф. (ВмедА им. С.М. Кирова)

И.М. Козлов, доктор биол. и доктор пед. наук, проф.
(НГУ им. П.Ф. Лесгафта, Санкт-Петербург)

Предисловие

Физиология человека является теоретической основой целого ряда практических дисциплин (медицины, психологии, педагогики, биомеханики, биохимии и др.). Без понимания нормального течения физиологических процессов и характеризующих их констант различные специалисты не могут правильно оценивать функциональное состояние организма человека и его работоспособность в различных условиях деятельности. Знание физиологических механизмов регуляции различных функций организма имеет важное значение в понимании хода восстановительных процессов во время и после напряженного мышечного труда.

Раскрывая основные механизмы, обеспечивающие существование целостного организма и его взаимодействие с окружающей средой, физиология позволяет выяснить и исследовать условия и характер изменений деятельности различных органов и систем в процессе онтогенеза человека. Физиология является наукой, осуществляющей *системный подход* в изучении и анализе многообразных внутри- и межсистемных взаимосвязей сложного человеческого организма и сведение их в *конкретные функциональные образования и единую теоретическую картину*.

Важно подчеркнуть, что в развитии современных научных физиологических представлений существенная роль принадлежит отечественным исследователям. Знание истории любой науки – необходимая предпосылка для правильного понимания места, роли и значения дисциплины в содержании социально-политического статуса общества, его влияния на эту науку, а также влияние науки и ее представителей на развитие общества. Поэтому рассмотрение исторического пути развития отдельных разделов физиологии, упоминание наиболее ярких ее представителей и анализ естественно-научной базы, на которой формировались основные понятия и представления этой дисциплины, дают возможность оценить современное состояние предмета и определить его дальнейшие перспективные направления.

Физиологическая наука в России в XVIII–XIX столетиях представлена плеядой блестящих ученых – И.М. Сеченов, Ф.В. Овсянников, А.Я. Данилевский, А.Ф. Самойлов, И.Р. Тарханов, Н.Е. Введенский и др. Но лишь И.М. Сеченову и И.П. Павлову принадлежит заслуга создания новых направлений не только в Российской, но и в мировой физиологии.

Физиологию как самостоятельную дисциплину начали преподавать с 1738 г. в Академическом (позже Санкт-Петербургском) университете. Существенное значение в развитии физиологии принадлежит и основанному в 1755 г. Московскому университету, где в его составе в 1776 г. была открыта кафедра физиологии.

В 1798 г. в Санкт-Петербурге была основана Медико-хирургическая (Военно-медицинская) академия, которая сыграла исключительную роль в развитии физиологии человека. Созданную при ней кафедру физиологии последовательно возглавляли П.А. Загорский, Д.М. Велланский, Н.М. Якубович, И.М. Сеченов, И.Ф. Цион, Ф.В. Овсянников, И.Р. Тарханов, И.П. Павлов, Л.А. Орбели, А.В. Лебединский, М.П. Бресткин и другие выдающиеся представители физиологической науки. За каждым названным именем стоят открытия в физиологии, имеющие мировое значение.

В программу обучения в физкультурных вузах физиология включалась с первых дней их организации. На созданных П.Ф. Лесгафтом в 1896 г. Высших курсах физического образования сразу же был открыт кабинет физиологии, первым руководителем которого являлся академик И.Р. Тарханов. В последующие годы физиологию здесь преподавали Н.П. Кравков, А.А. Вальтер, П.П. Ростовцев, В.Я. Чаговец, А.Г. Гинецинский, А.А. Ухтомский, Л.А. Орбели, И.С. Беритов, А.Н. Крестовников, Г.В. Фольбогт и др.

Бурное развитие физиологии и ускорение научно-технического прогресса в стране обусловили появление в 30-х годах XX столетия нового самостоятельного раздела физиологии человека – физиологии спорта, хотя отдельные работы, посвященные изучению функций организма при выполнении физических нагрузок, публиковались еще в конце XIX века (И. О. Розанов, С.С. Груздев, Ю.В. Блажевич, П.К. Горбачев и др.). При этом следует подчеркнуть, что систематические исследования и преподавание физиологии спорта начались в нашей стране раньше, чем за рубежом, и носили более целенаправленный характер. Кстати, заметим, что только в 1989 г. Генеральная ассамблея Международного союза физиологических наук приняла решение о создании при ней комиссии «Физиология спорта», хотя подобные комиссии и секции в системе АН СССР, АМН СССР, Всесоюзного физиологического общества им. И.П. Павлова Госкомспорта СССР существовали в нашей стране с 1960-х годов.

Теоретические предпосылки для возникновения и развития физиологии спорта были созданы фундаментальными работами И.М. Сеченова, И.П. Павлова, Н.Е. Введенского, А.А. Ухтомского, И. С. Бериташвили, К.М. Быкова и других. Однако систематическое изучение физиологических основ физической культуры и спорта началось значительно позже. Особенно большая заслуга в создании этого раздела физиологии принадлежит Л.А. Орбели и его ученику А.Н. Крестовникову, и она неразрывно связана со становлением и развитием Университета физической культуры им. П.Ф. Лесгафта и его кафедры физиологии – первой подобной кафедры среди физкультурных вузов в стране и в мире.

После создания в 1919 г. кафедры физиологии в Институте физического образования им. П.Ф. Лесгафта преподавание этого предмета осуществляли Л.А. Орбели, А.Н. Крестовников, В.В. Васильева, А.Б. Гандельсман, Е.К. Жуков, Н.В. Зимкин, А.С. Мозжухин, Е.Б. Сологуб, А.С. Солодков и др. В 1938 г. А.Н. Крестовниковым был издан первый в нашей стране и в мире «Учебник физиологии» для институтов физической культуры, а в 1939 г. – монография «Физиология спорта». Важную роль в дальнейшем развитии преподавания дисциплины сыграли три издания «Учебника физиологии человека» под редакцией Н.В. Зимкина (1964, 1970, 1975).

Становление физиологии спорта в значительной мере было обусловлено широким проведением фундаментальных и прикладных исследований по предмету. Развитие любой науки ставит перед представителями многих специальностей все новые и новые практические задачи, на которые теория не всегда и сразу же может дать однозначный ответ. Однако, как остроумно заметил Д. Краукрофт (1970), «...научные исследования обладают одной странной особенностью: у них есть привычка рано или поздно оказываться полезными для кого-то или для чего-то». Анализ развития учебного и научного направлений физиологии спорта со всей очевидностью подтверждает это положение.

Запросы теории и практики физического воспитания и обучения требуют от физиологической науки раскрытия особенностей функционирования организма с учетом возраста людей и закономерностей их адаптации к мышечной деятельности. Научные принципы физического воспитания детей и подростков базируются на физиологических закономерностях роста и развития человека на разных этапах онтогенеза. В процессе физического воспитания следует не только повышать двигательную подготовленность, но и формировать необходимые психофизиологические свойства и качества личности, обеспечивающие ее готовность к труду, к активной деятельности в условиях современного мира.

Формирование различных органов и систем, двигательных качеств и навыков, их совершенствование в процессе физического воспитания может быть успешным при условии научно обоснованного применения различных средств и методов физической культуры, а также при необходимости интенсификации или снижения мышечных нагрузок. При этом необходимо учитывать возрастно-половые и индивидуальные особенности детей, подрост-

ков, зрелых и пожилых людей, а также резервные возможности их организма на разных этапах индивидуального развития. Знание таких закономерностей специалистами оградит практику физического воспитания от применения как недостаточных, так и чрезмерных мышечных нагрузок, опасных для здоровья людей.

К настоящему времени накоплены значительные фактические материалы по спортивной и возрастной физиологии, изложенные в соответствующих учебниках и учебных пособиях. Однако в последние годы по некоторым разделам предмета появились новые данные, не вошедшие в прежние издания. Кроме того, в связи с постоянно менявшейся и дополнявшейся учебной программой содержание ранее изданных разделов дисциплины не соответствует современным тематическим планам, по которым ведется преподавание в физкультурных вузах России. С учетом сказанного, в предлагаемом учебнике изложены систематизированные, дополненные и в ряде случаев новые материалы в рамках сегодняшних учебных и научных сведений по предмету. В соответствующие разделы учебника включены и результаты собственных исследований авторов.

В 1998–2000 гг. А.С. Солодковым и Е.Б. Сологуб изданы три учебных пособия по общей, спортивной и возрастной физиологии, которые были широко востребованы студентами, одобрены преподавателями и послужили основой для подготовки современного учебника. Изданный ими в 2001 г. учебник соответствует новой программе по дисциплине, требованиям Государственного стандарта высшего профессионального образования Российской Федерации и включает три части – *общую, спортивную и возрастную физиологию*.

Несмотря на большой тираж первого издания (10 тыс. экз.), через два года учебник в магазинах отсутствовал. Поэтому после внесения некоторых исправлений и дополнений, в 2005 г. учебник был переиздан прежним тиражом. Однако к концу 2007 г. приобрести его где-либо оказалось невозможно. Вместе с тем из различных регионов Российской Федерации, стран СНГ на кафедру физиологии регулярно поступают предложения о необходимости очередного переиздания учебника. Кроме того, в распоряжении авторов появились некоторые новые материалы, которые соответствуют требованиям Болонского процесса к специалистам по физической культуре и спорту.

В подготовленное третье издание учебника, наряду с учетом и реализацией в нем отдельных замечаний и предложений читателей, включены также две новые главы: «Функциональное состояние спортсменов» и «Влияние генома на функциональное состояние, работоспособность и здоровье спортсменов». Для последней главы некоторые материалы были представлены профессором кафедры биологии университета Сен-Джонса в Нью-Йорке Н.М. Коневой-Хансон, за что авторы искренне признательны Наталье Михайловне.

Все замечания и предложения и по пятому изданию, направленные на совершенствование качества учебника, авторами будут с благодарностью приняты.

Часть I

Общая физиология

Любому тренеру и педагогу для успешной профессиональной деятельности необходимо знание функций организма человека. Лишь учет особенностей его жизнедеятельности может помочь правильно управлять ростом и развитием организма человека, сохранением здоровья детей и взрослых, поддержанием работоспособности даже в пожилом возрасте, рациональному использованию мышечных нагрузок в процессе физического воспитания и спортивной тренировки.

1. Введение. История физиологии

Датой становления современной физиологии является 1628 г., когда английский врач и физиолог Вильям Гарвей опубликовал результаты своего исследования по **кровообращению** у животных.

Физиология **наука о функциях и механизмах деятельности клеток, тканей, органов, систем и всего организма в целом**. Физиологической функцией является проявление жизнедеятельности организма, имеющее приспособительное значение.

1.1. Предмет физиологии, ее связь с другими науками и значение для физической культуры и спорта

Физиология как наука неразрывно связана с другими дисциплинами. Она базируется на знаниях физики, биофизики и биомеханики, химии и биохимии, общей биологии, генетики, гистологии, кибернетики, анатомии. В свою очередь, физиология является основой медицины, психологии, педагогики, социологии, теории и методики физического воспитания. В процессе развития физиологической науки из **общей физиологии** выделились различные **частные разделы**: физиология труда, физиология спорта, авиакосмическая физиология, физиология подводного труда, возрастная физиология, психофизиология и др.

Общая физиология представляет собой теоретическую основу физиологии спорта. Она описывает основные закономерности деятельности организма людей разного возраста и пола, различные функциональные состояния, механизмы работы отдельных органов и систем организма и их взаимодействия. Ее **практическое значение** состоит в научном обосновании возрастных этапов развития организма человека, индивидуальных особенностях отдельных людей, механизмов проявления их физических и умственных способностей, особенностей контроля и возможностей управления функциональным состоянием организма. Физиология вскрывает последствия вредных привычек у человека, обосновывает пути профилактики функциональных нарушений и сохранения здоровья. Знания физиологии помогают педагогу и тренеру в процессах спортивного отбора и спортивной ориентации, в прогнозировании успешности соревновательной деятельности спортсмена, в рациональном построении тренировочного процесса, в обеспечении индивидуализации физических нагрузок и открывают возможности использования функциональных резервов организма.

1.2. Методы физиологических исследований

Физиология – наука экспериментальная. Знания о функциях и механизмах деятельности организма построены на опытах, проводимых на животных, наблюдениях в клинике, обследованиях здоровых людей в различных экспериментальных условиях. При этом в отношении здорового человека требуются методы, не связанные с повреждениями его тканей и проникновением во внутрь организма – так называемые **неинвазивные** методы.

В общей форме физиология использует три методических приема исследований: **наблюдение**, или метод «черного ящика», **острый опыт** и **хронический эксперимент**.

Классическими методами исследований являлись **методы удаления и методы раздражения** отдельных частей или целых органов, в основном применявшиеся в опытах на животных или во время операций в клинике. Они давали приблизительное представление о функциях удаленных или раздражаемых органов и тканей организма. В этом отношении прогрессивным методом исследования целостного организма стал **метод условных рефлексов**, разработанный И.П. Павловым.

В современных условиях наиболее распространены **электро-физиологические методы**, позволяющие регистрировать электрические процессы, не изменяя текущей деятельности изучаемых органов и без повреждения покровных тканей, – например, электрокардиография, электромиография, электроэнцефалография (регистрация электрической активности сердца, мышц и мозга). Развитие **радиотелеметрии** позволяет передавать эти получаемые записи на значительные расстояния, а **компьютерные технологии и специальные программы** обеспечивают тонкий анализ физиологических данных. Использование фотосъемки в инфракрасных лучах (**тепловидения**) позволяет выявить наиболее горячие или холодные участки тела, наблюдаемые в состоянии покоя или в результате деятельности. С помощью так называемой **компьютерной томографии**, не вскрывая мозга, можно увидеть морфофункциональные его изменения на различной глубине. Новые данные о работе мозга и отдельных частей тела дает изучение **магнитных колебаний**.

1.3. Краткая история физиологии

Наблюдения за жизнедеятельностью организма производились с незапамятных времен. В XIV–XV веках до н. э. в **Древнем Египте** при изготовлении мумий люди хорошо знали внутренние органы человека. В гробнице врача фараона Унаса изображены древние медицинские инструменты. В **Древнем Китае** только по пульсу удивительно тонко различали до 400 болезней. В IV–V веке до н. э. там было развито учение о функционально важных точках тела, которое в настоящее время явилось основой для современных разработок рефлексотерапии и иглоукалывания, Су-Джок терапии, тестирования функционального состояния скелетных мышц спортсмена по величине напряженности электрического поля кожи в биоэлектрически активных точках над ними. **Древняя Индия** прославилась своими особыми растительными рецептами, воздействием на организм упражнениями йоги и дыхательной гимнастики. В **Древней Греции** первые представления о функциях мозга и сердца высказывали в IV–V веке до н. э. Гиппократ (460–377 до н. э.) и Аристотель (384–322 до н. э.), а в **Древнем Риме** во II веке до н. э. – врач Гален (201–131 до н. э.).

Как экспериментальная наука физиология возникла в XVII веке, когда английский врач В. Гарвей открыл круги кровообращения. В этот же период французский ученый Р. Декарт ввел понятие рефлекс (отражение), описав путь внешней информации в мозг и обратный путь двигательного ответа. Работами гениального русского ученого М.В. Ломоносова и немецкого физика Г. Гельмгольца о трехкомпонентной природе цветного зрения, трактатом чеха Г. Прохазки о функциях нервной системы и наблюдениями итальянца Л. Гальвани о животном электричестве в нервах и мышцах отмечен **XVIII век**. В **XIX веке** разработаны представления английского физиолога Ч. Шеррингтона об интегративных процессах в нервной системе, изложенные в его известной монографии в 1906 г. Проведены первые исследования утомления итальянцем А. Моссо. Обнаружил изменения постоянных потенциалов кожи при раздражениях у человека И.Р. Тарханов (феномен Тарханова).

В XIX в. работами «отца русской физиологии» **И.М. Сеченова** (1829–1905) заложены основы развития многих областей физиологии – изучение газов крови, процессов утомления и «активного отдыха», а главное – открытие в 1862 г. торможения в центральной нервной системе («Сеченовского торможения») и разработка физиологических основ психических процессов человека, показавших рефлекторную природу поведенческих реакций человека («Рефлексы головного мозга», 1863). Дальнейшая разработка идей И.М. Сеченова шла двумя путями. С одной стороны, изучение тонких механизмов возбуждения и торможения проводилось в Санкт-Петербургском университете **И.Е. Введенским** (1852–1922). Им создано представление о физиологической лабильности как скоростной характеристике возбуждения и учение о парабии как общей реакции нервно-мышечной ткани на раздражение. В

дальнейшем это направление было продолжено его учеником А.А. **Ухтомским** (1875–1942), который, изучая процессы координации в нервной системе, открыл явление доминанты (господствующего очага возбуждения) и роль в этих процессах усвоения ритма раздражений. С другой стороны, в условиях хронического эксперимента на целостном организме **И.П. Павлов** (1849–1936) впервые создал учение об условных рефлексах и разработал новую главу физиологии – физиологию высшей нервной деятельности. Кроме того, в 1904 г. за свои работы в области пищеварения И.П. Павлов, одним из первых русских ученых, был отмечен Нобелевской премией. Физиологические основы поведения человека, роль сочетанных рефлексов были разработаны **В.М. Бехтеревым**.

Крупный вклад в развитие физиологии внесли и другие выдающиеся отечественные физиологи: основатель эволюционной физиологии и адаптологии академик Л.А. Орбели; изучавший условно-рефлекторные влияния коры на внутренние органы акад. К.М. Быков; создатель учения о функциональной системе акад. П.К. Анохин; основатель отечественной электроэнцефалографии акад. М.Н. Ливанов; разработчик космической физиологии – акад. В. В. Парии; основатель физиологии активности Н.А. Бернштейн и многие др.

В области физиологии мышечной деятельности следует отметить основателя отечественной физиологии спорта – проф. **А.Н. Крестовникова** (1885–1955), написавшего первый учебник по физиологии человека для физкультурных вузов страны (1938) и первую монографию по физиологии спорта (1939), а также широко известных ученых – проф. Е.К. Жукова, В.С. Фарфеля, Н.В. Зимкина, А.С. Мозжухина и многих др., а среди зарубежных ученых – П.О. Астранда, А. Хилла, Р. Гранита, Р. Маргария и др.

2. Общие закономерности физиологии и ее основные понятия

Живые организмы представляют собой так называемые *открытые системы* (т. е. не замкнутые в себе, а неразрывно связанные с внешней средой). Они *состоят из белков и нуклеиновых кислот и характеризуются способностью к авторегуляции и самовоспроизведению*. Основные свойства живого организма – обмен веществ, раздражимость (возбудимость), подвижность, самовоспроизведение (размножение, наследственность) и саморегуляция (поддержание гомеостаза, приспособляемость-адаптивность).

2.1. Основные функциональные характеристики возбудимых тканей

Общим свойством всех живых тканей является раздражимость, т. е. *способность под влиянием внешних воздействий изменять обмен веществ и энергии*. Среди всех живых тканей организма особо выделяют возбудимые ткани (нервную, мышечную и железистую), реакция которых на раздражение связана с возникновением *специальных форм активности – электрических потенциалов и других явлений*.

Основными функциональными характеристиками возбудимых тканей являются возбудимость и лабильность.

Возбудимость – свойство возбудимых тканей отвечать на раздражение специфическим процессом возбуждения. Этот процесс включает электрические, ионные, химические и тепловые изменения, а также специфические проявления: в нервных клетках – импульсы возбуждения, в мышечных – сокращение или напряжение, в железистых – выделение определенных веществ. Он представляет собой переход из состояния физиологического покоя в деятельное состояние. Для нервной и мышечной ткани характерна также *способность передавать это активное состояние соседним участкам*, т. е. проводимость.

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

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

Лабильность – скорость протекания процесса возбуждения в нервной и мышечной ткани (лат. лабилис – «подвижный»), Понятие лабильности, или функциональной подвижности, было выдвинуто Н.Е. Введенским в 1892 г. В качестве одной из мер лабильности Н.Е. Введенский предложил максимальное количество волн возбуждения (электрических потен-

циалов действия), которое может воспроизводиться тканью в 1 секунду в соответствии с ритмом раздражения. Лабильность характеризует скоростные свойства ткани. Она может повышаться под влиянием раздражений, тренировки, особенно у спортсменов при развитии качества быстроты.

2.2. Нервная и гуморальная регуляция функций

У простейших одноклеточных животных одна единственная клетка осуществляет разнообразные функции. Усложнение же деятельности организма в процессе эволюции привело к разделению функций различных клеток – их специализации. Для управления такими сложными многоклеточными системами уже было недостаточно древнего способа – переноса регулирующих жизнедеятельность веществ жидкими средами организма.

Регуляция различных функций у высокоорганизованных животных и человека осуществляется двумя путями: гуморальным (лат. гумор – «жидкость») – через кровь, лимфу и тканевую жидкость и нервным.

Возможности гуморальной регуляции функций ограничены тем, что она действует **сравнительно медленно** и не может обеспечить срочных ответов организма (быстрых движений, мгновенной реакции на экстренные раздражители). Кроме того, гуморальным путем происходит широкое вовлечение различных органов и тканей в реакцию (по принципу **«Всем, всем, всем!»**). В отличие от этого, с помощью нервной системы возможно **быстрое и точное управление** различными отделами целостного организма, доставка сообщений точному адресату. Оба эти механизма тесно связаны, однако ведущую роль в регуляции функций играет нервная система.

В регуляции функционального состояния органов и тканей принимают участие особые вещества – нейропептиды, выделяемые железой внутренней секреции гипофизом и нервными клетками спинного и головного мозга. В настоящее время известно около сотни подобных веществ, которые являются осколками белков и, **не вызывая сами возбуждения клеток, могут заметно изменять их функциональное состояние**. Они влияют на сон, процессы обучения и памяти, на мышечный тонус (в частности, на позную асимметрию), вызывают обездвижение или обширные судороги мышц, обладают обезболивающим и наркотическим эффектом. Оказалось, что концентрация нейропептидов в плазме крови у спортсменов может превышать средний уровень у нетренированных лиц в 6–8 раз, повышая эффективность соревновательной деятельности. В условиях чрезмерных тренировочных занятий происходит истощение нейропептидов и срыв адаптации спортсмена к физическим нагрузкам.

2.3. Рефлекторный механизм деятельности нервной системы

В деятельности нервной системы основным является рефлекторный механизм. Рефлекс – **это ответная реакция организма на внешнее раздражение, осуществляемая с участием нервной системы**.

Нервный путь рефлекса называется рефлекторной дугой. В состав рефлекторной дуги входят: 1) воспринимающее образование – рецептор; 2) чувствительный или афферентный нейрон, связывающий рецептор с нервными центрами; 3) промежуточные (или вставочные) нейроны нервных центров; 4) эфферентный нейрон, связывающий нервные центры с периферией; 5) рабочий орган, отвечающий на раздражение – мышца или железа.

Наиболее простые рефлекторные дуги включают всего две нервные клетки, однако множество рефлекторных дуг в организме состоят из значительного количества разнообраз-

ных нейронов, расположенных в различных отделах центральной нервной системы. Выполняя ответные реакции, нервные центры посылают команды к рабочему органу (например, скелетной мышце) через эфферентные пути, которые выполняют роль так называемых каналов прямой связи. В свою очередь, в ходе осуществления рефлекторного ответа или после него рецепторы, находящиеся в рабочем органе, и другие рецепторы тела посылают в центральную нервную систему информацию о результате действия. Аfferентные пути этих сообщений – каналы обратной связи. Полученная информация используется нервными центрами для управления дальнейшими действиями, т. е. прекращением рефлекторной реакции, ее продолжением или изменением. Следовательно, основу целостной рефлекторной деятельности составляет не отдельная рефлекторная дуга, а замкнутое рефлекторное кольцо, образованное прямыми и обратными связями нервных центров с периферией.

2.4. Гомеостаз

Внутренняя среда организма, в которой живут все его клетки, это **кровь, лимфа, межтканевая жидкость**. Ее характеризует **относительное постоянство** – гомеостаз различных показателей, так как любые ее изменения приводят к нарушению функций клеток и тканей организма, особенно высокоспециализированных клеток центральной нервной системы. К таким постоянным показателям гомеостаза относятся температура внутренних отделов тела, сохраняемая в пределах 36–37 °С, кислотно-основное равновесие крови, характеризующееся величиной $pH = 7,4–7,35$, осмотическое давление крови (7,6–7,8 атм), концентрация гемоглобина в крови – 130–160 г/д и др.

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

Степень сдвига показателей гомеостаза при существенных колебаниях условий внешней среды или при тяжелой работе у большинства людей очень невелика. Например, длительное изменение pH крови всего на 0,1–0,2 может привести к смертельному исходу. Однако в общей популяции имеются отдельные индивиды, обладающие способностью переносить гораздо большие сдвиги показателей внутренней среды. У высококвалифицированных спортсменов-бегунов в результате большого поступления молочной кислоты из скелетных мышц в кровь во время бега на средние и длинные дистанции pH крови может снижаться до величин 7,0 и даже 6,9. Лишь несколько человек в мире оказались способными подняться на высоту порядка 8800 м над уровнем моря (на вершину Эвереста) без кислородного прибора, т. е. существовать и двигаться в условиях крайнего недостатка кислорода в воздухе и, соответственно, в тканях организма. Эта способность определяется врожденными особенностями человека – так называемой **генетической нормой реакции**, которая даже для достаточно постоянных функциональных показателей организма имеет широкие индивидуальные различия.

2.5. Возникновение возбуждения и его проведение

2.5.1. Мембранные потенциалы

Мембрана клетки состоит из двойного слоя молекул липидов, повернутых «головками» наружу, а «хвостами» друг к другу. Между ними свободно плавают глыбы белковых молекул. Некоторые из них пронизывают мембрану насквозь. В части таких белков име-

ются особые поры или ионные каналы, через которые могут проходить ионы, участвующие в образовании мембранных потенциалов (рис. 1, А).

В возникновении и поддержании мембранного потенциала покоя основную роль играют два специальных белка. Один из них выполняет роль особого натрий-калиевого насоса, который за счет энергии АТФ активно перекачивает натрий из клетки наружу, а калий внутрь клетки. В результате концентрация ионов калия становится внутри клетки выше, чем в омывающей клетку жидкости, а ионов натрия – выше снаружи.

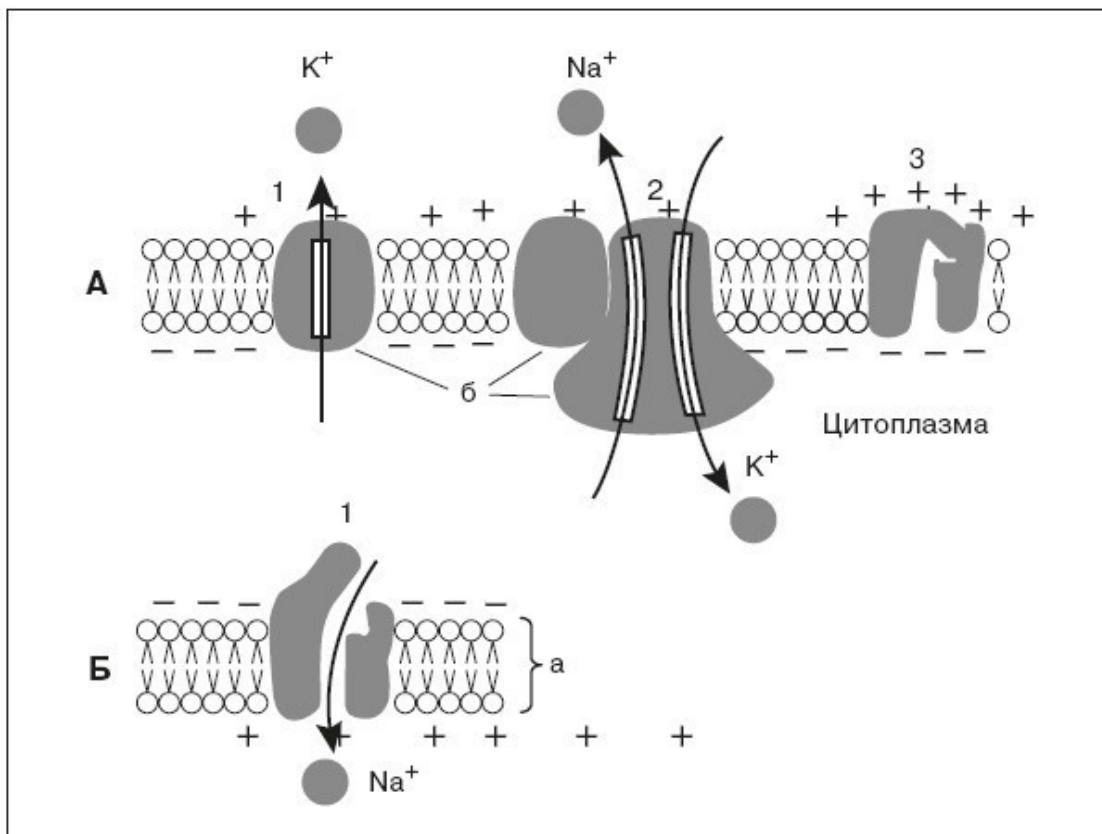


Рис. 1. Мембрана возбудимых клеток в покое (А) и при возбуждении (Б):

а – двойной слой липидов, б – белки мембраны;

А – каналы «утечки калия» (1), «натрий-калиевый насос» (2) и закрытый в покое натриевый канал (3); Б – открытый при возбуждении натриевый канал (1), вхождение ионов натрия в клетку и смена зарядов на наружной и внутренней стороне мембраны

Второй белок служит каналом утечки калия, через который ионы калия в силу диффузии стремятся выйти из клетки, где они содержатся в избытке. Ионы калия, выходя из клетки, создают положительный заряд на наружной поверхности мембраны. В результате внутренняя поверхность мембраны оказывается заряженной отрицательно по отношению к наружной. Таким образом, **мембрана в состоянии покоя поляризована, т. е. имеет определенную разность потенциалов по обе стороны мембраны**, называемая потенциалом покоя. Она равна для нейрона примерно минус 70 мВ, для мышечного волокна – минус 90 мВ. Измеряют мембранный потенциал покоя, вводя тонкий кончик микроэлектрода внутрь клетки, а второй электрод помещая в окружающую жидкость. В момент прокола мембраны и вхождения микроэлектрода внутрь клетки на экране осциллографа наблюдают смещение луча, пропорциональное величине потенциала покоя.

В основе возбуждения нервных и мышечных клеток лежит повышение проницаемости мембраны для ионов натрия – открывание натриевых каналов. Внешнее раздражение вызывает перемещение заряженных частиц внутри мембраны и уменьшение исходной разности потенциалов по обе стороны, или деполяризацию мембраны. Небольшие величины деполяризации приводят к открыванию части натриевых каналов и незначительному проникновению натрия внутрь клетки. Эти реакции являются подпороговыми и вызывают лишь *местные (локальные) изменения*.

При увеличении раздражения изменения мембранного потенциала достигают порога возбудимости, или критического уровня деполяризации, – около 20 мВ, при этом величина потенциала покоя снижается примерно до минус 50 мВ. В результате открывается значительная часть натриевых каналов. Происходит лавинообразное вхождение ионов натрия внутрь клетки, вызывающее резкое изменение мембранного потенциала, которое регистрируется в виде потенциала действия. Внутренняя сторона мембраны в месте возбуждения оказывается заряженной положительно, а внешняя – отрицательно (рис. 1,Б).

Весь этот процесс чрезвычайно кратковременный. Он занимает всего около 1–2 мс, после чего ворота натриевых каналов закрываются. К этому моменту достигает большой величины медленно нарастающая при возбуждении проницаемость для ионов калия. Выходящие из клетки ионы калия вызывают быстрое снижение потенциала действия. Однако окончательное восстановление исходного заряда продолжается еще некоторое время. В связи с этим в потенциале действия различают кратковременную высоковольтную часть – пик (или спайк) и длительные малые колебания – следовые потенциалы. Потенциалы действия мотонейронов имеют амплитуду пика около 100 мВ и длительность около 1,5 мс, в скелетных мышцах – амплитуда потенциала действия 120–130 мВ, а длительность 2–3 мс.

В процессе восстановления после потенциала действия **работа натрий-калиевого насоса** обеспечивает «откачку» излишних ионов натрия наружу и «накачивание» потерянных ионов калия внутрь, т. е. возвращение к исходной асимметрии их концентрации по обе стороны мембраны. На работу этого механизма тратится около 70 % всей необходимой клетке энергии.

Возникновение возбуждения (потенциала действия) возможно лишь при сохранении достаточного количества ионов натрия в окружающей клетку среде. Большие потери натрия организмом (например, с потом при длительной мышечной работе в условиях высокой температуры воздуха) могут нарушить нормальную деятельность нервных и мышечных клеток, снизив работоспособность человека. В условиях кислородного голодания тканей (например, при наличии большого кислородного долга во время мышечной работы) процесс возбуждения также нарушается из-за поражения (инактивации) механизма вхождения в клетку ионов натрия, и клетка становится невозбудимой. На процесс инактивации натриевого механизма влияет концентрация ионов Ca^{2+} в крови. При повышении содержания Ca^{2+} снижается клеточная возбудимость, а при дефиците Ca^{2+} возбудимость повышается и появляются непроизвольные мышечные судороги.

2.5.2. Проведение возбуждения

Потенциалы действия (импульсы возбуждения) обладают способностью распространяться вдоль по нервным и мышечным волокнам.

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

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

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

Скорость проведения в разных волокнах различна. Более толстые нервные волокна проводят возбуждение с большей скоростью: у них расстояния между перехватами Ранвье больше и длиннее скачки. Наибольшую скорость проведения имеют двигательные и проприоцептивные афферентные нервные волокна – до 100 м/с. В тонких симпатических нервных волокнах (особенно в немиелинизированных волокнах) скорость проведения мала – порядка 0,5-15 м/с.

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

3. Нервная система

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

3.1. Основные функции ЦНС

Все важнейшие поведенческие реакции человека осуществляются с помощью ЦНС.

Основные функции ЦНС:

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

У высших животных и человека **ведущим отделом ЦНС является кора больших полушарий**. Она управляет наиболее сложными функциями в жизнедеятельности человека – психическими процессами (сознание, мышление, речь, память и др.).

Основные методы изучения функций ЦНС – методы удаления и раздражения (в клинике и на животных), регистрации электрических явлений, метод условных рефлексов.

Продолжают разрабатываться новые методы изучения ЦНС: с помощью так называемой **компьютерной томографии** можно увидеть морфофункциональные изменения мозга на различной его глубине; фотосъемки в инфракрасных лучах (**тепловидение**) позволяют обнаружить наиболее «горячие» точки мозга; новые данные о работе мозга дает изучение его **магнитных колебаний**.

3.2. Основные функции и взаимодействия нейронов

Основными структурными элементами нервной системы являются нервные клетки или нейроны.

3.2.1. Основные функции нейронов

Через нейроны осуществляется передача информации от одного участка нервной системы к другому, обмен информацией между нервной системой и различными участками тела. В нейронах происходят сложнейшие процессы обработки информации. С их помощью формируются ответные реакции организма (рефлексы) на внешние и внутренние раздражения.

Таким образом, **основными функциями нейронов являются: восприятие внешних раздражений** – рецепторная функция, **их переработка** интегративная функция **и передача нервных влияний на другие нейроны или различные рабочие органы** – эффекторная функция. В теле нервной клетки, или соме, происходят основные процессы переработки информации. Многочисленные древовидно разветвленные отростки – дендриты (*греч.* дендрон – «дерево») служат входами нейрона, через которые сигналы поступают в нервную клетку. Выходом нейрона является отходящий от тела клетки отросток – аксон (*греч.* аксис – «ось»), который передает нервные импульсы дальше – другой нервной клетке или рабочему органу (мышце, железе). Особенно высокой возбудимостью обладает начальная часть аксона и расширение в месте его выхода из тела клетки – аксонный холмик нейрона. Именно в этом сегменте клетки возникает нервный импульс.

3.2.2. Типы нейронов

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

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

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

3.2.3. Возбуждающие и тормозящие синапсы

Взаимодействие нейронов между собой (и с эффекторными органами) происходит через специальные образования – синапсы (*греч.* – «контакт»). Они образуются концевыми разветвлениями нейрона на теле или отростках другого нейрона. **Чем больше синапсов на нервной клетке, тем больше она воспринимает различных раздражений** и, следовательно, шире сфера влияний на ее деятельность и возможность участия в разнообразных реакциях организма. Особенно много синапсов в высших отделах нервной системы и именно у нейронов с наиболее сложными функциями.

В структуре синапса различают три элемента (рис. 2):

- 1) пресинаптическую мембрану, образованную утолщением мембраны конечной веточки аксона;
- 2) синаптическую щель между нейронами;
- 3) постсинаптическую мембрану – утолщение прилегающей поверхности следующего нейрона.

В большинстве случаев передача влияния одного нейрона на другой осуществляется химическим путем. В пресинаптической части контакта имеются **синаптические пузырьки**, которые содержат специальные вещества – медиаторы, или посредники. Ими могут быть **ацетилхолин** (в некоторых клетках спинного мозга, в вегетативных узлах), **норадреналин** (в окончаниях симпатических нервных волокон, в гипоталамусе), некоторые **аминокислоты** и др. Приходящие в окончания аксона нервные импульсы вызывают опорожнение синаптических пузырьков и выведение медиатора в синаптическую щель.

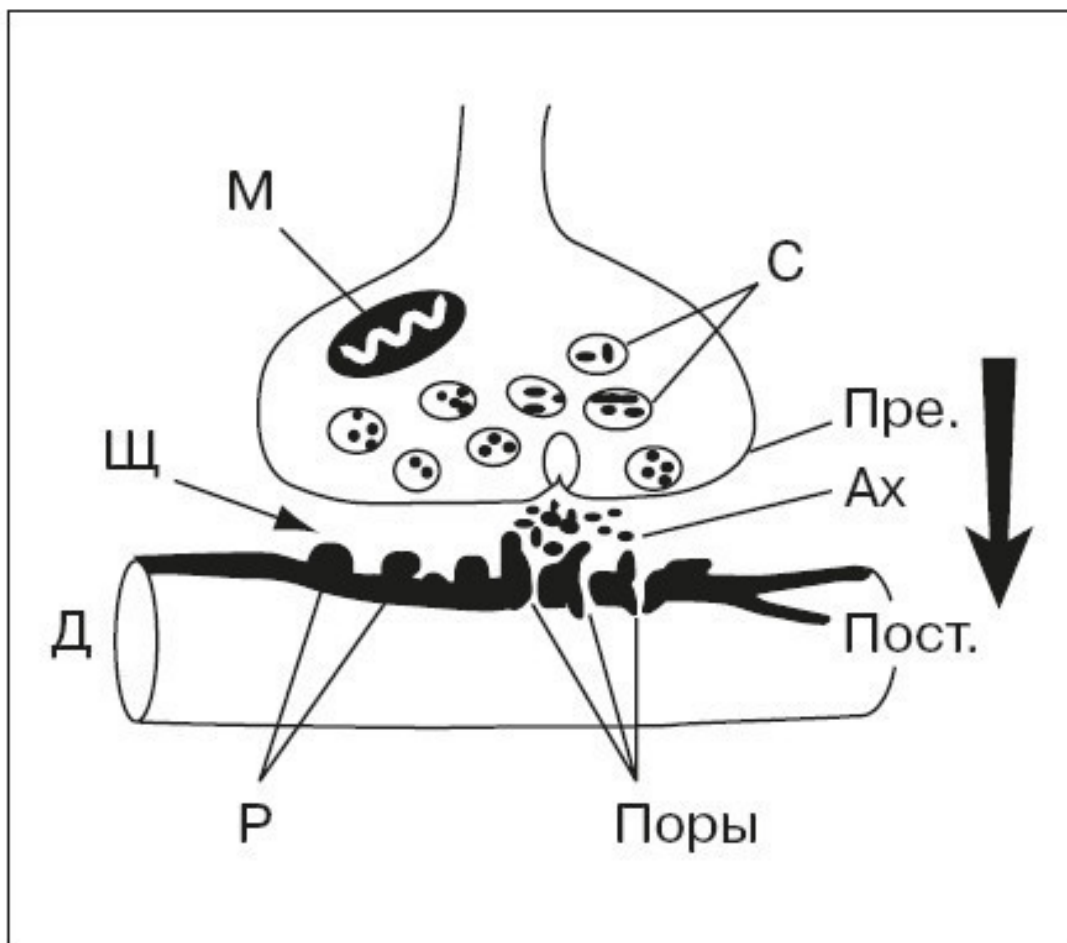


Рис. 2. Схема синапса:

Пре. – пресинаптическая мембрана;

Пост- постсинаптическая мембрана;

С – синаптические пузырьки;

Щ – синаптическая щель;

М – митохондрий;

Ах – ацетилхолин;

Р – рецепторы и поры (Поры) дендрита (Д) следующего нейрона; стрелка – одностороннее проведение возбуждения

По характеру воздействия на последующую нервную клетку различают возбуждающие и тормозящие синапсы.

В возбуждающих синапсах медиаторы (например, ацетилхолин) связываются со специфическими макромолекулами постсинаптической мембраны и вызывают ее деполяризацию. При этом регистрируется небольшое и кратковременное (около 1 мс) колебание мембранного потенциала в сторону **деполяризации** или возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП). Для возбуждения нейрона необходимо, чтобы ВПСП достиг порогового уровня. Для этого величина деполяризационного сдвига мембранного потенциала должна составлять не менее 10 мВ. Действие медиатора очень кратковременно (1–2 мс), после чего он расщепляется на неэффективные компоненты (например, **ацетилхолин расщепляется ферментом холинэстеразой на холин и уксусную кислоту**) или поглощается обратно пресинаптическими окончаниями (например, норадреналин).

В тормозящих синапсах содержатся **тормозные медиаторы** (например, *гамма-аминомасляная кислота*). Их действие на постсинаптическую мембрану вызывает усиление выхода ионов калия из клетки и увеличение поляризации мембраны. При этом регистрируется кратковременное колебание мембранного потенциала в сторону **гиперполяризации** – тормозящий постсинаптический потенциал (ТПСП). В результате нервная клетка оказывается заторможенной. Возбудить ее труднее, чем в исходном состоянии. Для этого понадобится более сильное раздражение, чтобы достичь критического уровня деполяризации.

3.2.4. Возникновение импульсного ответа нейрона

На мембране тела и дендритов нервной клетки находятся как возбуждающие, так и тормозящие синапсы. В отдельные моменты времени часть их может быть неактивной, а другая часть оказывает активное влияние на прилегающие к ним участки мембраны. Общее изменение мембранного потенциала нейрона является результатом сложного взаимодействия (интеграции) местных ВПСР и ТПСР всех многочисленных активированных синапсов. При одновременном влиянии как возбуждающих, так и тормозящих синапсов происходит алгебраическое суммирование (т. е. взаимное вычитание) их эффектов. При этом возбуждение нейрона возникнет лишь в том случае, если **сумма возбуждающих постсинаптических потенциалов окажется больше суммы тормозящих**. Это превышение должно составлять определенную пороговую величину (около 10 мВ). Только в этом случае появляется потенциал действия клетки. Следует отметить, что в целом возбудимость нейрона зависит от его размеров: **чем меньше клетка, тем выше ее возбудимость**.

С появлением потенциала действия начинается процесс проведения нервного импульса по аксону и передача его на следующий нейрон или рабочий орган, т. е. осуществляется эффекторная функция нейрона. **Нервный импульс является основным средством связи между нейронами.**

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

3.3. Особенности деятельности нервных центров

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

3.3.1. Особенности проведения возбуждения через нервные центры

Нервным центром **называют совокупность нервных клеток, необходимых для осуществления какой-либо функции**. Эти центры отвечают соответствующими рефлекторными реакциями на внешнее раздражение, поступившее от связанных с ними рецепторов. Клетки нервных центров реагируют и на непосредственное их раздражение веществами, находящимися в протекающей через них крови (гуморальные влияния). В целостном организме имеется строгое согласование – координация их деятельности.

Проведение волны возбуждения от одного нейрона к другому через синапс происходит в большинстве нервных клеток химическим путем – с помощью медиатора, а медиатор содержится лишь в пресинаптической части синапса и отсутствует в постсинаптической мембране. Поэтому **важной особенностью проведения возбуждения через синаптические контакты является** одностороннее проведение нервных влияний, которое возможно лишь от пресинаптической мембраны к постсинаптической и невозможно в обратном направлении.

нии. В связи с этим поток нервных импульсов в рефлекторной дуге имеет определенное направление от афферентных нейронов к вставочным и затем к эфферентным – мотонейронам или вегетативным нейронам.

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

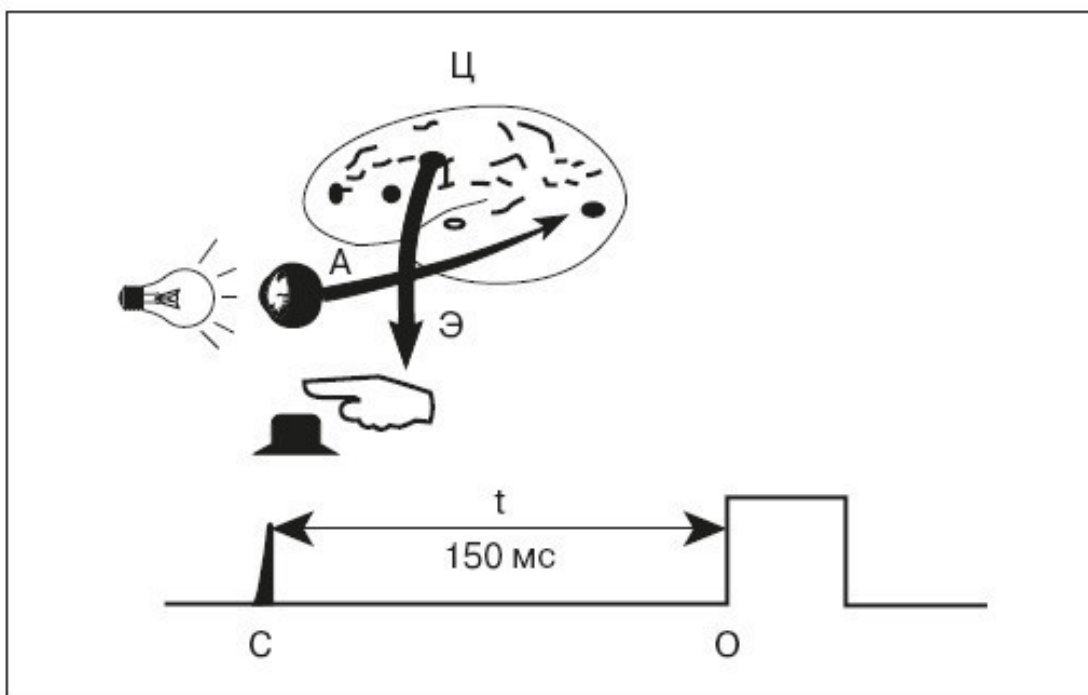


Рис. 3. Схема измерения времени двигательной реакции:

А – афферентные, Э – эфферентные и Ц – центральные пути:

С – отметка светового сигнала:

О – отметка нажима кнопки: 1150 мс – время реакции

При рефлекторной деятельности **общее время от момента нанесения внешнего раздражения до появления ответной реакции организма – так называемое** скрытое, или латентное, время рефлекса определяется в основном длительностью проведения через синапсы. Величина латентного времени рефлекса служит важным **показателем функционального состояния нервных центров**. Измерение латентного времени простой двигательной реакции человека на внешний сигнал широко используется в практике для оценки функционального состояния ЦНС (рис. 3).

3.3.2. Суммация возбуждения

В ответ на одиночную афферентную волну, идущую от рецепторов к нейронам, в пресинаптической части синапса освобождается небольшое количество медиатора. При этом в постсинаптической мембране нейрона обычно возникает ВПСП – небольшая местная депolarизация. Для того чтобы общая по всей мембране нейрона величина ВПСП достигала порога возникновения потенциала действия, требуется суммация на мембране клетки многих подпороговых ВПСП. Лишь в результате такой суммации возбуждения возникает ответ нейрона. *Различают пространственную и временную суммацию.*

Пространственная суммация наблюдается в случае одновременного поступления нескольких импульсов в один и тот же нейрон по разным пресинаптическим волокнам. Одномоментное возбуждение синапсов в различных участках мембраны нейрона повышает амплитуду суммарного ВПСП до пороговой величины. В результате возникает ответный импульс нейрона и осуществляется рефлекторная реакция. Например, для получения ответа двигательной клетки спинного мозга обычно требуется одновременная активация 50-100 афферентных волокон от соответствующих периферических рецепторов.

Временная суммация происходит при активации одного и того же афферентного пути серией последовательных раздражений. Если интервалы между поступающими импульсами достаточно коротки и ВПСП нейрона от предыдущих раздражений не успевают затухать, то последующие ВПСП накладываются друг на друга, пока депolarизация мембраны нейрона не достигнет критического уровня для возникновения потенциала действия. Таким способом даже слабые раздражения через некоторое время могут вызывать ответные реакции организма (например, чихание и кашель в ответ на слабые раздражения слизистой оболочки дыхательных путей).

3.3.3. Трансформация и усвоение ритма

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

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

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

3.3.4. Следовые процессы

После окончания действия раздражителя активное состояние нервной клетки или нервного центра обычно продолжается еще некоторое время. Длительность следовых процессов различна: небольшая в спинном мозге (несколько секунд или минут), значительно

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

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

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

3.4. Координация деятельности ЦНС

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

3.4.1. Значение процесса торможения в ЦНС

Явление торможения в нервных центрах было впервые открыто И.М. Сеченовым в 1862 г. Значение этого процесса было рассмотрено им в книге «Рефлексы головного мозга» (1863).

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

Тормозные процессы – необходимый компонент в координации нервной деятельности. Во-первых, *процесс торможения ограничивает распространение возбуждения* на соседние нервные центры, чем способствует его концентрации в необходимых участках нервной системы. Во-вторых, возникая в одних нервных центрах параллельно с возбуждением других нервных центров, процесс торможения тем самым *выключает деятельность ненужных в данный момент органов*. В-третьих, развитие торможения в нервных центрах предохраняет их от чрезмерного перенапряжения при работе, т. е. *играет охранительную роль*.

3.4.2. Постсинаптическое и пресинаптическое торможение

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

Постсинаптическое торможение – это тормозные эффекты, возникающие в постсинаптической мембране. Чаще всего этот вид торможения связан с наличием в ЦНС специальных тормозных нейронов. Они представляют собой особый тип вставочных нейронов, у которых

окончания аксонов выделяют тормозный медиатор. Одним из таких медиаторов является **гамма-аминомасляная кислота (ГАМК)**.

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

К специальным тормозным нейронам относятся клетки Рэншоу в спинном мозге, клетки Пуркинье мозжечка, корзинчатые клетки в промежуточном мозге и др. Большое значение, например, тормозные клетки имеют при регуляции деятельности мышц-антагонистов: приводя к расслаблению мышц-антагонистов, они облегчают тем самым одновременное сокращение мышц-агонистов (рис. 4).

Клетки Рэншоу участвуют в регуляции уровня активности отдельных мотонейронов спинного мозга. При возбуждении мотонейрона импульсы поступают по его аксону к мышечным волокнам и одновременно по коллатерали аксона – к тормозной клетке Рэншоу. Аксоны последней «возвращаются» к этому же нейрону, вызывая его торможение. Чем больше возбуждающих импульсов посылает мотонейрон на периферию (а значит, и к тормозной клетке), тем сильнее это возвратное торможение (разновидность постсинаптического торможения). Такая замкнутая система действует как **механизм саморегуляции нейрона**, предохраняя его от чрезмерной активности.

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

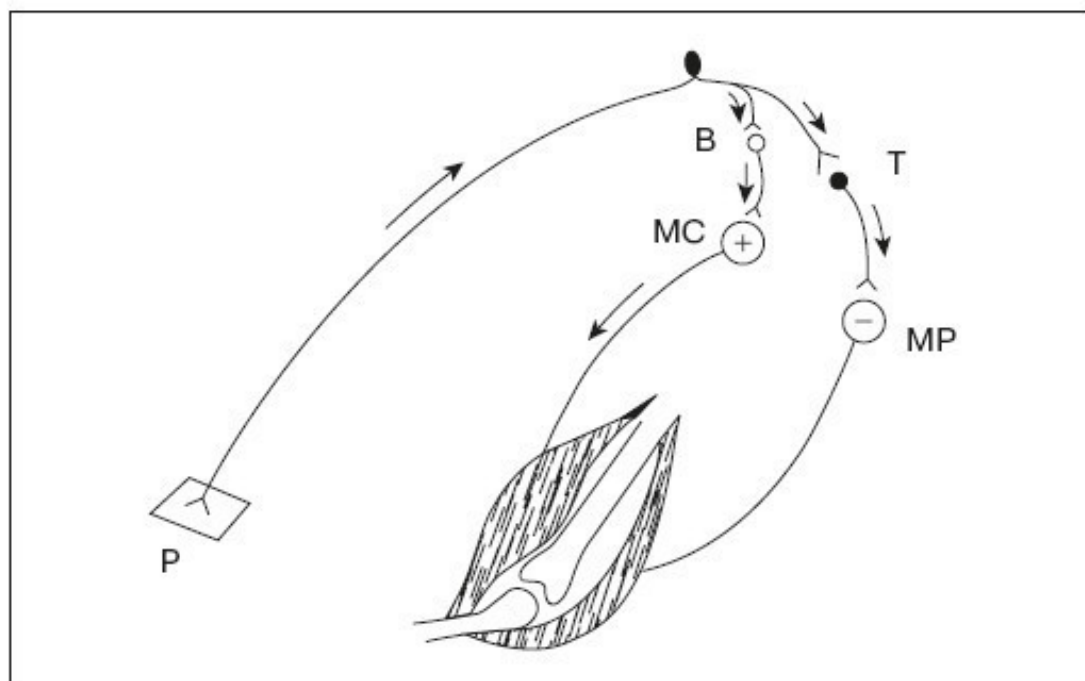


Рис. 4. Участие тормозной клетки в регуляции мышц антагонистов:

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

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

Пресинаптическое торможение возникает перед синаптическим контактом – в пресинаптической области. Окончание аксона тормозной нервной клетки образует синапс на конце аксона возбуждающей нервной клетки, вызывает чрезмерно сильную деполяризацию мембраны этого аксона, которая угнетает проходящие здесь потенциалы действия и тем самым блокирует передачу возбуждения. Этот вид торможения ограничивает поток афферентных импульсов к нервным центрам, выключая посторонние для основной деятельности влияния.

3.4.3. Явления иррадиации и концентрации

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

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

Процесс иррадиации играет важную **положительную роль** при формировании новых реакций организма (ориентировочных реакций, условных рефлексов). Чем больше активируется различных нервных центров, тем легче отобрать из их числа наиболее нужные для последующей деятельности центры. **Благодаря иррадиации** возбуждения между различными нервными центрами **возникают новые функциональные взаимосвязи – условные рефлексы.** На этой основе возможно, например, формирование новых двигательных навыков.

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

3.4.4. Доминанта

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

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

Доминирующий очаг может возникнуть **при повышенном уровне возбудимости** нервных клеток, который создается различными гуморальными и нервными влияниями. Он подавляет деятельность других центров, оказывая сопряженное торможение.

Объединение большого числа нейронов в одну доминантную систему происходит путем взаимного **сонастраивания на общий темп активности, т. е. путем усвоения ритма.** Одни нервные клетки снижают свой более высокий темп деятельности, а другие – повышают низкий темп до некоторого среднего, оптимального ритма. Доминанта может надолго сохраняться в скрытом, следовом состоянии (**потенциальная доминанта**). При

возобновлении прежнего состояния или прежней внешней ситуации доминанта может снова возникнуть (**актуализация доминанты**). Например, в предстартовом состоянии активизируются все те нервные центры, которые входили в рабочую систему во время предыдущих тренировок, и соответственно усиливаются функции, связанные с работой. Мысленное выполнение физических упражнений или представление движений также воспроизводит рабочую доминанту, что **обеспечивает тренирующий эффект представления движений и является основой так называемой идеомоторной тренировки**. При полном расслаблении (например, при аутогенной тренировке) спортсмены добиваются устранения рабочих доминант, что ускоряет процессы восстановления.

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

3.5. Функции спинного мозга и подкорковых отделов головного мозга

В ЦНС различают более древние **сегментарные** и эволюционно более молодые **надсегментарные** отделы нервной системы. К сегментарным отделам относят спинной, продолговатый и средний мозг, участки которых регулируют функции отдельных частей тела, лежащих на том же уровне. Надсегментарные отделы – промежуточный мозг, мозжечок и кора больших полушарий не имеют непосредственных связей с органами тела, а управляют их деятельностью через нижележащие сегментарные отделы.

3.5.1. Спинной мозг

Спинной мозг является низшим и наиболее древним отделом ЦНС.

В составе серого вещества спинного мозга человека насчитывают около 13,5 млн нервных клеток. Из них **основную массу (97 %) представляют промежуточные клетки (вставочные или интернейроны)**, которые обеспечивают сложные процессы координации внутри спинного мозга. Среди мотонейронов спинного мозга выделяют крупные альфа-мотонейроны и мелкие – гамма-мотонейроны. От альфа-мотонейронов отходят наиболее толстые и быстропроводящие волокна двигательных нервов, вызывающие сокращения скелетных мышечных волокон. Тонкие волокна гамма-мотонейронов не вызывают сокращения мышц. Они подходят к проприорецепторам – мышечным веретенам – и регулируют их чувствительность.

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

Мотонейроны спинного мозга иннервируют все скелетные мышцы (за исключением мышц лица). Спинной мозг осуществляет элементарные двигательные рефлексы – сгибательные и разгибательные, ритмические, шагательные, возникающие при раздражении кожи или проприорецепторов мышц и сухожилий, а также посылает постоянную импульсацию к мышцам, поддерживая мышечный тонус. Специальные мотонейроны иннервируют дыхательную мускулатуру (межреберные мышцы и диафрагму) и обеспечивают дыхательные движения. Вегетативные нейроны иннервируют все внутренние органы (сердце,

сосуды, потовые железы, железы внутренней секреции, пищеварительный тракт, мочеполовую систему).

Проводниковая функция спинного мозга связана с передачей в вышележащие отделы нервной системы получаемого с периферии потока информации и с проведением импульсов, идущих из головного мозга в спинной.

За последние годы разработаны специальные методики для изучения деятельности спинного мозга у здорового человека. Так, например, функциональное состояние альфамотонейронов оценивают по изменению ответных потенциалов мышц при периферических раздражениях – так называемому ***H-рефлексу*** (рефлексу Гофмана) икроножной мышцы при раздражении большеберцового нерва и по ***T-рефлексу*** (от тендон – «сухожилие») камбаловидной мышцы при раздражении ахиллова сухожилия. Разработаны методики регистрации (с неповрежденных покровов тела) потенциалов, проходящих по спинному мозгу в головной.

3.5.2. Продолговатый мозг и варолиев мост

Продолговатый мозг и варолиев мост (в целом – задний мозг) являются частью ствола мозга. Здесь находится большая группа черепномозговых нервов (от V до XII пары), иннервирующих кожу, слизистые оболочки, мускулатуру головы и ряд внутренних органов (сердце, легкие, печень). Тут же находятся ***центры многих пищеварительных рефлексов*** – жевания, глотания, движений желудка и части кишечника, выделения пищеварительных соков, а также ***центры некоторых защитных рефлексов*** (чихания, кашля, мигания, слезоотделения, рвоты) и ***центры водносолевого и сахарного обмена***. На дне IV желудочка в продолговатом мозге находится жизненно важный ***дыхательный центр***, состоящий из центров вдоха и выдоха. Его составляют мелкие клетки, посылающие импульсы к дыхательным мышцам через мотонейроны спинного мозга.

В непосредственной близости расположен ***сердечно-сосудистый центр***. Его крупные клетки регулируют деятельность сердца и просвет сосудов. Переплетение клеток дыхательного и сердечно-сосудистого центров обеспечивает их тесное взаимодействие.

Продолговатый мозг играет важную роль в осуществлении двигательных актов и в регуляции тонуса скелетных мышц, ***повышая тонус мышц-разгибателей***. Он принимает участие, в частности, в осуществлении ***установочных рефлексов позы*** (шейных, лабиринтных). Через продолговатый мозг проходят восходящие ***пути слуховой, вестибулярной, проприоцептивной и тактильной чувствительности***.

3.5.3. Средний мозг

В состав среднего мозга входят четверохолмия, черная субстанция и красные ядра. В передних буграх четверохолмия находятся ***зрительные подкорковые центры***, а в задних ***слуховые***. Средний мозг участвует в ***регуляции движений глаз***, осуществляет ***зрачковый рефлекс*** (расширение зрачков в темноте и сужение их на свету).

Четверохолмия выполняют ряд реакций, являющихся ***компонентами ориентировочного рефлекса***. В ответ на внезапное раздражение происходит поворот головы и глаз в сторону раздражителя, а у животных – настораживание ушей. Этот рефлекс (по И.П. Павлову, рефлекс «Что такое?») необходим для подготовки организма к своевременной реакции на любое новое воздействие.

Черная субстанция среднего мозга имеет отношение к рефлексам жевания и глотания, участвует в ***регуляции тонуса мышц*** (особенно при выполнении мелких движений пальцами рук) и в организации содружественных двигательных реакций.

Красное ядро среднего мозга выполняет моторные функции – *регулирует тонус скелетных мышц*, вызывая усиление тонуса мышц-сгибателей. Оказывая значительное влияние на тонус скелетных мышц, средний мозг принимает участие в ряде *установочных рефлексов поддержания позы* (выпрямительных установке тела теменем вверх и др.).

3.5.4. Промежуточный мозг

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

Через таламус проходят все афферентные пути (за исключением обонятельных), которые направляются в соответствующие воспринимающие области коры (слуховые, зрительные и пр.). Ядра таламуса подразделяются на **специфические и неспецифические**. К специфическим относят **переключательные (релейные) ядра и ассоциативные**. Через переключательные ядра таламуса передаются афферентные влияния от всех рецепторов тела. Ассоциативные ядра получают импульсы от переключательных ядер и обеспечивают их взаимодействие. Помимо этих ядер в таламусе имеются **неспецифические ядра**, которые оказывают как активирующие, так и тормозящие влияния на небольшие области коры.

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

Гипоталамус **является высшим подкорковым центром регуляции вегетативных функций, состояний бодрствования и сна**. Здесь расположены вегетативные центры, **регулирующие обмен веществ** в организме, обеспечивающие **поддержание постоянства температуры тела** (у теплокровных) и нормального уровня **кровенного давления**, поддерживающие **водный баланс**, регулирующие **чувство голода и насыщения**. Раздражения задних ядер гипоталамуса вызывает усиление симпатических влияний, а передних – парасимпатические эффекты.

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

3.5.5. Неспецифическая система мозга

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

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

3.5.6. Мозжечок

Мозжечок – надсегментарное образование, не имеющее непосредственных связей с исполнительными аппаратами.

Мозжечок состоит из непарного образования – червя и парных полушарий.

Основными нейронами коры мозжечка являются многочисленные клетки Пуркинье. Благодаря обширным связям (на каждой клетке оканчивается до 200 000 синапсов) в них происходит **интеграция самых различных сенсорных влияний**, в первую очередь проприоцептивных, тактильных и вестибулярных. Представительство разных периферических рецепторов в коре мозжечка имеет **соматотопическую организацию** (греч. соматос – «тело», тоπος – «место»), т. е. отражает порядок их расположения в теле человека. Кроме того, этот порядок расположения соответствует такому же порядку расположения представительства участков тела в коре больших полушарий, что облегчает обмен информацией между корой и мозжечком и обеспечивает их совместную деятельность в управлении поведением человека. Правильная геометрическая организация нейронов мозжечка обуславливает его **значение в отсчете времени и четком поддержании темпа циклических движений**.

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

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

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

3.5.7. Базальные ядра

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

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

Базальные ядра участвуют в **образовании условных рефлексов и осуществлении сложных безусловных рефлексов (оборонительных, пищедобывательных и др.)**. Они обеспечивают необходимое положение тела во время физической работы, а также протекание **автоматических ритмических движений (древних автоматизмов)**.

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

3.6. Вегетативная нервная система

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

3.6.1. Функциональная организация вегетативной нервной системы

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

Вегетативная нервная система подразделяется на два отдела – симпатический и парасимпатический (рис. 5).

Эфферентные пути симпатической нервной системы начинаются в грудном и поясничном отделах спинного мозга от нейронов его боковых рогов. Передача возбуждения с предузловых симпатических волокон на послеузловые происходит с участием медиатора **ацетилхолина**, а с послеузловых волокон на иннервируемые органы – с участием медиатора **норадреналина**. Исключением являются волокна, иннервирующие потовые железы и расширяющие сосуды скелетных мышц, где возбуждение передается с помощью ацетилхолина.

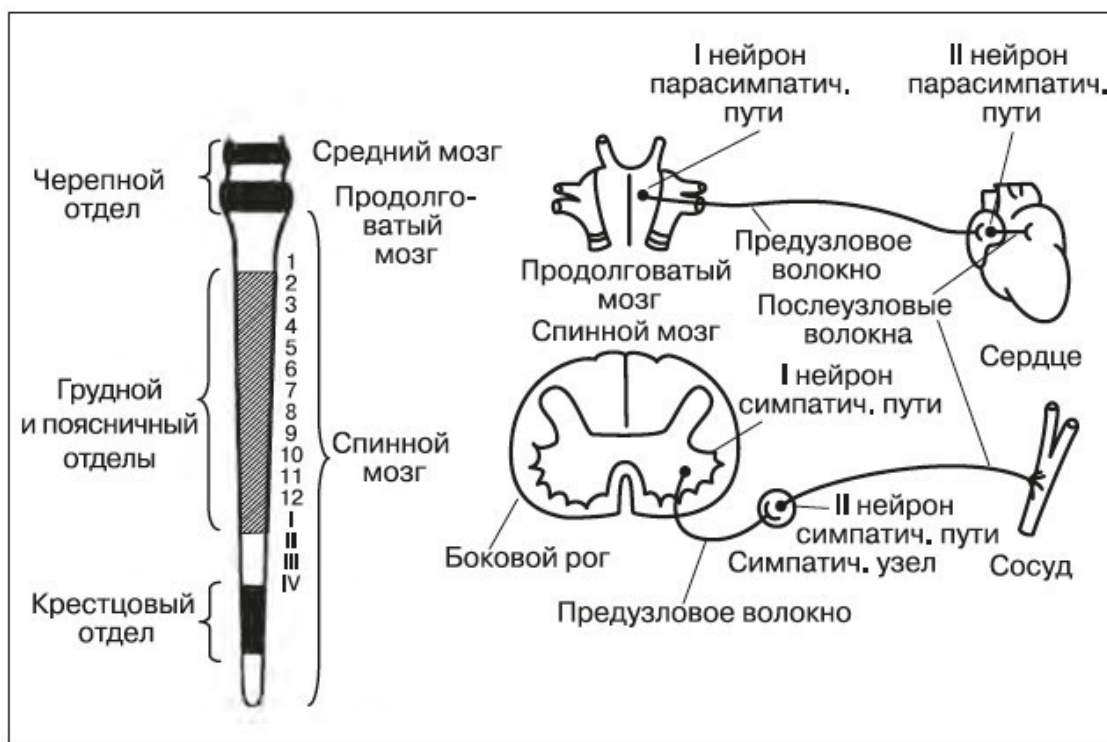


Рис. 5. Вегетативная нервная система.

Слева – область выхода волокон: парасимпатической (черный цвет) и симпатической (заштриховано) систем.

Арабские цифры – номера грудных сегментов, римские – номера поясничных сегментов.

Справа – строение эфферентной части рефлекторной дуги вегетативных рефлексов

Эфферентные пути парасимпатической нервной системы начинаются в головном мозге (от некоторых ядер среднего и продолговатого мозга) и в спинном мозге (от нейронов крестцового отдела). Проведение возбуждения в синапсах парасимпатического пути происходит с участием медиатора **ацетил-холина**. Второй эфферентный нейрон находится в иннервируемом органе или вблизи от него.

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

3.6.2. Функции симпатической нервной системы

С участием симпатической нервной системы протекают

многие важные рефлексы в организме, направленные на обеспечение его деятельного состояния, в том числе – его двигательной активности. К ним относятся рефлексы **расширения бронхов, учащения и усиления сердечных сокращений**, расширения сосудов сердца и легких при одновременном сужении сосудов кожи и органов брюшной полости (**обеспечение перераспределения крови**), выброс депонированной крови из печени и селезенки, расщепление гликогена до глюкозы в печени (**мобилизация углеводных источников энергии**), усиление деятельности желез внутренней секреции и потовых желез. Симпатическая нервная система **снижает деятельность ряда внутренних органов**: в результате сужения сосудов в почках уменьшаются процессы мочеобразования, угнетается секреторная и моторная деятельность органов желудочно-кишечного тракта; предотвращается акт мочеиспускания – расслабляется мышца стенки мочевого пузыря и сокращается его сфинктер.

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

Симпатический отдел нервной системы не только повышает уровень функционирования организма, но и **мобилизует его скрытые функциональные резервы**, активизирует деятельность мозга, повышает защитные реакции (иммунные реакции, барьерные механизмы и др.), запускает гормональные реакции. Особенное значение имеет симпатическая нервная система **при развитии стрессовых состояний** в наиболее сложных условиях жизнедеятельности. Л.А. Орбели подчеркивал важнейшее значение симпатических влияний для приспособления (адаптации) организма к напряженной работе, к различным условиям внешней среды. Эта функция была им названа адаптационно-трофической.

3.6.3. Функции парасимпатической нервной системы

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

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

3.6.4. Вегетативные рефлексy

Через вегетативные симпатические и парасимпатические пути ЦНС осуществляет некоторые вегетативные рефлексy, начинающиеся с различных рецепторов внешней и внутренней среды: *висцеро-висцеральные* (с внутренних органов на внутренние органы – например, дыхательно-сердечный рефлекс); *дермо-висцеральные* (с кожных покровов – изменение деятельности внутренних органов при раздражении активных точек кожи, например, иглоукалыванием, точечным массажем); *с рецепторов глазного яблока* – глазо-сердечный рефлекс Ашнера (урежение сердцебиений при надавливании на глазные яблоки – парасимпатический эффект); *моторно-висцеральные* – например, ортостатическая проба (учащение сердцебиения при переходе из положения лежа в положение стоя – симпатический эффект) и др. (рис. 6). *Они используются для оценки функционального состояния организма и особенно состояния вегетативной нервной системы* (оценки влияния симпатического или парасимпатического ее отдела).

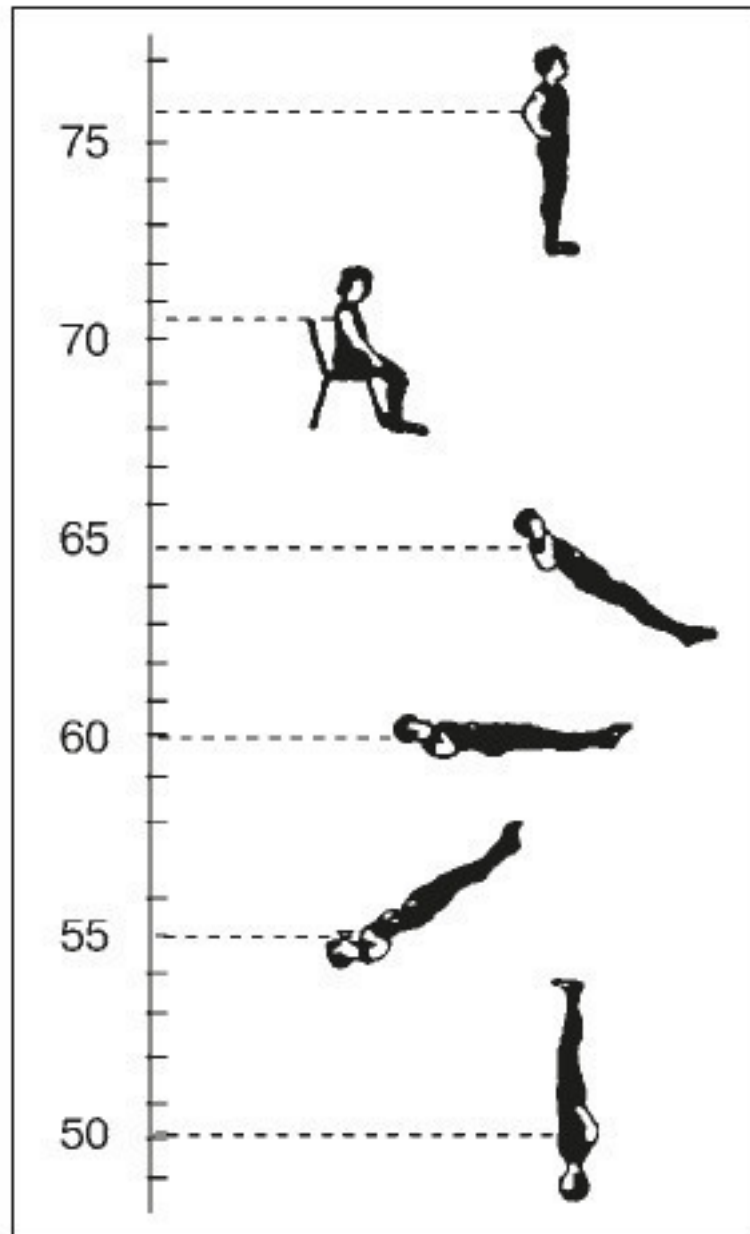


Рис. 6. Вегетативные рефлексy.

Влияние положения тела на частоту сердечных сокращений (уд./мин) (по: М.Р. Могендович, 1972)

3.7. Лимбическая система

Под лимбической системой понимают ряд корковых и подкорковых структур, функции которых связаны с организацией *мотивационно-эмоциональных реакций, процессами памяти и обучения.*

Корковые отделы лимбической системы, представляющие ее высший отдел, находятся на нижних и внутренних поверхностях больших полушарий (участки лобной коры, поясная извилина или лимбическая кора, гиппокамп и др.). К подкорковым структурам лимбической системы относят гипоталамус, некоторые ядра таламуса, среднего мозга и ретику-

лярной формации. Между всеми этими отделами имеются тесные прямые и обратные связи, образующие так называемое «лимбическое кольцо».

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

3.8. Функции коры больших полушарий

У высших млекопитающих животных и человека ведущий отдел ЦНС – это кора больших полушарий.

3.8.1. Корковые нейроны

Кора представляет собой слой серого вещества толщиной 2–3 мм, содержащий в среднем около 14 млрд нервных клеток. Характерным в ней является обилие межнейронных связей, рост которых продолжается до 18 лет, а в ряде случаев и далее.

Основными типами корковых клеток являются пирамидные и звездчатые нейроны. Звездчатые нейроны связаны с процессами *восприятия раздражений* и объединением деятельности различных пирамидных нейронов.

Пирамидные нейроны *осуществляют эфферентную функцию коры (преимущественно через пирамидный тракт) и внутрикорковые процессы взаимодействия* между удаленными друг от друга нейронами. Наиболее крупные пирамидные клетки – гигантские пирамиды Беца – находятся в передней центральной извилине (моторной зоне коры).

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

3.8.2. Функциональное значение различных корковых полей

По особенностям строения и функциональному значению отдельных корковых участков *вся кора подразделяется на три основные группы полей – первичные, вторичные и третичные* (рис. 7).

Первичные поля связаны с органами чувств и органами движения на периферии. Они обеспечивают *возникновение ощущений*. К ним относятся, например, поле болевой и мышечносуставной чувствительности в задней центральной извилине коры, зрительное поле в затылочной области, слуховое поле в височной области и моторное поле в передней центральной извилине. В первичных полях находятся высокоспециализированные клетки-

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

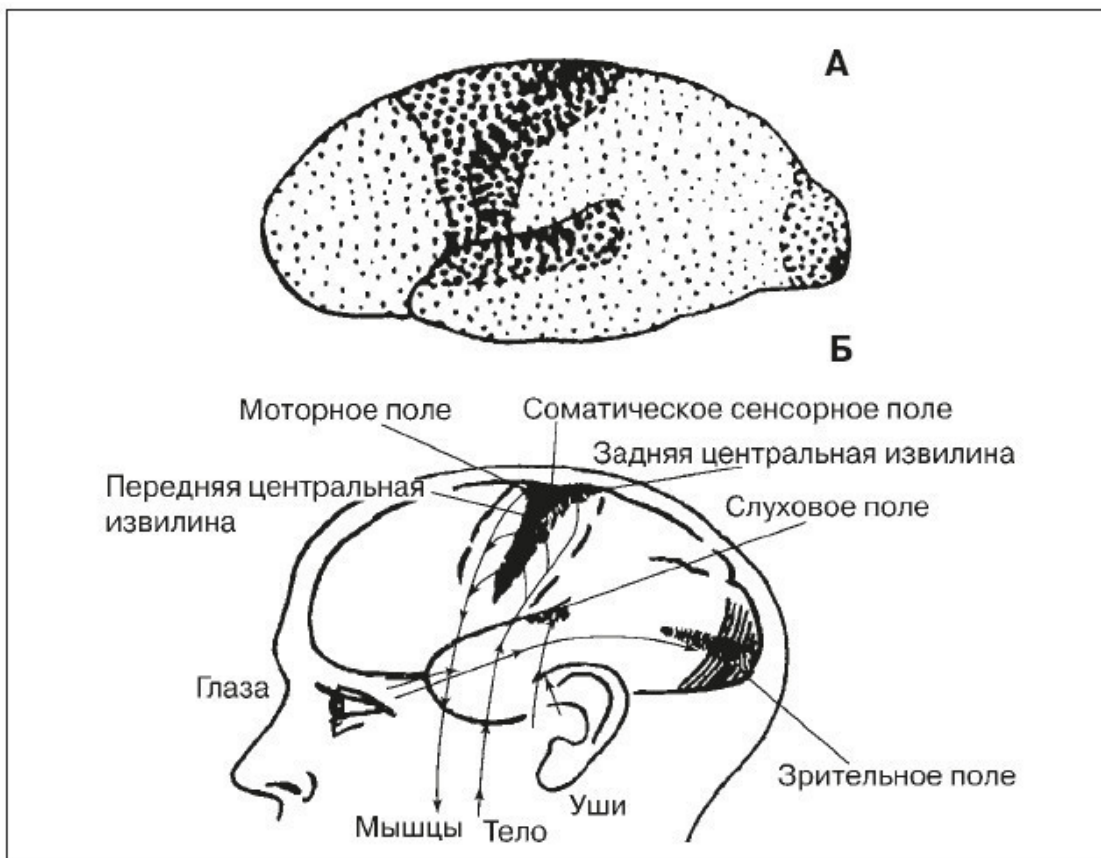


Рис. 7. Первичные, вторичные и третичные поля коры больших полушарий.

А: крупные точки – первичные поля, средние – вторичные поля, мелкие – третичные поля;

Б: первичные (проекционные) поля коры больших полушарий

Вторичные поля расположены рядом с первичными. В них происходит *осмысливание и узнавание звуковых, световых и других сигналов, возникают сложные формы обобщенного восприятия*. При поражении вторичных полей сохраняется способность видеть предметы, слышать звуки, но человек их не узнает, не помнит значения.

Третичные поля развиты практически только у человека.

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

Функцией задних третичных полей (главным образом, нижнетеменных областей коры) является прием, переработка и хранение информации. Они формируют представ-

ление о *схеме тела и схеме пространства*, обеспечивая пространственную ориентацию движений. *Передние третичные поля (переднелобные области)* выполняют общую регуляцию сложных форм поведения человека, формируя *намерения и планы, программы произвольных движений и контроль за их выполнением*. Развитие третичных полей у человека связывают с функцией речи. Мышление (внутренняя речь) возможно только при совместной деятельности различных сенсорных систем, объединение информации от которых происходит в третичных полях. При врожденном недоразвитии третичных полей человек не в состоянии овладеть речью (произносит лишь бессмысленные звуки) и даже простейшими двигательными навыками (не может одеваться, пользоваться орудиями труда и т. п.).

3.8.3. Парная деятельность и доминирование полушарий

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

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

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

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

3.8.4. Электрическая активность коры больших полушарий

Изменения функционального состояния коры отражаются в записи ее электрической активности – электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Современные электроэнцефалографы усиливают потенциалы мозга в 2–3 млн раз и дают возможность исследовать ЭЭГ от многих точек коры одновременно, т. е. изучать системные процессы. Регистрация ЭЭГ производится в виде чернильной записи на бумаге, а также в виде целостной картины на схеме поверхности

мозга, т. е. карты мозга (метод картирования) на экране мониторов современных компьютерных систем (рис. 8).



Рис. 8. Картирование мозга: многоканальная регистрация электроэнцефалограммы (ЭЭГ) человека на экране монитора и отражение возбужденных (светлые зоны) и заторможенных (темные зоны) участков коры

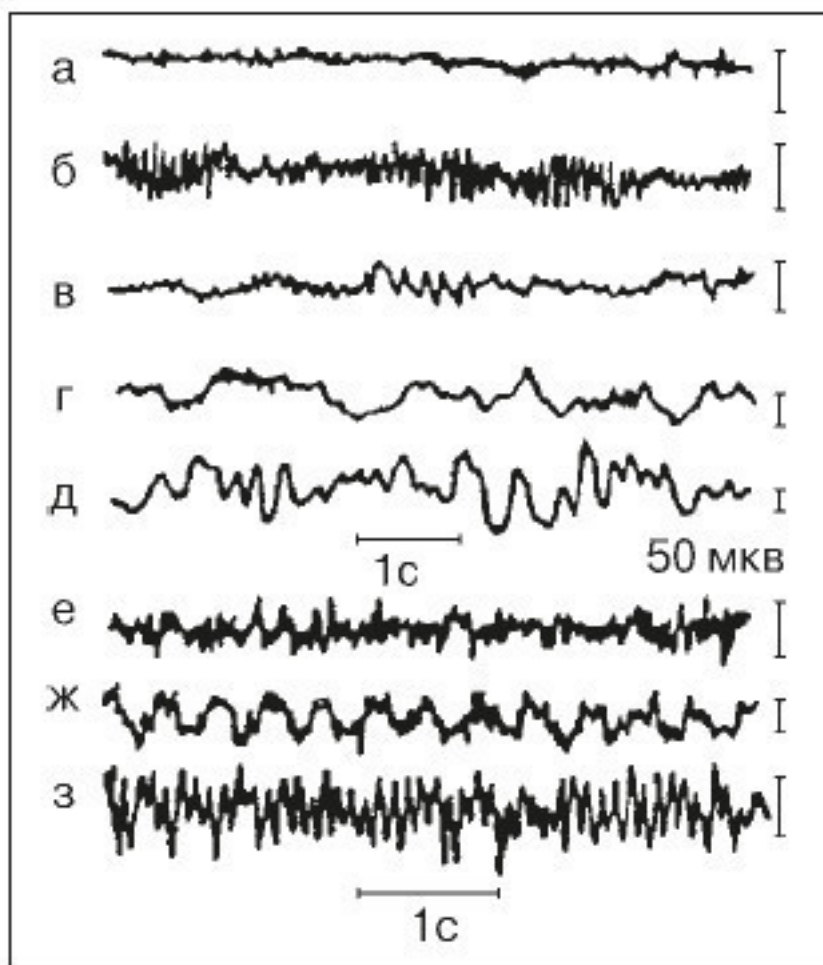


Рис. 9. ЭЭГ затылочной (а-д) и моторной (е-з) областей коры больших полушарий человека при различных состояниях и во время мышечной работы: а – активное состояние, глаза открыты (бета-ритм); б – покой, глаза закрыты (альфа-ритм); в – дремота (тета-ритм); г – засыпание (медленные волны); д – глубокий сон (дельта-ритм); е – непривычная или тяжелая работа – асинхронная частая активность (явление десинхронизации); ж – циклическая работа – медленные потенциалы в темпе движений («меченые ритмы» ЭЭГ); з – выполнение освоенного движения – появление альфа-ритма

Различают определенные **диапазоны частот**, называемые ритмами ЭЭГ (рис. 9): в состоянии относительного покоя чаще всего регистрируется альфа-ритм (8-13 колебаний в 1 с); в состоянии активного внимания – бета-ритм (14 колебаний в 1 с и выше); при засыпании, некоторых эмоциональных состояниях – тета-ритм (4-7 колебаний в 1 с); при глубоком сне, потере сознания, наркозе – дельта-ритм (1-3 колебания в 1 с).

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

Помимо фоновой активности в ЭЭГ выделяют отдельные ***потенциалы, связанные с какими-либо событиями:*** вызванные потенциалы, возникающие в ответ на внешние раздражения (слуховые, зрительные и др.); потенциалы, отражающие мозговые процессы при подготовке, осуществлении и окончании отдельных двигательных актов – это «волна ожидания», или условная негативная волна (Уолтер Г, 1966), премоторные, моторные и финальные потенциалы и др. Кроме того, регистрируют различные с верх мед ленные колебания длительностью от нескольких секунд до десятков минут (в частности, так называемые «омегатенциалы» и др.), которые отражают биохимические процессы регуляции функций и психической деятельности.

4. Высшая нервная деятельность

Развивая идеи И.М. Сеченова о рефлекторной основе поведенческой деятельности целостного организма, И.П. Павлов пришел к мысли, что в изменяющихся условиях внешней среды недостаточно обладать стандартными рефлекторными реакциями, а требуется **выработка новых рефлексов**, адекватных новым условиям существования. Впервые об условных рефлексах он заговорил в известной Мадридской речи в 1903 г.

4.1. Условия образования и разновидности условных рефлексов

Условные рефлексы по многим признакам отличаются от безусловных (табл. 1).

Условные рефлексы у млекопитающих и человека осуществляются корой больших полушарий (в этом также принимают участие таламический отдел промежуточного мозга и в ряде случаев подкорковые ядра).

И.П. Павловым была разработана **объективная методика** изучения приобретаемых или условных рефлексов, которая основывалась на **изоляции** обследуемого организма от посторонних раздражений и на **точной регистрации сигнала и ответа на него**.

Таблица 1

Различия условных и безусловных рефлексов

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
Врожденные реакции	Приобретенные реакции
Постоянно существующие реакции	Временно существующие реакции
Видовые рефлексы	Индивидуальные рефлексы
Имеются готовые рефлекторные дуги	Образуются новые рефлекторные дуги
Осуществляются всеми отделами ЦНС	Осуществляются ведущими отделами ЦНС

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

В процессе выработки приобретаемых рефлексов должны соблюдаться следующие условия:

- **сочетание любого индифферентного раздражителя с каким-либо значимым безусловным раздражением** (например, пищевым) – методика безусловного подкрепления;
- **индифферентное раздражение должно предшествовать безусловному**, чтобы приобрести сигнальное значение;
- **нервные центры**, к которым адресованы раздражения, **должны быть в состоянии оптимального возбуждения**.

Например, после предварительного изолированного действия светового сигнала собаке подавалось подкрепление – мясосухарный порошок и регистрировалось выделение слюны. После ряда сочетаний этих сигналов уже одно только включение света вызывало

выделение слюны, т. е. был выработан новый рефлекс, *биологический смысл* которого заключался в *подготовке организма* к приему пищи.

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

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

1) *генерализации* (обобщенное восприятие сигнала, когда условная реакция наблюдалась на любой сходный сигнал), основой чего были процессы *иррадиации возбуждения* в коре больших полушарий;

2) *концентрации возбуждения* (реакция только на конкретный сигнал), что появлялось за счет вырабатываемого *условного торможения* на посторонние неподкрепляемые сигналы;

3) *стабилизации* (упрочения условного рефлекса).

В дальнейших исследованиях условные рефлексы были выработаны в разнообразных экспериментальных условиях (в том числе в условиях свободного поведения) у различных животных, птиц, рыб, черепах, даже у амёб. Изучение биопотенциалов коры больших полушарий показало, что условием образования временной связи между изучаемыми корковыми центрами является пространственная синхронизация их электрической активности.

Различают несколько *разновидностей условных рефлексов*:

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

2) *наличные и следовые* на условный сигнал, непосредственно предшествующий безусловному подкреплению, и на его следовое влияние;

3) *положительные* (с активным проявлением ответной реакции) и *отрицательные* (с ее торможением);

4) *условные рефлексы на время* – при ритмической подаче условных сигналов ответная реакция появляется через заданный интервал даже при отсутствии очередного сигнала;

5) *условные рефлексы первого порядка* – на один предшествующий условный раздражитель – и *более высоких порядков*, когда безусловному подкреплению предшествует сочетание двух последовательно подающихся сигналов (свет + звук) – условный рефлекс второго порядка, трех сигналов (свет + звук + касалка) – условный рефлекс третьего порядка и т. д.

У собак вырабатываются в основном рефлексы третьего порядка, у обезьян – четвертого, у грудного ребенка – 5–6 порядка, у взрослого человека – двадцатого и более порядков. Освоение речи человеком представляет собой формирование огромной цепи условно-безусловных рефлексов, не требующих специального подкрепления.

При формировании новых двигательных навыков возникают особые рефлексы, которые в отличие от *сенсорных рефлексов или рефлексов I рода* (в которых новой частью рефлекторной дуги была афферентная часть) имеют новую часть рефлекторной дуги в эфферентном отделе (новые исполнительные аппараты – мышцы). Это так называемые *инструментальные, или оперантные, рефлексы – рефлексы II рода* (Конорский Ю.М., 1970).

4.2. Внешнее и внутреннее торможение условных рефлексов

По своему происхождению *торможение условных рефлексов может быть безусловным (врожденным) и условным (выработанным в течение жизни)*. К безусловному торможению относят *охранительное, или запредельное, торможение*, возникающее при чрезмерно сильном или длительном раздражении, и *внешнее торможение* условных рефлексов посторонними для центров условного рефлекса раздражителями (например, нарушение непрочного двигательного навыка у спортсмена в необычных условиях соревнований).

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

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

Дифференцировочное торможение вырабатывается при подкреплении одного условного сигнала (например, звук с частотой 500 Гц) и отсутствии подкрепления сходных с ним сигналов (звук 1000, 200 и 100 Гц), на которые первоначально (в период генерализации условного рефлекса) получался условный ответ. Этот вид торможения, в частности, позволяет спортсмену отдифференцировать сокращения ненужных мышц при выработке двигательного навыка, т. е. имеет важное координационное значение. Процесс воспитания человека сопровождается постоянной дифференцировкой подкрепляемых и осуждаемых обществом поведенческих реакций (что такое «хорошо» и что такое «плохо»).

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

4.3. Динамический стереотип

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

Например, у собаки выработан динамический стереотип на определенный порядок из 6 раздражителей, и имеются на них закрепленные условные величины слюноотделения, специфические для каждого сигнала: 1) свет – 12 капель; 2) звук – 20 капель; 3) метроном 120 уд./с – 10 капель; 4) метроном 60 уд./с (неподкрепляемый раздражитель) – 0 капель; 5) свет – 12 капель; 6) звук -20 капель. Если теперь подавать один и тот же сигнал, то ответная цепь реакций сохранится прежней: 1) свет – 12 капель; 2) свет -20 капель; 3) свет – 10 капель; 4) свет – 0 капель; 5) свет -12 капель; 6) свет – 20 капель. Однако изолированное включение светового раздражения сохраняет обычный ответ – 12 капель.

Следовательно, в коре больших полушарий собаки образована *цепь последовательно возбуждающихся или затормаживающихся нервных центров*, в которой активность каж-

дого автоматически вызывает включение следующего. Подобный стереотип возникает у спортсмена при выработке двигательного навыка, особенно при выполнении стандартных движений. Такой стереотип, связанный с цепью моторных актов, А.Н. Крестовников назвал **«двигательный динамический стереотип»**. Он легче образуется при выполнении циклических упражнений, чем ациклических.

4.4. Типы высшей нервной деятельности, первая и вторая сигнальная система

Случившееся в 1924 г. в Ленинграде сильное наводнение грозило затопить клетки с подопытными собаками, которые испытали сильный стресс. На следующий день обнаружилось, что у некоторых из них пропали прочно выработанные условные рефлексы, но у других рефлексы сохранились. Это навело И.П. Павлова на мысль о различных **типах нервной системы** у животных. **В качестве основных свойств нервной системы И.П. Павлов рассматривал силу возбуждения и торможения, их уравновешенность и подвижность.** С учетом этих свойств им были выделены следующие **четыре типа высшей нервной деятельности** (ВНД), которые оказались сходными с четырьмя темпераментами, выделенными еще Гиппократом в V веке до н. э.

1. **Тип сильный неуравновешенный (холерик).** Характеризуется сильным процессом возбуждения и более слабым процессом торможения, поэтому легко возбуждается и с трудом затормаживает свои реакции.

2. **Тип сильный уравновешенный и высокоподвижный (сангвиник).** Отличается сильными уравновешенными и высокоподвижными процессами возбуждения и торможения. Легко переключается с одной формы деятельности на другую, быстро адаптируется к новой ситуации.

3. **Тип сильный уравновешенный инертный (флегматик).** Имеет сильные и уравновешенные процессы возбуждения и торможения, но малоподвижный – медленно переключающийся с возбуждения на торможение и обратно. С трудом переходит от одного вида деятельности к другому, зато вынослив при длительной работе. Медленно, но прочно адаптируется к необычным условиям внешней среды.

4. **Тип слабый (меланхолик).** Характеризуется слабыми процессами возбуждения и торможения, с некоторым преобладанием тормозного процесса, мало адаптивен, подвержен неврозам. Зато обладает высокой чувствительностью к слабым раздражениям и может их легко дифференцировать.

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

Кроме того, И.П. Павлов выделил **специфически человеческие типы ВНД**, связанные с наличием у человека особой второй сигнальной системы – **слова видимого, слышимого, написанного, произносимого**, в отличие от первой сигнальной системы, общей для человека и животных, – **непосредственных раздражителей внешней или внутренней среды организма**. Вторая сигнальная система чрезвычайно расширила адаптационные возможности человека. Ее свойствами являются: **обобщение сигналов** первой и второй сигнальной системы, появление **абстракций** (сложных комплексных понятий – мужество, ярость, доброта и пр.), возможность **передачи накопленного опыта** предшествующих поколений последующим (возникновение науки, культуры и пр.). Вторая сигнальная система таким образом составила основу письменной и устной речи, появления математических и нотных символов, абстрактного мышления человека. Ее деятельность связывают с функциями тре-

тичных полей коры больших полушарий, преимущественно левого полушария у правшей, где находятся центры речи.

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

5. Нервно-мышечный аппарат

У человека существует три вида мышц: поперечно-полосатые скелетные мышцы, особая поперечно-полосатая сердечная мышца и гладкие мышцы внутренних органов.

5.1. Функциональная организация скелетных мышц

Скелетные мышцы человека содержат около 300 млн мышечных волокон и имеют площадь порядка 3 м². *Целая мышца представляет собой отдельный орган, а мышечное волокно – клетку.* Мышцы иннервируются *двигательными нервами*, передающими из центров моторные команды, *чувствительными нервами*, несущими в центры информацию о напряжении и движении мышц, и *симпатическими нервными волокнами*, влияющими на обменные процессы в мышце. Функции скелетных мышц *заключаются в перемещении частей тела друг относительно друга, перемещении тела в пространстве (локомоция) и поддержании позы тела.*

Функциональной единицей мышцы является двигательная единица, состоящая из *мотонейрона* спинного мозга, его *аксона* (двигательного нерва) с многочисленными окончаниями и иннервируемых им *мышечных волокон*. *Возбуждение мотонейрона вызывает одновременное сокращение всех входящих в эту единицу мышечных волокон.* Двигательные единицы (ДЕ) небольших мышц содержат малое число мышечных волокон (ДЕ мышц глазного яблока 3–6 волокон, мышц пальцев руки 10–25 волокон), а ДЕ крупных мышц туловища и конечностей – до нескольких тысяч (например, ДЕ икроножной мышцы человека – около 2000 мышечных волокон).

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

Мышечное волокно представляет собой вытянутую клетку (ее диаметр около 10–100 мкм, а длина 10–12 см). В состав волокна входят его оболочка – *сарколемма*, жидкое содержимое – *саркоплазма*, ядро, энергетические центры – *митохондрии*, белковые депо – *рибосомы*, сократительные элементы – *миофибриллы*, а также замкнутая система продольных трубочек и цистерн, расположенных вдоль миофибрилл и содержащих *ионы Ca²⁺*, – *саркоплазматический ретикулум*. Поверхностная мембрана клетки через равные промежутки образует *поперечные трубочки*, входящие внутрь мышечного волокна, по которым внутрь клетки проникает потенциал действия при ее возбуждении.

Миофибриллы – это тонкие волокна (диаметр 1–2 мкм, длина 2–2,5 мкм), содержащие *два вида сократительных белков* (протофибрилл): тонкие *нити актина* и вдвое более толстые *нити миозина*. Они расположены таким образом, что вокруг миозиновых нитей находится 6 актиновых нитей, а вокруг каждой актиновой – 3 миозиновых. Миофибриллы

разделены **Z-мембранами** на отдельные участки – саркомеры, в средней части которых расположены преимущественно миозиновые нити, а актиновые нити прикреплены к Z-мембранам по бокам саркомера. (Разная способность актина и миозина преломлять свет создает в состоянии покоя мышцы ее поперечно-полосатый вид в световом микроскопе.)

Нити актина составляют около 20 % сухого веса миофибрилл. Актин состоит из двух форм белка: 1) **глобулярной формы** – в виде сферических молекул и 2) **палочковидных молекул тропомиозина**, скрученных в виде **двунитчатых спиралей в длинную цепь**. На протяжении этой двойной актиновой нити каждый виток содержит по 14 молекул глобулярного актина (по 7 молекул с обеих сторон), наподобие нитки с бусинками, а также **центры связывания ионов Ca^{2+}** . В этих центрах содержится особый белок (**тропонин**), участвующий в образовании связи актина с миозином.

Миозин составлен из уложенных параллельно белковых нитей (эта часть представляет собой так называемый легкий меромиозин). На обоих концах его имеются отходящие в стороны шейки с утолщениями – **головками** (эта часть – тяжелый меромиозин), благодаря которым образуются **поперечные мостики** между миозином и актином.

5.2. Механизмы сокращения и расслабления мышечного волокна

При произвольной внутренней команде сокращение мышцы человека начинается примерно через 0,05 с (50 мс). За это время моторная команда передается от коры больших полушарий к мотонейронам спинного мозга и по двигательным волокнам к мышце. Подойдя к мышце, процесс возбуждения должен с помощью медиатора преодолеть нервно-мышечный синапс, что занимает примерно 0,5 мс. Медиатором здесь является **ацетилхолин**, который содержится в **синаптических пузырьках в пресинаптической части синапса**. Нервный импульс вызывает перемещение синаптических пузырьков к пресинаптической мембране, их опорожнение и выход медиатора в синаптическую щель. Действие ацетилхолина на постсинаптическую мембрану чрезвычайно кратковременно, после чего он разрушается ацетилхолинэстеразой на уксусную кислоту и холин. По мере расходования запасы ацетилхолина постоянно пополняются путем его синтеза в пресинаптической мембране. Однако при очень частой и длительной импульсации мотонейрона расход ацетилхолина превышает его пополнение, а также снижается чувствительность постсинаптической мембраны к его действию, в результате чего нарушается проведение возбуждения через нервно-мышечный синапс. Эти процессы лежат в основе **периферических механизмов утомления** при длительной и тяжелой мышечной работе.

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

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

Под влиянием Ca^{2+} длинные молекулы тропомиозина проворачиваются вдоль оси и скрываются в желобки между сферическими молекулами актина, открывая участки прикрепления головок миозина к актину. Тем самым **между актином и миозином образуются**

так называемые поперечные мостики. При этом головки миозина совершают гребковые движения, обеспечивая **скольжение нитей актина вдоль нитей миозина** с обоих концов саркомера к его центру, т. е. механическую реакцию **мышечного волокна** (рис. 10).

Энергия гребкового движения одного мостика производит перемещение на 1 % длины актиновой нити. **Для дальнейшего скольжения сократительных белков друг относительно друга мостики между актином и миозином должны распадаться и вновь образовываться на следующем центре связывания Ca^{2+} .** Такой процесс происходит в результате активации в этот момент молекул миозина. Миозин приобретает свойства фермента АТФазы, который вызывает распад АТФ. Выделившаяся при распаде АТФ энергия приводит к разрушению имеющихся мостиков и образованию в присутствии Ca^{2+} новых мостиков на следующем участке акт и позой нити. В результате повторения подобных процессов многократного образования и распада мостиков **сокращается длина отдельных саркомеров и всего мышечного волокна в целом.** Максимальная концентрация кальция в миофибрилле достигается уже через 3 мс после появления потенциала действия в поперечных трубочках, а максимальное напряжение мышечного волокна – через 20 мс.

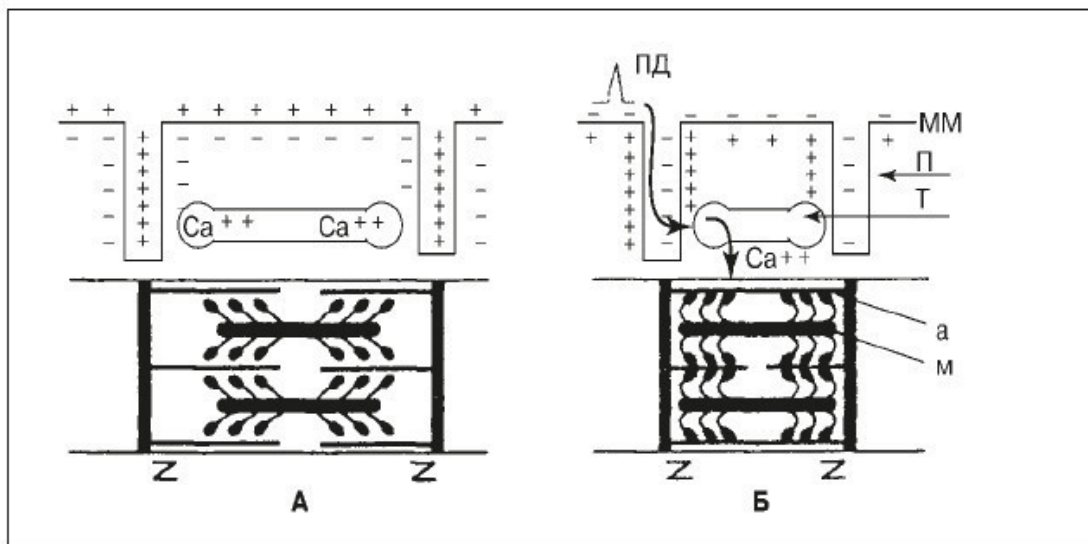


Рис. 10. Схема электрохимической связи в мышечном волокне.

А – состояние покоя; Б – возбуждение и сокращение; ПД – потенциал действия;

ММ – мембрана мышечного волокна; П – поперечные трубочки; Т – продольные трубочки и цистерны с ионами Ca^{2+} ; а – тонкие нити актина, м – толстые нити миозина с утолщениями (головками) на концах. Зет-мембранами ограничены саркомеры миофибрилл. Толстые стрелки – распространение потенциала действия при возбуждении волокна и перемещение ионов Ca^{2+} из цистерн и продольных трубочек в миофибриллы, где они содействуют образованию мостиков между нитями актина и миозина и скольжение этих нитей (сокращение волокна) за счет гребковых движений головок миозина

Весь процесс от появления мышечного потенциала действия до сокращения мышечного волокна называется электрохимической связью (или электрохимическим сопряжением). В результате сокращения мышечного волокна актин и миозин более равномерно распределяются внутри саркомера, и исчезает видимая под микроскопом поперечная исчерченность мышцы.

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

5.3. Одиночное и тетаническое сокращение. Электрмиограмма

При единичном надпороговом раздражении двигательного нерва или самой мышцы возбуждение мышечного волокна сопровождается одиночным сокращением. Эта форма механической реакции состоит из трех фаз: латентного, или скрытого, периода; фазы сокращения; фазы расслабления. Самой короткой фазой является скрытый период, когда в мышце происходит электромеханическая передача. Фаза расслабления обычно в 1,5–2 раза более продолжительна, чем фаза сокращения, а при утомлении затягивается на значительное время.

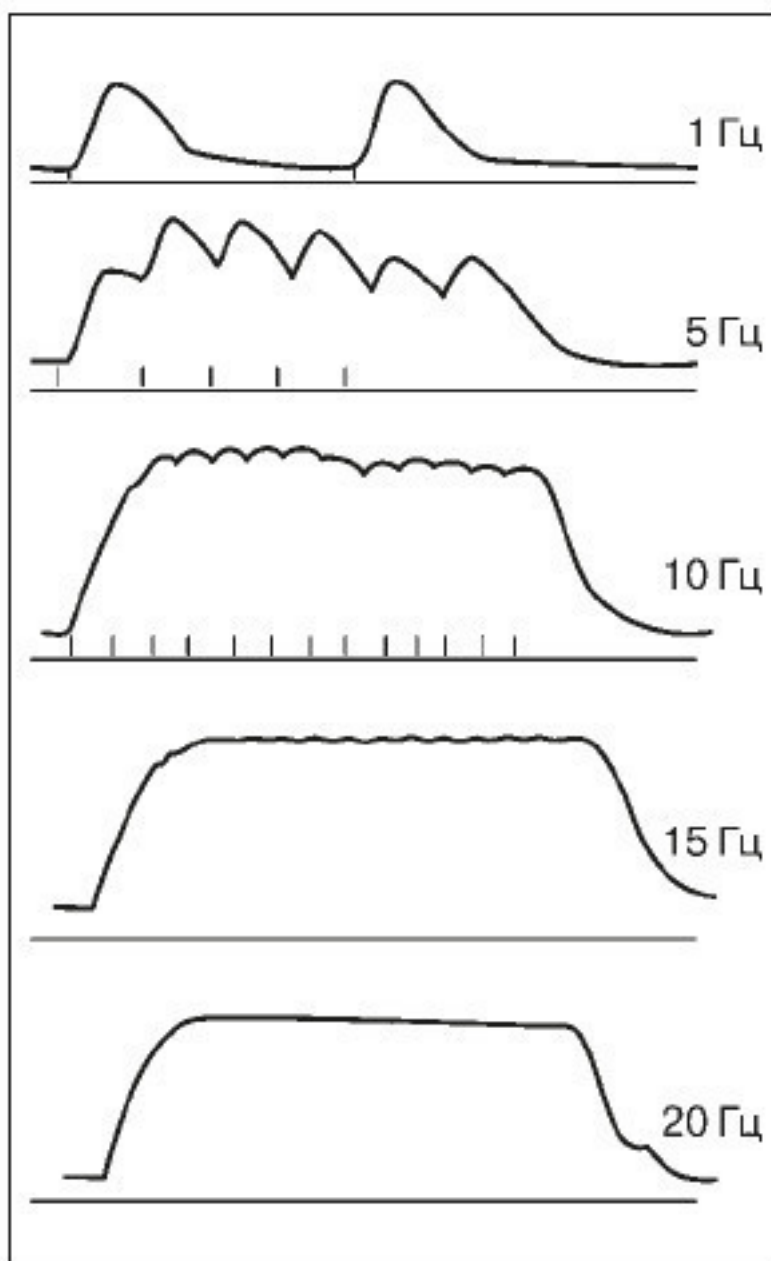


Рис. 11. Одиночное сокращение, зубчатый и сплошной тетанус камбаловидной мышцы человека

(по: Н.В. Зимкин и др., 1984); верхняя кривая – сокращение мышцы, нижняя – отметка раздражения мышцы, справа указана частота раздражения

Если интервалы между нервными импульсами короче, чем длительность одиночного сокращения, то возникает явление суперпозиции – наложение механических эффектов мышечного волокна друг на друга и наблюдается сложная форма сокращения – тетанус. **Различают две формы тетануса – зубчатый тетанус**, возникающий при более редком раздражении, когда происходит попадание каждого следующего нервного импульса в фазу расслабления отдельных одиночных сокращений, и **сплошной, или гладкий, тетанус**, возникающий при более частом раздражении, когда каждый следующий импульс попадает в фазу сокращения (рис. 11). Таким образом (в некоторых границах) между частотой импульсов возбуждения и амплитудой сокращения волокон ДЕ существует определенное соотношение: при небольшой частоте (например, 5–8 имп. в 1 с) возникают одиночные сокращения, при увеличении частоты (15–20 имп. в 1 с) – зубчатый тетанус, при дальнейшем нарастании частоты (25–60 имп. в 1 с) – гладкий тетанус. Одиночное сокращение – более слабое и менее утомительное, чем тетаническое. Зато тетанус обеспечивает в несколько раз более мощное, хотя и кратковременное сокращение мышечного волокна.

Сокращение целой мышцы **зависит от формы сокращения отдельных ДЕ и их координации во времени. При обеспечении длительной, но не очень интенсивной работы, отдельные ДЕ сокращаются попеременно** (рис. 12), поддерживая общее напряжение мышцы на заданном уровне (например, при беге на длинные и сверхдлинные дистанции). При этом отдельные ДЕ могут развивать как одиночные, так и тетанические сокращения, что зависит от частоты нервных импульсов. Утомление в этом случае развивается медленно, так как, работая по очереди, ДЕ в промежутках между активацией успевают восстанавливаться. Однако **для мощного кратковременного усилия (например, поднятия штанги) требуется синхронизация активности отдельных ДЕ**, т. е. одновременное возбуждение практически всех ДЕ, что, в свою очередь, требует одновременной активации соответствующих нервных центров и достигается в результате длительной тренировки. При этом осуществляется мощное и весьма утомительное тетаническое сокращение.

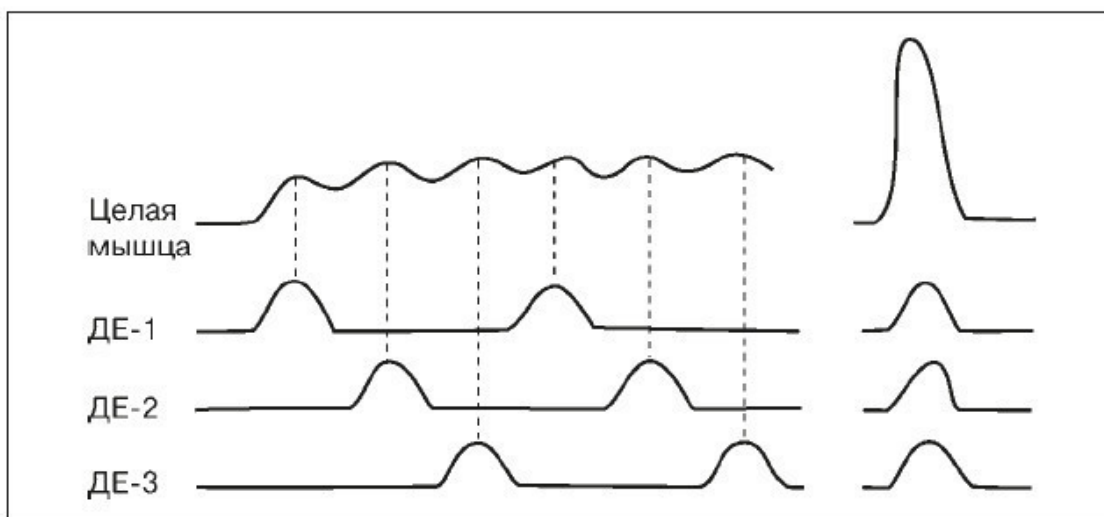


Рис. 12. Различные режимы работы двигательных единиц (ДЕ)

Амплитуда сокращения одиночного волокна не зависит от силы надпорогового раздражения (закон «Все или ничего»), В отличие от этого, при нарастании силы надпорогового раздражения сокращение целой мышцы постепенно растет до максимальной амплитуды.

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

Форма ЭМГ отражает характер работы мышцы: при статических усилиях она имеет непрерывный вид, а при динамической работе – вид отдельных пачек импульсов, приуроченных в основном к начальному моменту сокращения мышцы и разделенных периодами «электрического молчания». Особенно хорошо ритмичность появления подобных пачек наблюдается у спортсменов при циклической работе (рис. 13). У маленьких детей и неадаптированных к такой работе лиц четких периодов отдыха не наблюдается, что отражает недостаточное расслабление мышечных волокон работающей мышцы.

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

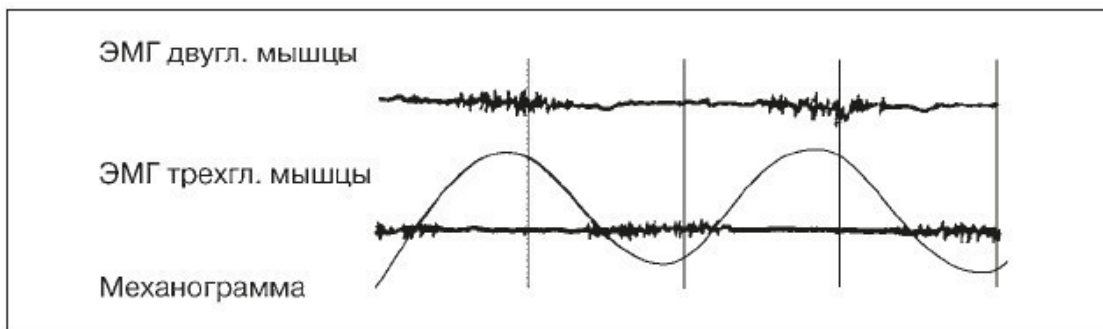


Рис. 13. Электромиограмма мышц-антагонистов при циклической работе

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

5.4. монофункциональные основы мышечной силы

Движение является результатом взаимодействия внутренних и внешних сил, развиваемых в опорно-двигательном аппарате, – **активных** (возникающих при сокращении или

напряжении мышцы во время ее возбуждения) и *пассивных* (упругое напряжение при растяжении мышцы, сопротивление мышцы и ее сухожилия).

Сила мышцы *зависит от ряда морфологических и физиологических факторов*: количества и свойств мышечных волокон в мышце, исходной длины мышцы, характера нервных импульсов, механических условий действия мышцы на кости скелета.

Сила мышцы является суммой силы отдельных ее мышечных волокон. Подсчитано, что 1 одиночное мышечное волокно икроножной мышцы развивает напряжение 100–200 мг, 1 ДЕ икроножной мышцы человека содержит около 2000 мышечных волокон и развивает напряжение 200–400 г, 1 икроножная мышца содержит около 1000 ДЕ и развивает напряжение 200–400 кг.

Большое значение имеет анатомическое строение *мышцы*. В параллельно-волокнистых и веретенообразных мышцах (камбаловидная мышца и др.) сила мышц тем больше, чем больше ее *анатомический поперечник*, т. е. площадь поперечного сечения целой мышцы. В перистых мышцах (двуглавая мышца и др.) *физиологический поперечник*, т. е. площадь поперечного сечения всех мышечных волокон, гораздо больше, чем ее анатомический поперечник. В такой мышце упаковано значительно больше мышечных волокон и соответственно больше ее сила.

На силу сокращения мышцы влияет ее исходная длина, так как от нее зависит возможное количество поперечных мостиков между актином и миозином. Предполагают, что в каждом цикле присоединения-отсоединения поперечных мостиков расходуется энергия 1 молекулы АТФ на 1 поперечный мостик. Следовательно, чем больше образуется в мышечном волокне актино-миозиновых мостиков, тем выше скорость расщепления АТФ, больше тяга сократительных белков и соответственно больше развиваемая мышцей сила.

Наибольшее количество актино-миозиновых контактов образуется при небольшом растяжении мышцы до некоторой оптимальной длины. При значительном растяжении саркомера нити актина далеко расходятся в стороны и практически не контактируют с расположенным в средней части саркомера миозином. В случае же резкого уменьшения длины саркомера нити актина в центре перекрывают друг друга, препятствуя контактам с миозином и также уменьшая число образуемых мостиков. В связи с этими особенностями взаимодействия сократительных белков наибольшая сила мышцы проявляется при некотором ее предварительном растяжении.

Одной из важнейших характеристик скелетных мышц, влияющих на силу сокращения, является состав (композиция) мышечных волокон. Различают три типа мышечных волокон – медленные неустойчивые (I типа), быстрые неустойчивые или промежуточные (II-а типа) и быстрые устойчивые (II – б типа).

Медленные волокна (I типа), их обозначают также SO – Slow Oxidative (*англ.* – «медленные окислительные»), – это выносливые (неустойчивые) и легко возбудимые волокна, с богатым кровоснабжением, большим количеством митохондрий, запасов миоглобина и с использованием окислительных процессов энергообразования (аэробные). Их у человека в среднем 50 %. Они легко включаются в работу при малейших напряжениях мышц, очень выносливы, но не обладают достаточной силой. Чаще всего они используются при поддержании ненагруженной статической работы, например при сохранении позы.

Быстрые устойчивые волокна (II-б типа), или FG – Fast Glicolitic (*англ.* – «быстрые гликолитические») – используют анаэробные процессы энергообразования (гликолиз). Они менее возбудимы, включаются при больших нагрузках и обеспечивают быстрые и мощные сокращения мышц. Зато эти волокна быстро утомляются. Их примерно 30 %. *Волокна промежуточного типа* (II-а) – быстрые неустойчивые, окислительные, их около 20 %. В среднем, для разных мышц характерно различное соотношение медленных неустойчивых и быстрых устойчивых волокон. Так, в трехглавой мышце плеча преобладают быстрые

волокна (67 %) над медленными (33 %), что обеспечивает скоростно-силовые возможности этой мышцы (рис. 14), а для более медленной и выносливой камбаловидной мышцы характерно наличие 84 % медленных и всего 16 % быстрых волокон (Салтин Б., 1979).

Состав мышечных волокон в одной и той же мышце имеет огромные индивидуальные различия, зависящие от врожденных типологических особенностей человека. К моменту рождения человека его мышцы содержат лишь медленные волокна, но под влиянием нервной регуляции в ходе онтогенеза устанавливается генетически заданное индивидуальное соотношение мышечных волокон разного типа. По мере перехода от зрелого возраста к пожилому число быстрых волокон у человека заметно снижается и соответственно уменьшается мышечная сила. Например, наибольшее количество быстрых волокон в наружной головке четырехглавой мышцы бедра мужчины (около 59–63 %) отмечается в возрасте 20–40 лет, а в возрасте 60–65 лет их число почти на 1/3 меньше (45 %).

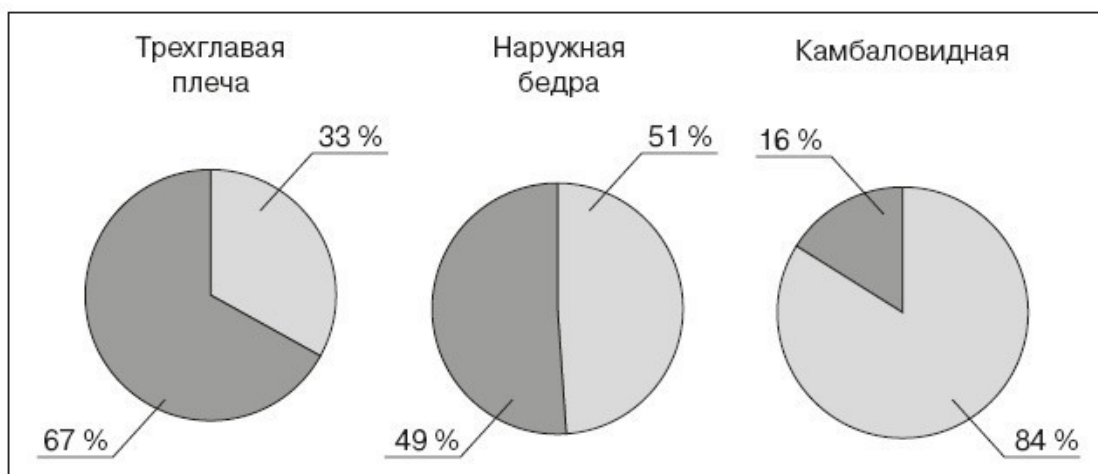


Рис. 14. Состав мышечных волокон в разных мышцах (медленные – светло-серым цветом; быстрые – темно-серым)

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

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

1) **увеличением числа активных ДЕ** – это механизм вовлечения или **рекрутирования ДЕ** (сначала происходит вовлечение медленных и более возбудимых ДЕ, затем – высокопороговых быстрых ДЕ);

2) **увеличением частоты нервных импульсов**, в результате чего происходит переход от слабых одиночных сокращений к сильным тетаническим сокращениям мышечных волокон;

3) **увеличением синхронизации ДЕ**, при этом происходит увеличение силы сокращения целой мышцы за счет одновременной тяги всех активных мышечных волокон.

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

Между силой и скоростью сокращения мышцы существует определенное соотношение, имеющее вид гиперболы (соотношение сила – скорость, по А. Хиллу). **Чем выше сила,**

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

5.5. Режимы работы мышцы

Механическая работа (A), совершаемая мышцей, измеряется произведением поднимаемого веса (P) на расстояние (h): $A = P \times h$ (им), При регистрации работы изолированной мышцы лягушки видно, что чем больше величина груза, тем меньше высота, на которую его поднимает мышца. **Различают три режима работы мышцы: изотонический, изометрический и ауксотонический.**

Изотонический режим (режим постоянного тонуса мышцы) наблюдается при отсутствии нагрузки на мышцу, когда мышца закреплена с одного конца и свободно сокращается. Напряжение в ней при этом не изменяется. Это происходит при раздражении изолированной мышцы лягушки, закрепленной одним концом на штативе. Так как при этих условиях $P = 0$, то механическая работа мышцы также равна нулю ($A = 0$). В таком режиме работает в организме человека только одна мышца – мышца языка. (В современной литературе также встречается термин изотонический режим по отношению к такому сокращению мышцы с нагрузкой, при котором по мере изменения длины мышцы напряжение ее сохраняется неизменным, но в этом случае механическая работа мышцы не равна нулю, т. е. она совершает внешнюю работу.)

Изометрический режим (режим постоянной длины мышцы) характеризуется напряжением мышцы в условиях, когда она закреплена с обоих концов или когда мышца не может поднять слишком большой груз. При этом $h = 0$ и соответственно механическая работа тоже равна нулю ($A = 0$). Этот режим наблюдается при сохранении заданной позы и при выполнении **статической работы**. В этом случае в мышечном волокне все равно происходят процессы возникновения и разрушения мостиков между актином и миозином, т. е. тратится энергия на эти процессы, но отсутствует механическая реакция перемещения нитей актина вдоль миозина. Физиологическая характеристика такой работы заключается в оценке величины нагрузки и длительности работы.

Ауксотонический режим (смешанный режим) характеризуется изменением длины и тонуса мышцы, при сокращении которой происходит перемещение груза. В этом случае совершается механическая работа мышцы ($A = P \times h$). Такой режим проявляется при выполнении **динамической работы** мышц даже при отсутствии внешнего груза, так как мышцы преодолевают силу тяжести, действующую на тело человека. **Различают две разновидности этого режима работы мышц: преодолевающий** (концентрический) **и уступающий** (эксцентрический) **режим.**

Изучение работы мышцы с различными нагрузками и в разном темпе позволило вывести закон средних нагрузок и среднего темпа движений: **максимальную механическую работу мышца совершает при средних нагрузках и среднем темпе движений**. При высоких скоростях сокращения мышцы часть ее энергии тратится на преодоление сопротивления (растущего внутреннего трения и вязкости мышцы), а при низких скоростях – на поддержа-

ние изометрического напряжения, которое также присутствует в этом случае для закрепления достигнутой длины мышцы в каждый данный момент времени.

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

5.6. Энергетика мышечного сокращения

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

Для продолжения работы *требуется постоянное восполнение запасов АТФ*. Восстановление АТФ происходит в анаэробных условиях – за счет распада креатинфосфата (КрФ) и глюкозы (реакции гликолиза) – и в аэробных условиях – за счет реакций окисления жиров и углеводов. Энергосистемы, используемые в качестве источников энергии, обозначают как фосфагенная энергетическая система (или система АТФ-КрФ), гликолитическая (или лактацидная) система и окислительная (или кислородная) система.

Быстрое восстановление АТФ *происходит в тысячные доли секунды за счет распада КрФ*: $АДФ + КрФ = АТФ + Кр$. Наибольшей эффективности этот путь энергообразования достигает к 5-6-й секунде работы, но затем запасы КрФ исчерпываются, так как их также немного (около 30 ммоль/л).

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

Реакции окисления *обеспечивают энергией работу мышц в условиях достаточного поступления в организм кислорода, т. е. при аэробной работе* длительностью более 2–3 мин. Доставка кислорода достигает необходимого уровня после достаточного развертывания функций кислородтранспортных систем организма (дыхательной, сердечно-сосудистой систем и системы крови). Важным показателем мощности аэробных процессов является *предельная величина поступления в организм кислорода за 1 мин* – максимальное потребление кислорода (МПК). Эта величина зависит от индивидуальных возможностей каждого

человека. У нетренированных лиц в 1 мин поступает к работающим мышцам около 2,5–3 л О₂, а у высококвалифицированных спортсменов (лыжников, пловцов, бегунов-стайеров и др.) достигает 5–6 л и даже 7 л в 1 мин.

При значительной мощности работы и огромной потребности при этом в кислороде основным субстратом окисления в большинстве спортивных упражнений являются **углеводы**, так как для их окисления требуется гораздо меньше кислорода, чем при окислении жиров. При использовании одной молекулы глюкозы (C₆H₁₂O₆), полученной из гликогена, образуется 38 молекул АТФ, т. е. аэробный путь энергообразования обеспечивает при том же расходе углеводов во много раз больше продукции АТФ, чем анаэробный путь. Молочная кислота в этих реакциях не накапливается, а промежуточный продукт пировиноградная кислота сразу окисляется до конечных продуктов – CO₂ и H₂O.

В качестве источника энергии **жиры** используются в состоянии двигательного покоя, при любой работе сравнительно невысокой мощности (требующей до 50 % МПК) и при очень длительной работе на выносливость (требующей около 70–80 % МПК). Среди всех источников энергии **жиры обладают наибольшей энергетической емкостью**: при расходе 1 моля АТФ выделяется около 10 ккал энергии, 1 моля КрФ – около 10,5 ккал, 1 моля глюкозы при анаэробном расщеплении – около 50 ккал, при окислении 1 моля глюкозы – около 700 ккал, при окислении 1 моля жиров – 2400 ккал (Код Я.М., 1982). Однако использование жиров при работе высокой мощности лимитируется трудностью доставки кислорода работающим тканям.

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

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

Ее вычисляют по формуле:

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

где A – энергия, затраченная на полезную работу; E – общий расход энергии; e – расход энергии в состоянии покоя за время, равное длительности работы.

У нетренированного человека КПД примерно 20 %, у спортсмена – 30–35 %. При ходьбе наибольший КПД отмечается при скорости 3,6–4,8 км/ч, при педалировании на велоэргометре – при длительности цикла около 1 с. С увеличением мощности работы и включением «ненужных» мышц КПД уменьшается. При статической работе, поскольку $A = 0$, эффективность работы оценивается по длительности поддерживаемого напряжения мышц.

6. Произвольные движения

Двигательная деятельность человека является основной формой его поведения во внешней среде. При этом следует указать, что не только физическая работа, но и разнообразные виды умственного труда в конечном итоге проявляются двигательной активностью. И.М. Сеченов (1863) по этому поводу писал, что «...все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению – мышечному движению».

6.1. Основные принципы организации движений

Выполнение двигательных актов осуществляется обширным комплексом нейронов, расположенных в различных отделах ЦНС. Такая функциональная система управления движениями является *многоэтажной и многоуровневой*.

6.1.1. общая схема управления движениями

Решающий фактор поведения – это полезный результат. Для его достижения в нервной системе формируется группа взаимосвязанных нейронов – функциональная система (Анохин П.К., 1975). Деятельность ее включает следующие процессы: 1) обработка всех сигналов, поступающих из внешней и внутренней среды организма – так называемый *афферентный синтез*; 2) *принятие решения* о цели и задачах действия; 3) создание представления об *ожидаемом результате* и формирование конкретной *программы движений*; 4) анализ полученного результата и внесение в программу поправок – *сенсорных коррекций*.

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

6.1.2. Рефлекторное кольцевое регулирование и программное управление движениями

В двигательной деятельности человека различают произвольные движения – сознательно управляемые целенаправленные действия, и непроизвольные движения, происходящие без участия сознания и представляющие собой либо безусловные реакции, либо авто-

материнские двигательные навыки. **В основе управления произвольными движениями человека лежат два различных физиологических механизма:**

1) рефлекторное кольцевое регулирование и 2) программное управление по механизму центральных команд.

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

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

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

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

6.1.3. Три основных функциональных блока мозга

Среди многоэтажных систем нервных центров обобщенно можно выделить **три основных функциональных блока** (Дурим А.Р., 1973):

- 1) блок регуляции тонуса, уровня бодрствования;
- 2) блок приема, переработки и хранения информации;
- 3) блок программирования, регуляции и контроля двигательной деятельности.

К первому функциональному блоку относятся неспецифические отделы нервной системы, в частности ретикулярная формация ствола мозга, которые **модулируют функциональное состояние вышележащих и нижележащих отделов**, вызывая состояния сна,

бодрствования, повышенной активности, увеличивая или уменьшая мощность двигательных реакций.

Второй функциональный блок расположен в задних отделах полушарий и включает в свой состав зрительные (затылочные), слуховые (височные), обонятельные (теменные) области коры и соответствующие подкорковые структуры. Первичные (проекционные) корковые поля этого блока обеспечивают процессы ощущения, а вторичные поля – процессы восприятия, опознания информации. Высший отдел этого блока – третичные (ассоциативные нижнетеменные) поля, которые осуществляют **сложные формы афферентного синтеза**, создавая интегральный образ внешнего мира и обобщая сигналы, приходящие от левой и правой половины тела. Они формируют представления о «схеме тела» и «схеме пространства», **обеспечивая пространственную ориентацию движений**.

Третий функциональный блок расположен в передних отделах больших полушарий. В его состав входят первичные (моторные) и вторичные (премоторные) поля, а высшим отделом являются ассоциативные переднелобные (или префронтальные) области (передние третичные поля). Этот блок с участием речевых функций выполняет универсальную реакцию **общей регуляции поведения, формируя намерения и планы, программы произвольных движений и контроль за их выполнением**.

6.2. Роль различных отделов цнс в регуляции лозно-тонических реакций

Мышечная деятельность включает в себя процессы осуществления двигательных актов и процессы поддержания позы тела. Эти процессы регулируются различными отделами ЦНС.

6.2.1. Роль спинного мозга

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

Степень тонического напряжения мышцы зависит от частоты импульсов, посылаемых к ней альфа-мотонейронами. Однако потоки этих импульсов могут регулироваться вышележащими этажами нервной системы, в частности, неспецифическими отделами ствола мозга с помощью так называемой гамма-регуляции. Разряды гамма-мотонейронов спинного мозга под влиянием ретикулярной формации повышают чувствительность рецепторов мышечных веретен. В результате при той же длине мышцы увеличивается поток импульсов от рецепторов к альфа-мотонейронам и далее к мышце, повышая ее тонус.

6.2.2. Роль коры головного мозга, мозжечка и ствола мозга

В регуляции тонуса участвуют также медленная часть пирамидной системы и различные структуры экстрапирамидной системы (подкорковые ядра, красные ядра и черная субстанция среднего мозга, мозжечок, ретикулярная формация ствола мозга, вестибулярные ядра продолговатого мозга).

Неспецифическая система вызывает *общее изменение тонуса различных мышц*: усиление тонуса осуществляет активирующий отдел ретикулярной формации среднего мозга, а угнетение – тормозящий отдел продолговатого мозга. В отличие от нее *специфическая система (моторные центры коры больших полушарий и ствола мозга) действует избирательно*, т. е. на отдельные группы мышц-сгибателей или разгибателей. Усиление тонуса мышц-сгибателей вызывают корковые влияния, передающиеся непосредственно к нейронам спинного мозга по корково-спинномозговой (пирамидной) системе, а также через красные ядра (по корково-красноядерно-спинномозговой системе) и частично через ретикулярную формацию (по ретикуло-спинномозговой системе). В противоположность им, влияния, передающиеся через вестибулярные ядра продолговатого мозга к вставочным и двигательным нейронам передних рогов спинного мозга (по вестибуло-спинномозговым путям), вызывают тоническое повышение возбудимости мотонейронов мышц-разгибателей, что обеспечивает повышение тонуса этих мышц.

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

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

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

6.2.3. Рефлексы поддержания позы (установочные)

Специальная группа рефлексов способствует сохранению позы – это так называемые установочные рефлексы. К ним относятся *статические и статокинетические рефлексы*, в осуществлении которых большое значение имеют продолговатый и средний мозг.

Статические рефлексы возникают при изменении положения тела или его частей в пространстве: 1) при изменениях положения головы в пространстве – *лабиринтные рефлексы*, возникающие при раздражении рецепторов вестибулярного аппарата; 2) *шейные рефлексы* – возникающие с проприорецепторов мышц шеи при изменении положения головы по отношению к туловищу; 3) *выпрямительные рефлексы* – с рецепторов кожи, вестибулярного аппарата и сетчатки глаза. Например, при отклонении головы назад повышается тонус мышц-разгибателей спины, а при наклоне вперед – тонус мышц-сгибателей (лабиринтный рефлекс). С помощью выпрямительного рефлекса происходят последователь-

ные сокращения мышц шеи и туловища, а затем и конечностей. Этот рефлекс обеспечивает вертикальное положение тела теменем кверху. У человека он проявляется, например, при нырянии.

Статокинетические рефлексy *компенсируют отклонения тела при ускорении или замедлении прямолинейного движения* (лифтный рефлекс), *а также при вращениях* (отклонения головы, тела и глаз в сторону, противоположную движению). Перемещение глаз со скоростью вращения тела, но в противоположную сторону, и быстрое их возвращение в исходное положение – нистагм глаз – обеспечивает сохранение изображения внешнего мира на сетчатке глаз и тем самым зрительную ориентацию.

6.3. Роль различных отделов цнс в регуляции движений

Спинной мозг обеспечивает протекание многих элементарных двигательных рефлексов, включение которых в сложные двигательные акты и регуляция по мощности, пространственной ориентации и моменту включения осуществляется вышележащими отделами головного мозга под контролем коры больших полушарий.

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

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

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

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

Составной частью различных сложных двигательных действий, как произвольных, так и непроизвольных, часто являются ритмические рефлексy. Это одна из форм древних и относительно простых рефлексов. Они особенно выражены при выполнении циклической работы, включаются в шагательные рефлексy. Основные механизмы шагательных движений заложены в спинном мозге. Специальные нейроны (*спинальные локомоторные генераторы*) и многочисленные взаимосвязи внутри спинного мозга обеспечивают последовательную активность различных мышц конечностей, согласование ритма и фаз движений, приспособление движений к нагрузке на мышцы. В среднем мозге расположены *нейроны «локомоторной области»*, которые включают этот механизм и регулируют мощность работы мышц, *обеспечивая примитивную форму локомоции – без ориентации в пространстве.*

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

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

6.3.2. Роль различных отделов коры больших полушарий

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

В организации двигательных актов участвуют практически все отделы коры больших полушарий. Моторная область коры (прецентральная извилина) *посылает импульсы к отдельным мышцам*, преимущественно к дистальным мышцам конечностей. Объединение отдельных элементов движения в целостный акт («кинетическую мелодию») осуществляют вторичные поля премоторной области. Они определяют *последовательность двигательных актов*, формируют ритмические серии движений, регулируют тонус мышц. Постцентральная извилина коры представляет собой общечувствительное поле, которое обеспечивает *субъективное ощущение движений*. Нижнетеменные области коры (задние третичные поля) формируют представления о взаимном расположении различных частей тела и положении тела в пространстве, обеспечивают точную адресацию моторных команд к отдельным мышцам и пространственную ориентацию движений. Области коры, относящиеся к лимбической системе (нижние и внутренние части коры), ответственны *за эмоциональную окраску движений* и управление вегетативными их компонентами.

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

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

6.3.3. Речевая регуляция движений

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

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

6.4. Нисходящие моторные системы

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

В настоящее время предлагают подразделять основные нисходящие пути, исходя из расположения нервных окончаний в спинном мозге и функциональных различий, на следующие две системы: более молодую латеральную, волокна которой оканчиваются в боковых (латеральных) частях спинного мозга и связанную преимущественно с **мускулатурой дистальных звеньев конечностей** (сюда относят корково-спинномозговую и красноядерно-спинномозговую системы), и древнюю медиальную, волокна которой оканчиваются во внутренних (медиальных) частях белого вещества, связанную главным образом с **мускулатурой туловища и проксимальных звеньев конечностей**, состоящую из вестибуло-спинномозговой и ретикуло-спинномозговой систем.

Пирамидная система **выполняет три основные функции:**

- посылает мотонейронам спинного мозга импульсы – **команды к движениям (пусковые влияния);**
 - изменяет проведение нервных импульсов **во вставочных спинальных нейронах**, облегчая протекание нужных в данный момент спинномозговых рефлексов;
 - осуществляет **контроль за потоками афферентных сигналов** в нервные центры, выключая постороннюю информацию и обеспечивая обратные связи от работающих мышц.
- Волокна пирамидной системы вызывают преимущественно возбуждение мотонейронов мышц-сгибателей**, особенно влияя на отдельные мышцы и даже части мышц верхних конечностей, в частности на мышцы пальцев рук.

Экстрапирамидная система **оказывает обобщенные воздействия на познотонические реакции организма** от коры, мозжечка, промежуточного мозга и подкорковых ядер. Влияния этой системы передаются через корково-красноядерно-спинномозговой путь, состав-

ляющий функционально единое целое с «медленной» подсистемой пирамидного тракта, и через более древнюю медиальную систему (вестибуло-спинномозговую и ретикуло-спинномозговую системы).

Таким образом, среди нисходящих моторных систем, осуществляющих функцию контроля активности мотонейронов спинного мозга, можно выделить *одну часть, которая обуславливает фазную двигательную деятельность* – это «быстрая» подсистема пирамидного тракта, и *другую часть* – остальные нисходящие системы, которые обеспечивают регуляцию тонуса мышц и позных реакций организма. Из этих систем *три системы обеспечивают повышение возбудимости мотонейронов мышц-сгибателей* (корково-спинномозговая, корково-красноядерно-спинномозговая и корково-ретикуло-спинномозговая), *а одна система* (вестибуло-спинномозговая) *тормозит эти мотонейроны* (рис. 15).

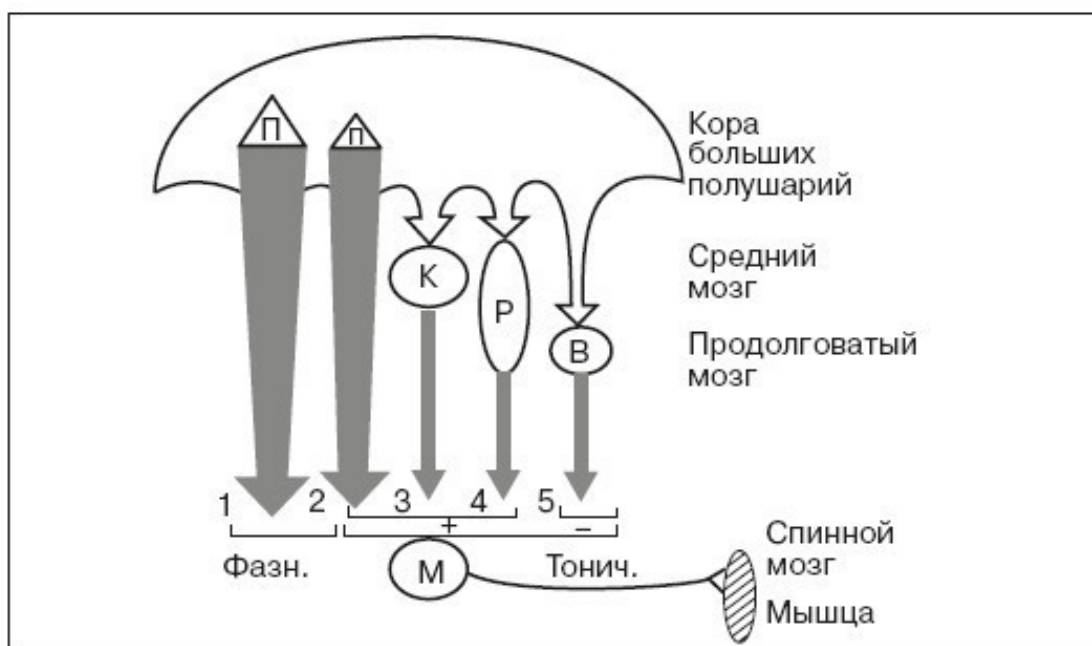


Рис. 15. Схема основных нисходящих путей регуляции двигательной деятельности:

1 – быстрая подсистема и 2 – медленная подсистема корково-спинномозгового пути (пирамидного тракта); 3 – корково-красноядерно-спинномозговой путь. Латеральная система – 1, 2, 3. Медиальная система – 4, 5. М – мотонейрон спинного мозга, получающий фазные (Фазн.) и тонические (Тонич.) возбуждающие (+) и тормозящие (-) влияния; П – пирамидная система; К – красная ядра; Р – ретикулярная система; В – вестибулярные ядра

7. Сенсорные системы

Сложные акты поведения человека во внешней среде требуют постоянного анализа окружающего мира, а также осведомленности нервных центров о состоянии внутренних органов. Специальные нервные аппараты, служащие для анализа внешних и внутренних раздражений, И.П. Павлов назвал анализаторами. Современное представление об анализаторах как сложных многоуровневых системах, передающих информацию от рецепторов к коре и включающих регулирующие влияния коры на рецепторы и нижележащие центры, привело к появлению более общего понятия – сенсорные системы.

7.1. Общий план организации и функции сенсорных систем

В составе сенсорной системы различают три отдела:

1) периферический, состоящий из рецепторов, воспринимающих определенные сигналы, и специальных образований, способствующих работе рецепторов (эта часть представляет собой органы чувств – глаз, ухо и др.); 2) проводниковый, включающий проводящие пути и подкорковые нервные центры;

3) корковый – области коры больших полушарий, которым адресуется данная информация.

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

Основные функции сенсорных систем:

сбор и обработка информации о внешней и внутренней среде организма;

осуществление обратных связей, информирующих нервные центры о результатах деятельности;

поддержание нормального уровня (тонуса) функционального состояния мозга.

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

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

7.2. Классификация и механизмы возбуждения рецепторов

Рецепторами *называются специальные образования, трансформирующие (преобразующие) энергию внешнего раздражения в специфическую энергию нервного импульса.*

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

По виду воспринимаемых раздражений различают хеморецепторы (рецепторы вкусовой и обонятельной сенсорных систем, хеморецепторы сосудов и внутренних органов); механорецепторы (проприорецепторы двигательной сенсорной системы, барорецепторы сосудов, рецепторы слуховой, вестибулярной, тактильной и болевой сенсорных систем); фоторецепторы (рецепторы зрительной сенсорной системы) и терморецепторы (рецепторы температурной сенсорной системы кожи и внутренних органов).

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

По структурным особенностям различают первичные и вторичные рецепторы. Первичные рецепторы – это окончания чувствительных биполярных клеток, тело которых находится вне ЦНС, один отросток подходит к воспринимающей раздражение поверхности, а другой направляется в ЦНС (например, проприорецепторы, терморецепторы, обонятельные клетки). *Вторичные рецепторы* представлены специализированными рецепторными клетками, которые расположены между чувствительным нейроном и точкой приложения раздражителя (например, фоторецепторы глаза).

В первичных рецепторах энергия внешнего раздражителя непосредственно преобразуется в нервный импульс в одной и той же клетке. В периферическом окончании чувствительных клеток при действии раздражителя возникает повышение проницаемости мембраны и ее деполяризация, возникает местное возбуждение – рецепторный потенциал, который, достигнув пороговой величины, обуславливает появление потенциала действия, распространяемого по нервному волокну к нервным центрам.

Во вторичных рецепторах раздражитель вызывает появление рецепторного потенциала в клетке-рецепторе. Ее возбуждение приводит к выделению медиатора в пресинаптической части контакта клетки-рецептора с волокном чувствительного нейрона. Местное возбуждение этого волокна отражается появлением возбуждающего постсинаптического потенциала или так называемого генераторного потенциала. При достижении порога возбудимости в волокне чувствительного нейрона возникает потенциал действия, несущий информацию в ЦНС. Таким образом, *во вторичных рецепторах одна клетка преобразует энергию внешнего раздражителя в рецепторный потенциал, а другая – в генераторный потенциал и потенциал действия.*

7.3. Свойства рецепторов

Главным свойством рецепторов является их избирательная чувствительность к адекватным раздражителям. Большинство рецепторов настроено на восприятие *одного вида* (модальности) раздражителя – света, звука и т. п. К таким специфическим для них раздражителям чувствительность рецепторов чрезвычайно высока. *Возбудимость рецеп-*

тора измеряется минимальной величиной энергии адекватного раздражителя, которая необходима для возникновения возбуждения, т. е. порогом возбуждения.

Другим свойством рецепторов является очень низкая величина порогов для адекватных раздражителей. Например, в зрительной сенсорной системе возбуждение фоторецепторов может возникнуть при действии световой энергии, которая необходима для нагревания 1 мл воды на 1 °С в течение 60 тыс. лет. Возбуждение рецепторов может возникать и при действии неадекватных раздражителей (например, ощущение света в зрительной системе при механических и электрических раздражениях). Однако в этом случае пороги возбуждения оказываются значительно более высокими.

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

Фундаментальным свойством всего живого является адаптация, т. е. приспособляемость к условиям внешней среды. Адаптационные процессы охватывают не только рецепторы, но и все звенья сенсорных систем. Адаптация периферических элементов проявляется в том, что пороги возбуждения рецепторов не являются постоянной величиной. **Путем повышения порогов возбуждения, т. е. снижения чувствительности рецепторов, происходит приспособление к длительным монотонным раздражениям.** Например, человек не ощущает постоянного давления на кожу своей одежды, не замечает непрерывного тикания часов.

По скорости адаптации к длительным раздражениям рецепторы подразделяют на быстро адаптирующиеся (фазные) и медленно адаптирующиеся (тонические). Фазные рецепторы реагируют лишь в начале или при окончании действия раздражителя одним-двумя импульсами (например, кожные рецепторы давления – тельца Пачини), а тонические продолжают посылать в ЦНС неослабевающую информацию в течение длительного времени действия раздражителя (например, так называемые вторичные окончания в мышечных веретенах, которые информируют ЦНС о статических напряжениях).

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

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

7.4. Кодирование информации

Амплитуда и длительность отдельных нервных импульсов (потенциалов действия), поступающих от рецепторов к центрам, **при разных раздражениях остаются постоянными.** Однако рецепторы передают в нервные центры адекватную информацию не только о характере, но и о силе действующего раздражителя.

Информация об изменениях интенсивности раздражителя кодируется (преобразуется в форму нервного импульсного кода) двумя способами:

1) изменением частоты импульсов, идущих по каждому из нервных волокон от рецепторов к нервным центрам;

2) изменением числа и распределения импульсов – их количества в пачке, интервалов между пачками, продолжительности отдельных пачек импульсов, числа одновременно возбужденных рецепторов и соответствующих нервных волокон (разнообразная пространственно-временная картина этой импульсации, богатая информацией, называется паттерном).

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

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

7.5. Зрительная сенсорная система

Зрительная сенсорная система служит **для восприятия и анализа световых раздражений.** Через нее человек получает до 80–90 % всей информации о внешней среде. Глаз человека воспринимает световые лучи лишь в **видимой части спектра** – в диапазоне от 400 до 800 нм.

7.5.1. Общий план организации

Зрительная сенсорная система состоит из следующих отделов:

1) периферический отдел – это сложный вспомогательный орган – глаз, в котором находятся фоторецепторы и тела первых (биполярных) и вторых (ганглиозных) нейронов;

2) проводниковый отдел – зрительный нерв (вторая пара черепно-мозговых нервов), представляющий собой волокна вторых нейронов и частично перекрещивающийся в хиазме, передает информацию третьим нейронам, часть которых расположена в переднем двухолмии среднего мозга, другая часть – в ядрах промежуточного мозга, так называемых наружных колленчатых телах;

3) корковый отдел – четвертые нейроны находятся в 17-м поле затылочной области коры больших полушарий. Это образование представляет собой первичное (проеекционное) поле или ядро, анализатора, функцией которого является возникновение ощущений. Рядом

с ним находится вторичное поле, или периферия, анализатора (18-е и 19-е поля), функция которого – опознание и осмысливание зрительных ощущений, что лежит в основе процесса восприятия. Дальнейшая обработка и взаимосвязь зрительной информации с информацией от других сенсорных систем происходит в ассоциативных задних третичных полях коры – нижнетеменных областях.

7.5.2. Светопроводящие среды глаза и преломление света (рефракция)

Глазное яблоко представляет собой шаровидную камеру диаметром около 2,5 см, содержащую *светопроводящие среды – роговицу, влагу передней камеры, хрусталик и студнеобразную жидкость – стекловидное тело*, назначение которых преломлять световые лучи и фокусировать их в области расположения рецепторов на сетчатке.

Стенками камеры служат три оболочки. Наружная непрозрачная оболочка – склера – переходит спереди в прозрачную роговицу. Средняя сосудистая оболочка в передней части глаза образует ресничное тело и радужную оболочку, обуславливающую цвет глаз. В середине радужной оболочки (радужки) имеется отверстие – зрачок, регулирующий количество пропускаемых световых лучей. Диаметр зрачка регулируется зрачковым рефлексом, центр которого находится в среднем мозге. Внутренняя сетчатая оболочка (сетчатка), или рети-на, содержит фоторецепторы глаза – *палочки и колбочки* – и служит для преобразования световой энергии в нервное возбуждение. Светопреломляющие среды глаза, преломляя световые лучи, обеспечивают четкое изображение на сетчатке.

Основными преломляющими средами глаза человека являются роговица и хрусталик. Лучи, идущие из бесконечности через центр роговицы и хрусталика (т. е. через главную оптическую ось глаза) перпендикулярно к их поверхности, не испытывают преломления. Все остальные лучи преломляются и сходятся внутри камеры глаза в одной точке – фокусе. Приспособление глаза к четкому видению различно удаленных предметов (его фокусирование) называется аккомодацией. Этот процесс у человека осуществляется за счет изменения кривизны хрусталика. *Ближняя точка ясного видения с возрастом отодвигается* (от 7 см в 7-10 лет до 75 см в 60 лет и более), так как снижается эластичность хрусталика и ухудшается аккомодация. Возникает старческая дальнозоркость.

В норме длинник глаза соответствует преломляющей силе глаза. Однако у 35 % людей имеются нарушения этого соответствия. В случае близорукости длинник глаза больше нормы и фокусировка лучей происходит перед сетчаткой, а изображение на сетчатке становится расплывчатым. В дальноруктом глазу, наоборот, длинник глаза меньше нормы и фокус располагается за сетчаткой. В результате изображение на сетчатке тоже расплывчато.

7.5.3. Фоторецепция

Фоторецепторы *глаза (палочки и колбочки) – это высокоспециализированные клетки, преобразующие световые раздражения в нервное возбуждение.* Фоторецепция начинается в наружных сегментах этих клеток, где на специальных дисках, как на полочках, расположены молекулы *зрительного пигмента* (в палочках – *родопсин*, в колбочках – разновидности его аналога). Под действием света происходит ряд очень быстрых превращений и обесцвечивание зрительного пигмента. В ответ на стимул эти рецепторы, в отличие от всех других рецепторов, формируют рецепторный потенциал в виде тормозных изменений на мембране клетки. Другими словами, на свету происходит гиперполяризация мембран рецепторных клеток, а в темноте – их деполяризация, т. е. стимулом для них является темнота, а не свет. При этом в соседних клетках происходят обратные изменения, что *позволяет отделить светлые и темные точки пространства.* Фотохимические реакции в

наружных сегментах фоторецепторов вызывают изменения в мембранах остальной части рецепторной клетки, которые передаются биполярным клеткам (первым нейронам), а затем и ганглиозным клеткам (вторым нейронам), от которых нервные импульсы направляются в головной мозг. Часть ганглиозных клеток возбуждается на свету, часть – в темноте.

Палочки, рассеянные преимущественно по периферии сетчатки (их 130 млн), и колбочки, расположенные преимущественно в центральной части сетчатки (их 7 млн), различаются по своим функциям (рис. 16, А). Палочки **обладают более высокой чувствительностью, чем колбочки, и являются органами сумеречного зрения. Они воспринимают черно-белое (бесцветное) изображение.** Колбочки **представляют собой органы дневного зрения. Они обеспечивают цветное зрение.** У человека три вида колбочек, воспринимающие преимущественно красный, зеленый и сине-фиолетовый цвет. Разная их цветовая чувствительность определяется различиями в зрительном пигменте. Комбинации возбуждения этих приемников разных цветов дают ощущения всей гаммы цветовых оттенков, а равномерное возбуждение всех трех типов колбочек – ощущение белого цвета. При нарушении функции колбочек наступает цветовая слепота (**дальтонизм**), человек перестает различать цвета, в частности красный и зеленый цвет. Это заболевание отмечается у 8 % мужчин и у 0,5 % женщин.

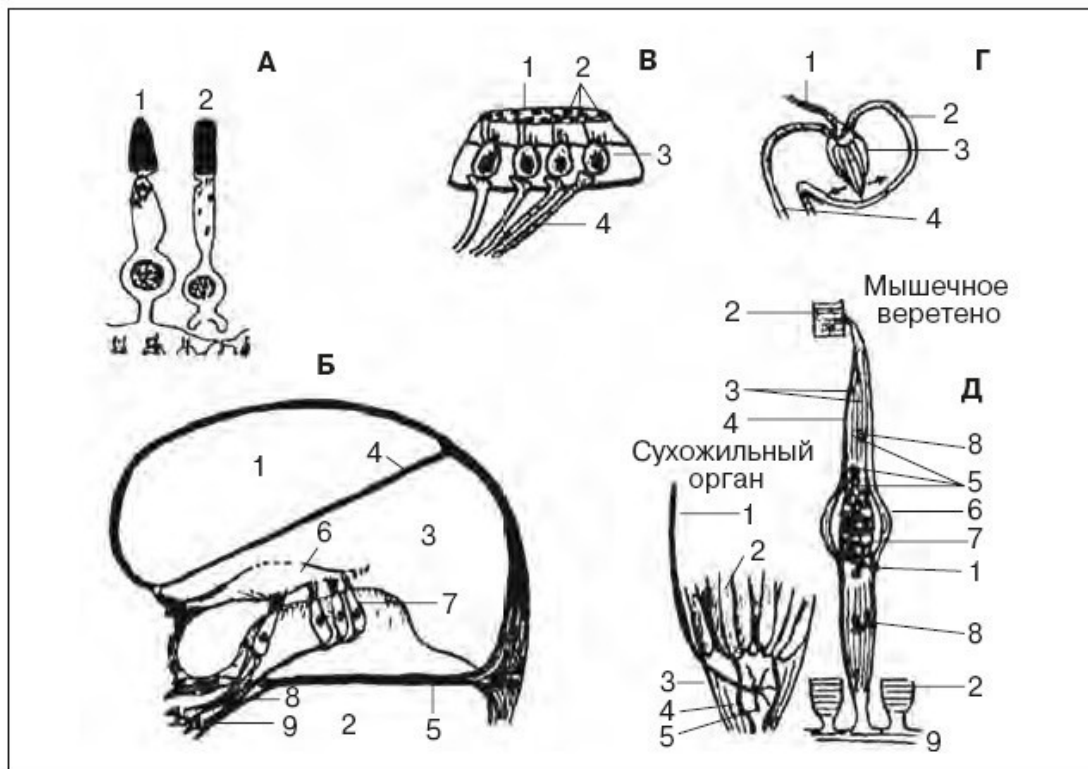


Рис. 16. Рецепторы сенсорных систем.

А – фоторецепторы: 1 – колбочки. 2 – палочки.

Б – слуховые рецепторы: 1 – вестибулярная лестница, 2 – барабанная лестница, 3 – перепончатый канал улитки, 4 – вестибулярная мембрана, 5 – основная мембрана, 6 – покровная мембрана, 7 – волосковые клетки, 8 – афферентные нервные волокна. 9 – нервные клетки спирального ганглия (первые нейроны).

В и Г – вестибулярные рецепторы.

В – отолитовый аппарат: 1 – отолитовая мембрана. 2 – отолиты (кристаллы углекислого кальция), 3 – волосковые рецепторные клетки, 4 – волокна вестибулярного нерва.

Г – аппарат полукружных каналов: 1 – волокно вестибулярного нерва, 2 – ампула, 3 – купула с волосковыми рецепторными клетками, 4 – дуга полукружного канала. Стрелки показывают направление колебаний купулы при инерционных смещениях эндолимфы.

Д – проприорецепторы. Мышечное веретено: 1 – афферентное нервное волокно. 2 – экстрафузальные мышечные волокна (перерезаны), 3 – внутриверетенные (интрафузальные) мышечные волокна, 4 – оболочка веретена, 5 – ядра, 6 – ядерная сумка, 7- чувствительные нервные окончания, 8 – эфферентные нервные гамма-волокна, 9 – сухожилие.

Сухожильный орган: 1 – афферентное нервное волокно, 2 – мышечные волокна. 3 – сухожилие, 4 – капсула, 5 – чувствительные нервные окончания

7.5.4. Функциональные характеристики зрения

Важными характеристиками органа зрения являются острота и поле зрения.

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

Острота зрения зависит не только от густоты рецепторов, но и от четкости изображения на сетчатке, т. е. от преломляющих свойств глаза, от степени аккомодации, от величины зрачка. В водной среде преломляющая сила роговицы снижается, так как ее коэффициент преломления близок к коэффициенту воды. В результате под водой острота зрения уменьшается в 200 раз.

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

Человек обладает бинокулярным зрением, т. е. зрением двумя глазами. Такое зрение имеет преимущество перед монокулярным зрением (одним глазом) в *восприятии глубины пространства*, особенно на близких расстояниях (менее 100 м).

Четкость такого восприятия (глазомер) обеспечивается хорошей координацией движения обоих глаз, которые должны точно наводиться на рассматриваемый объект. В этом случае его изображение попадает на идентичные точки сетчатки (одинаково удаленные от центра сетчатки), и человек видит одно изображение. Четкий поворот глазных яблок зависит от работы наружных мышц глаза – его глазодвигательного аппарата (четырех прямых и двух косых мышц), другими словами, от мышечного баланса глаза.

Однако *идеальный мышечный баланс глаза, или ортофорию, имеется лишь у 40 % людей.* Его нарушение возможно в результате утомления, действия алкоголя и пр., а также как следствие дисбаланса мышц, что приводит к нечеткости и раздвоению изображения (*гетерафория*). При небольших нарушениях сбалансированности мышечных усилий наблюдается небольшое скрытое (или физиологическое) косоглазие, которое в бодром состоянии человек компенсирует волевой регуляцией, а при значительных – явное косоглазие.

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

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

7.6. Слуховая сенсорная система

Слуховая сенсорная система служит для восприятия и анализа звуковых колебаний внешней среды. Она приобретает у человека особо важное значение в связи с развитием речевого общения между людьми. Деятельность слуховой сенсорной системы имеет также значение для оценки временных интервалов – темпа и ритма движений.

7.6.1. Общий план организации

Слуховая сенсорная система состоит из следующих отделов:

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

7.6.2. Функции наружного, среднего и внутреннего уха

Наружное ухо **является звукоулавливающим аппаратом.** Звуковые колебания улавливаются ушными раковинами (у животных они могут поворачиваться к источнику звука) и передаются по наружному слуховому проходу к барабанной перепонке, которая отделяет наружное ухо от среднего. Улавливание звука и весь процесс слушания двумя ушами – так называемый бинауральный слух – **имеет значение для определения направления звука.** Звуковые колебания, идущие сбоку, доходят до ближайшего уха на несколько десятитысячных долей секунды (0,0006 с) раньше, чем до другого. Этой ничтожной разницы во времени прихода звука к обоим ушам достаточно, чтобы определить его направление.

Среднее ухо **является звукопроводящим аппаратом.**

Оно представляет собой воздушную полость, которая через слуховую (евстахиеву) трубу соединяется с полостью носоглотки. Колебания от барабанной перепонки через среднее ухо передают соединенные друг с другом **три слуховые косточки – молоточек, наковальня и стремечко.**

вальня и стремячко, а последнее через перепонку овального окна передает эти колебания жидкости, находящейся во внутреннем ухе, – пер и лимфе. Благодаря слуховым косточкам амплитуда колебаний уменьшается, а сила их увеличивается, что позволяет приводить в движение столб жидкости во внутреннем ухе. При сильных звуках специальные мышцы уменьшают подвижность барабанной перепонки и слуховых косточек, адаптируя слуховой аппарат к таким изменениям раздражителя и предохраняя внутреннее ухо от разрушения. Благодаря соединению через слуховую трубу воздушной полости среднего уха с полостью носоглотки возникает возможность выравнивания давления по обе стороны барабанной перепонки, что предотвращает ее разрыв при значительных изменениях давления во внешней среде – при погружениях под воду, подъемах на высоту, выстрелах и пр. Это барофункция уха.

Внутреннее ухо **является звуковоспринимающим аппаратом**. Оно расположено в пирамидке височной кости и содержит улитку, которая у человека образует 2,5 спиральных витка. Улитковый канал разделен двумя перегородками – **основной мембраной и вестибулярной мембраной** – на три узких хода: верхний (вестибулярная лестница), средний (перепончатый канал) и нижний (барабанная лестница). На вершине улитки имеется отверстие, соединяющее верхний и нижний каналы в единый, идущий от овального окна к вершине улитки и далее к круглому окну. Полость его заполнена жидкостью – **перилимфой**, а полость среднего перепончатого канала заполнена жидкостью иного состава – **эндолимфой**. В среднем канале расположен звуковоспринимающий аппарат – корт и ев орган, в котором находятся **механорецепторы звуковых колебаний – волосковые клетки**.

7.6.3. Физиологический механизм восприятия звука

Восприятие звука основано на двух процессах, происходящих в улитке:

- 1) **разделение звуков различной частоты** по месту их наибольшего воздействия на основную мембрану улитки;
- 2) **преобразование** рецепторными клетками **механических колебаний в нервное возбуждение**.

Звуковые колебания, поступающие во внутреннее ухо через овальное окно, передаются перилимфе, а колебания этой жидкости приводят к смещениям основной мембраны. От высоты звука зависит высота столба колеблющейся жидкости и соответственно место наибольшего смещения основной мембраны: звуки высокой частоты дают наибольший эффект на начале основной мембраны, а низких частот – доходят до вершины улитки. Таким образом, **при различных по частоте звуках** возбуждаются разные волосковые клетки и разные нервные волокна, т. е. осуществляется **пространственный код**. Увеличение силы звука приводит к увеличению числа возбужденных волосковых клеток и нервных волокон, что позволяет различать интенсивность звуковых колебаний.

Волоски рецепторных клеток погружены в покровную мембрану. При колебаниях основной мембраны начинают смещаться находящиеся на ней волосковые клетки и их волоски механически раздражаются покровной мембраной. В результате в волосковых рецепторах возникает процесс возбуждения, который по афферентным волокнам направляется к нейронам спирального узла улитки и далее в ЦНС (рис. 16, Б).

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

Человек обычно воспринимает звуки с частотой от 15 до 20 000 Гц (в диапазоне 10–11 октав). У детей верхний предел достигает 22 000 Гц, с возрастом он понижается. Наиболее высокая чувствительность обнаружена в области частот от 1000 до 3000 Гц. Эта область соответствует наиболее часто встречающимся частотам человеческой речи и музыки.

7.7. Вестибулярная сенсорная система

Вестибулярная сенсорная система служит для анализа положения и движения тела в пространстве. Это одна из древнейших сенсорных систем, развившаяся в условиях действия *силы тяжести* на земле. Импульсы вестибулярного аппарата используются в организме для поддержания равновесия тела, для регуляции и сохранения позы, для пространственной организации движений человека.

7.7.1. Общий план организации

Вестибулярная сенсорная система состоит из следующих отделов:

1) периферический отдел включает два образования, содержащие механорецепторы вестибулярной системы – преддверие (мешочек и маточка) и полукружные каналы;

2) проводниковый отдел начинается от рецепторов волокнами биполярной клетки (первого нейрона) вестибулярного узла, расположенного в височной кости, другие отростки этих нейронов образуют вестибулярный нерв и вместе со слуховым нервом в составе 8-й пары черепно-мозговых нервов входят в продолговатый мозг; в вестибулярных ядрах продолговатого мозга находятся вторые нейроны, импульсы от которых поступают к третьим нейронам в таламусе (промежуточный мозг);

3) корковый отдел представляют четвертые нейроны, часть которых представлена в проекционном (первичном) поле вестибулярной системы в височной области коры, а другая часть находится в непосредственной близости к пирамидным нейронам моторной области коры и в постцентральной извилине. (Точная локализация коркового отдела вестибулярной сенсорной системы у человека в настоящее время не установлена.)

7.7.2. Функционирование вестибулярного аппарата

Периферический отдел вестибулярной сенсорной системы находится во внутреннем ухе. Каналы и полости в височной кости образуют **костный лабиринт** вестибулярного аппарата, который частично заполнен **перепончатым лабиринтом**. Между костным и перепончатым лабиринтами находится жидкость – **перилим-фа**, а внутри перепончатого лабиринта – **эндолимфа**.

Аппарат преддверия **предназначен для анализа действия силы тяжести при изменениях положения тела в пространстве и ускорений прямолинейного движения**. Перепончатый лабиринт преддверия разделен на две полости – **мешочек и маточку**, содержащих отолитовые приборы. Механорецепторы отолитовых приборов представляют собой **волосковые клетки**. Они склеены студнеобразной массой, образующей поверх волосков **отолитовую мембрану**, в которой находятся кристаллы углекислого кальция – отолиты (рис. 16, В). В маточке отолитовая мембрана расположена в горизонтальной плоскости, а в мешочке она согнута и находится во фронтальной и сагиттальной плоскостях. При изменении положения головы и тела, а также при вертикальных или горизонтальных ускорениях отолитовые мембраны свободно перемещаются под действием силы тяжести во всех трех плоскостях, натягивая, сжимая или сгибая при этом волоски механорецепторов. Чем больше деформация волосков, тем выше частота афферентных импульсов в волокнах вестибулярного нерва.

Аппарат полукружных каналов *служит для анализа действия центробежной силы при вращательных движениях. Адекватным его раздражителем является угловое ускорение.* Три дуги полукружных каналов расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: передняя – во фронтальной плоскости, боковая – в горизонтальной, задняя – в сагиттальной. В одном из концов каждого канала имеется расширение – ампула. Находящиеся в ней волоски чувствительных клеток склеены в гребешок – ампулярную купулу. Она представляет собой маятник, который может отклоняться в результате разности давления эндолимфы на противоположные поверхности купулы (рис. 16, Г). При вращательных движениях в результате инерции эндолимфа отстает от движения костной части и оказывает давление на одну из поверхностей купулы. Отклонение купулы изгибает волоски рецепторных клеток и вызывает появление нервных импульсов в вестибулярном нерве. *Наибольшие изменения в положении купулы происходят в том полукружном канале, положение которого соответствует плоскости вращения.*

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

7.7.3. Влияния раздражений вестибулярной системы на другие функции организма

Вестибулярная сенсорная система связана со многими центрами спинного и головного мозга и вызывает ряд *вестибуло-соматических и вестибуло-вегетативных рефлексов.*

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

Помимо основной анализаторной функции, важной для управления позой и движениями человека, вестибулярная сенсорная система оказывает разнообразные побочные влияния на многие функции организма, которые возникают в результате иррадиации возбуждения на другие нервные центры при низкой устойчивости вестибулярного аппарата. Его раздражение приводит к снижению возбудимости зрительной и кожной сенсорных систем, ухудшению точности движений. *Вестибулярные раздражения приводят к нарушениям координации движений и походки, изменениям частоты сердцебиения и артериального давления, увеличению времени двигательной реакции и снижению частоты движений, ухудшению чувства времени, изменению психических функций – внимания, оперативного мышления, кратковременной памяти, эмоциональных проявлений.* В тяжелых случаях возникают головокружения, тошнота, рвота. Повышение устойчивости вестибулярной системы достигается в большей мере активными вращениями человека, чем пассивными.

В условиях невесомости (когда у человека выключены вестибулярные влияния) возникает утрата представления о направлении гравитационной вертикали и пространственном положении тела. Теряются навыки ходьбы, бега. Ухудшается состояние нервной системы, возникает повышенная раздражительность, нестабильность настроения.

7.8. Двигательная сенсорная система

Двигательная сенсорная система служит для анализа состояния двигательного аппарата – его движения и положения. Информация о степени сокращения скелетных

мышц, натяжении сухожилий, изменении суставных углов необходима для регуляции двигательных актов и поз.

7.8.1. Общий план организации

Двигательная сенсорная система состоит из трех отделов:

- 1) периферический отдел, представленный проприорецепторами, расположенными в мышцах, сухожилиях и суставных сумках;
- 2) проводниковый отдел, который начинается биполярными клетками (первыми нейронами), тела которых расположены вне ЦНС – в спинномозговых узлах. Один их отросток связан с рецепторами, другой входит в спинной мозг и передает проприоцептивные импульсы ко вторым нейронам в продолговатый мозг (часть путей от проприорецепторов направляется в кору мозжечка), а далее к третьим нейронам – релейным ядрам таламуса (в промежуточный мозг);
- 3) корковый отдел находится в передней центральной извилине коры больших полушарий.

7.8.2. Функции проприорецепторов

К проприорецепторам относятся мышечные веретена, сухожильные органы (или органы Гольдджи) и суставные рецепторы (рецепторы суставной капсулы и суставных связок).

Все эти рецепторы представляют собой механорецепторы, специфическим раздражителем которых является их растяжение.

Мышечные веретена **прикрепляются к мышечным волокнам параллельно** – один конец к сухожилию, а другой – к волокну. Каждое веретено покрыто капсулой, образованной несколькими слоями клеток, которая в центральной части расширяется и образует ядерную сумку. Внутри веретена содержится несколько (от 2 до 14) тонких внутриверетенных, или так называемых интрафузальных, **мышечных волокон**. Эти волокна в 2–3 раза тоньше обычных волокон скелетных мышц (экстрафузальных).

Интрафузальные волокна подразделяются на два типа:

1) длинные, толстые, с ядрами в ядерной сумке, которые связаны с наиболее толстыми и быстропроводящими афферентными нервными волокнами, – они информируют о **динамическом компоненте** движения (скорости изменения длины мышцы) и

2) короткие, тонкие, с ядрами, вытянутыми в цепочку, информирующие о **статическом компоненте** (удерживаемой в данный момент длине мышцы). Окончания афферентных нервных волокон намотаны на интрафузальные волокна рецептора. При растяжении скелетной мышцы происходит растяжение и мышечных рецепторов, которое деформирует окончания нервных волокон и вызывает появление в них нервных импульсов. Частота проприоцептивной импульсации возрастает с увеличением растяжения мышцы, а также при увеличении скорости ее растяжения. Тем самым **нервные центры информируются о скорости растяжения мышцы и ее длине**. Вследствие малой адаптации импульсация от мышечных веретен продолжается в течение всего периода поддержания растянутого состояния, что обеспечивает постоянную осведомленность центров о длине мышцы. Чем более тонкие и координированные движения осуществляют мышцы, тем больше в них мышечных веретен: у человека в глубоких мышцах шеи, связывающих позвоночник с головой, среднее их число составляет 63, а в мышцах бедра и таза – менее 5 веретен на 1 г массы мышцы (рис. 16, Д).

ЦНС может тонко регулировать чувствительность проприорецепторов. Разряды мелких гамма-мотонейронов спинного мозга вызывают сокращение интрафузальных мышечных волокон по обе стороны от ядерной сумки веретена. В результате средняя несо-

кратимая часть мышечного веретена растягивается, и деформация отходящего отсюда нервного волокна вызывает повышение его возбудимости. При той же длине скелетной мышцы в нервные центры будет поступать большее число афферентных импульсов. Это позволяет, во-первых, выделять проприоцептивную импульсацию на фоне другой афферентной информации и, во-вторых, увеличивать точность анализа состояния мышц. Повышение чувствительности веретен происходит во время движения и даже в предстартовом состоянии. Это объясняется тем, что в силу низкой возбудимости гамма-мотонейронов их активность в состоянии покоя выражена слабо, а при произвольных движениях и вестибулярных реакциях она активируется. Чувствительность проприорецепторов повышается также при умеренных раздражениях симпатических волокон и выделении небольших доз адреналина.

Сухожильные органы **расположены в месте перехода мышечных волокон в сухожилия**. Сухожильные рецепторы (окончания нервных волокон) оплетают тонкие сухожильные волокна, окруженные капсулой. В результате **последовательного крепления** сухожильных органов к мышечным волокнам (а в ряде случаев – к мышечным веретенам) растяжение сухожильных механорецепторов происходит при напряжении мышц. Таким образом, в отличие от мышечных веретен, **сухожильные рецепторы информируют нервные центры о степени напряжения мышц и скорости его развития**.

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

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

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

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

7.9.1. Кожная рецепция

В коже представлена тактильная, температурная и болевая рецепция. На 1 см² кожи в среднем приходится 12–13 холодовых точек, 1–2 тепловых, 25 тактильных и около 100 болевых.

Тактильная сенсорная система **предназначена для анализа давления и прикосновения**. Ее рецепторы представляют собой свободные нервные окончания и сложные образо-

вания (тельца Мейснера, тельца Паччини), в которых нервные окончания заключены в специальную капсулу. Они находятся в верхних и нижних слоях кожи, в кожных сосудах, в основаниях волос. Особенно их много на пальцах рук и ног, ладонях, подошвах, губах. Это механорецепторы, реагирующие на растяжение, давление и вибрацию. Наиболее чувствительным рецептором является тельце Паччини, которое вызывает ощущение прикосновения при смещении капсулы лишь на 0,0001 мм. Чем больше размеры тельца Паччини, тем более толстые и быстропроводящие афферентные нервы отходят от него. Они проводят кратковременные залпы (длительностью 0,005 с), информирующие о начале и окончании действия механического раздражителя. Путь тактильной информации следующий: рецептор – 1-й нейрон в спинномозговых узлах – 2-й нейрон в спинном или продолговатом мозге – 3-й нейрон в промежуточном мозге (таламус) – 4-й нейрон в задней центральной извилине коры больших полушарий (первичная соматосенсорная зона).

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

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

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

7.9.2. Виоцероцептивная (интерорецептивная) сенсорная система

Во внутренних органах имеется множество рецепторов, воспринимающих давление – барорецепторы сосудов, кишечного тракта и др., изменения химизма внутренней среды – хеморецепторы, ее температуры – терморецепторы, осмотического давления, болевые раздражения. С их помощью безусловно-рефлекторным путем регулируется постоянство различных констант внутренней среды (поддержание гомеостаза), ЦНС информируется об изменениях во внутренних органах. Информация от интерорецепторов через блуждающий, чревный и тазовый нервы поступает в промежуточный мозг и далее в лобные и другие области коры головного мозга. Деятельность этой системы практически не осознается, она мало локализована, однако при сильных раздражениях она хорошо ощущается. Она участвует в формировании сложных ощущений – жажды, голода и др.

7.9.3. Обонятельная и вкусовая сенсорные системы

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

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

воспринимают эфирный, камфарный, мятный, мускусный и другие запахи, причем к некоторым веществам чувствительность необычайно высока.

Хеморецепторы вкуса **представляют собой вкусовые луковицы**, расположенные в эпителии языка, задней стенке глотки и мягкого неба. У детей их количество больше, а с возрастом – убывает. Микроворсинки рецепторных клеток выступают из луковицы на поверхность языка и реагируют на растворенные в воде вещества. Их сигналы поступают через волокна лицевого и языко-глоточного нервов (продолговатый мозг) в таламус и далее в соматосенсорную область коры. Рецепторы разных частей языка воспринимают четыре основных вкуса: **горького (задняя часть языка), кислого (края языка), сладкого (передняя часть языка) и соленого (передняя часть и края языка)**. Между вкусовыми ощущениями и химическим строением вещества отсутствует строгое соответствие, так как вкусовые ощущения могут изменяться при заболевании, беременности, условно-рефлекторных воздействиях, изменениях аппетита. В формировании вкусовых ощущений участвуют обоняние, тактильная, болевая и температурная чувствительность. Информация вкусовой сенсорной системы используется для организации пищевого поведения, связанного с добыванием, выбором, предпочтением или отверганием пищи, формированием чувства голода, сытости.

7.10. Переработка, взаимодействие и значение сенсорной информации

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

7.10.1. Обработка сенсорной информации в проводниковых отделах

Анализ получаемых раздражений происходит во всех отделах сенсорных систем. **Наиболее простая форма анализа осуществляется в результате выделения специализированными рецепторами раздражителей различной модальности** (свет, звук и пр.) из всех падающих на организм воздействий. При этом в одной сенсорной системе возможно уже более детальное выделение характеристик сигналов (цветоразличение фоторецепторами колбочек и др.).

Важной особенностью в работе проводникового отдела сенсорных систем является **дальнейшая обработка** афферентной информации, которая заключается, с одной стороны, в продолжающемся анализе свойств раздражителя, а с другой – в процессах их синтеза, в обобщении поступившей информации. По мере передачи афферентных импульсов на более высокие уровни сенсорных систем увеличивается число нервных клеток, которые реагируют на афферентные сигналы более сложно, чем простые проводники. Например, на уровне среднего мозга в подкорковых зрительных центрах имеются нейроны, которые реагируют на различную степень освещенности и обнаруживают движение, в подкорковых слуховых центрах – нейроны, извлекающие информацию о высоте тона и локализации звука, деятельность этих нейронов лежит в основе ориентировочного рефлекса на неожиданные раздражители.

Благодаря многим разветвлениям афферентных путей на уровне спинного мозга и подкорковых центров обеспечивается **многократное взаимодействие** афферентных импульсов в пределах одной сенсорной системы, а также взаимодействие между различными сенсорными системами (в частности, можно отметить чрезвычайно обширные взаимодействия вестибулярной сенсорной системы со многими восходящими и нисходящими путями). Особенно широкие возможности для взаимодействия различных сигналов создаются в неспецифической системе мозга, где к одному и тому же нейрону могут сходить (конвергировать) импульсы различного происхождения (от 30 000 нейронов) и от разных рецепторов тела. Вследствие этого неспецифическая система играет большую роль в процессах **интеграции функций** в организме.

При поступлении в более высокие уровни нервной системы происходит **расширение сферы сигнализации**, приходящей от одного рецептора. Например, в зрительной системе сигналы одного рецептора связаны (через систему дополнительных нервных клеток сетчатки – горизонтальных и др.) с десятками ганглиозных клеток и могут, в принципе, передавать информацию любым корковым нейронам зрительной коры. С другой стороны, по мере проведения сигналов происходит **сжатие информации**. Например, одна ганглиозная клетка сетчатки объединяет информацию от сотни биполярных клеток и десятков тысяч рецепторов, т. е. такая информация поступает в зрительные нервы уже после значительной обработки, в сокращенном виде.

Существенной особенностью деятельности проводникового отдела сенсорных систем является **передача без искажений** специфической информации от рецепторов к коре больших полушарий. Большое количество параллельных каналов (в зрительном нерве 900 000 волокон, в слуховом – 30 000 волокон) помогает сохранить специфику передаваемого сообщения, а процессы бокового (латерального) торможения – изолировать эти сообщения от соседних клеток и путей.

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

7.10.2. Обработка информации на корковом уровне

В коре больших полушарий **сложность обработки информации возрастает от первичных полей ко вторичным и третичным ее полям**. Так, простые клетки первичных полей зрительной коры являются детекторами черно-белых границ прямых линий, воспринимаемых мелкими участками сетчатки, а сложные и сверхсложные нейроны вторичных зрительных полей выделяют длину линий, их углы наклона, различные контуры фигур, направление движения объектов, имеются клетки, опознающие знакомые лица людей и т. п.

Первичные поля коры осуществляют анализ раздражений определенной модальности, поступающих от связанных с ними специфических рецепторов. Это так называемые ядерные зоны анализаторов по И.П. Павлову: зрительные, слуховые и др. Их деятельность лежит в основе возникновения **ощущений**. Лежащие вокруг них вторичные поля (периферия анализаторов) получают от первичных полей результаты обработки информации и преобра-

зуют их в более сложные формы. **Во вторичных полях** происходит осмысление полученной информации, ее узнавание, **обеспечиваются процессы восприятия раздражений данной модальности**. От вторичных полей отдельных сенсорных систем информация поступает в **задние третичные поля** – ассоциативные нижнетеменные зоны, где происходит **интеграция сигналов различной модальности**, позволяющая создать цельный образ внешнего мира со всеми его запахами, звуками, красками и т. п. Здесь на основе афферентных сообщений от разных частей правой и левой половины тела формируются **сложные представления** человека о схеме пространства и схеме тела, которые обеспечивают пространственную ориентацию движений и точную адресацию моторных команд к различным скелетным мышцам. Эти зоны также имеют особое значение в хранении полученной информации. На основе анализа и синтеза информации, обработанной в заднем третичном поле коры, в ее передних третичных полях (передней лобной области) формируются цели, задачи и программы поведения человека.

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

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

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

Кора больших полушарий обеспечивает наиболее широкое взаимодействие различных сенсорных систем и их участие в организации двигательных действий человека, в том числе в процессе его спортивной деятельности.

7.10.3. Значение деятельности сенсорных систем в спорте

Эффективность выполнения спортивных упражнений во многом зависит от процессов восприятия и переработки сенсорной информации. Эти процессы обуславливают как наиболее рациональную организацию двигательных актов, так и совершенство такти-

ческого мышления спортсмена. Четкое восприятие пространства и пространственная ориентация движений обеспечиваются функционированием зрительной, слуховой, вестибулярной, кинестетической рецепции. Оценка временных интервалов и управление временными параметрами движений базируются на проприоцептивных и слуховых ощущениях. Вестибулярные раздражения при поворотах, вращениях, наклонах и т. п. заметно влияют на координацию движений и проявление физических качеств, особенно при низкой устойчивости вестибулярного аппарата.

Экспериментальное выключение отдельных сенсорных афферентаций у спортсменов (выполнение движений в специальном ошейнике, исключающем активацию шейных проприорецепторов; при использовании очков, закрывающих центральное или периферическое поле зрения) приводило к резкому снижению оценок за упражнение или к полной невозможности его исполнения. В противоположность этому, сообщение спортсмену дополнительной информации (особенно срочной – в процессе движения) помогало быстрому совершенствованию технических действий. На основе взаимодействия сенсорных систем у спортсменов вырабатываются комплексные представления, сопровождающие его деятельность в избранном виде спорта – «чувство» льда, снега, воды и т. п. При этом в каждом виде спорта имеются наиболее важные – ведущие сенсорные системы, от активности которых в наибольшей мере зависит успешность выступлений спортсмена.

8. Кровь

Кровь *представляет собой внутреннюю жидкую среду (ткань) организма*, обеспечивающую определенное постоянство основных физиологических и биохимических параметров и осуществляющую гуморальную связь между органами. Существует два понятия: периферическая кровь, состоящая из плазмы и находящихся в ней во взвешенном состоянии форменных элементов, и система крови (Ланг Г.Ф., 1936), куда относят периферическую кровь, органы кроветворения и кроверазрушения (костный мозг, печень, селезенка и лимфатические узлы). Кровь является своеобразной формой ткани и характеризуется рядом особенностей: жидкая среда организма находится в постоянном движении, составные части крови имеют разное происхождение, образуются и разрушаются в основном вне ее.

8.1. Состав, объем и функции крови

Кровь состоит из форменных элементов (42–46 %) – *эритроцитов* (красных кровяных клеток), *лейкоцитов* (белых кровяных клеток) и *тромбоцитов* (кровяных пластинок) – и жидкой части – плазмы (54–58 %). Плазма крови, лишенная фибриногена, называется сывороткой. *У взрослого человека общее количество крови составляет 5–8% массы тела, что соответствует 5–6 л.* Объем крови принято обозначать по отношению к массе тела (мл/кг). В среднем он равен у мужчин 65 мл/кг, у женщин – 60 мл/кг, у детей – около 70 мл/кг.

Количество эритроцитов в крови примерно в тысячу раз больше, чем лейкоцитов, и в десятки раз выше, чем тромбоцитов. Последние по своим размерам в несколько раз меньше, чем эритроциты. Поэтому эритроциты составляют более 90 % всего объема, приходящегося на долю форменных элементов крови. *Выраженное в процентах отношение объема форменных элементов к общему объему крови называется гематокритом.* У мужчин гематокрит составляет в среднем 46 %, у женщин – 42 %. Это означает, что у мужчин форменные элементы занимают 46 %, плазма – 54 % объема крови, а у женщин – 42 и 58 % соответственно. Эта разница обусловлена тем, что у мужчин содержание эритроцитов в крови больше, чем у женщин. У детей гематокрит выше, чем у взрослых; в процессе старения гематокрит снижается. *Увеличение гематокрита сопровождается возрастанием вязкости крови (внутренним ее трением),* которая у здорового взрослого человека составляет 4–5 ед. Поскольку периферическое сопротивление кровотоку прямо пропорционально вязкости, любое существенное увеличение гематокрита приводит к повышению нагрузки на сердце, в результате чего кровообращение в некоторых органах может нарушаться.

Кровь выполняет в организме целый ряд физиологических функций.

- Транспортная функция крови *заключается в переносе всех необходимых для жизнедеятельности организма веществ* (питательных веществ, газов, гормонов, ферментов, метаболитов).

- Дыхательная функция *состоит в доставке кислорода от легких к тканям и углекислого газа от тканей к легким.* Кислород переносится преимущественно эритроцитами в виде соединения с гемоглобином – оксигемоглобином (HbO₂), углекислый газ – плазмой крови в форме бикарбонатных ионов (НСО₃). В обычных условиях при дыхании воздухом 1 грамм гемоглобина присоединяет 1,34 мл кислорода, а так как в одном литре крови содержится 140–160 граммов гемоглобина, то количество кислорода в нем составляет около 200 мл; эту величину принято называть кислородной емкостью крови (иногда этот показатель рассчитывают на 100 мл крови). Таким образом, если принять во внимание, что общий объем крови в организме человека составляет 5 л, то количество кислорода, связанного с гемоглобином, в ней будет равно примерно одному литру.

- Питательная функция крови **обусловлена переносом** аминокислот, глюкозы, жиров, витаминов, ферментов и минеральных веществ **от органов пищеварения к тканям, системам и депо.**

- Терморегуляторная функция **обеспечивается участием крови в переносе тепла** от органов и тканей, в которых оно вырабатывается, к органам, отдающим тепло, что и поддерживает температурный гомеостаз.

- Выделительная функция **направлена на перенос продуктов обмена** (мочевина, креатин, индикан, мочева кислота, вода, соли и др.) от мест их образования к органам выделения (почки, легкие, потовые и слюнные железы).

- Защитная функция крови **играет важную роль в формировании иммунитета**, который может быть как **врожденным**, так и **приобретенным**. **Различают также местный и общий, клеточный и гуморальный.** Гуморальный иммунитет обусловлен выработкой антител в ответ на поступление в организм микробов, вирусов, токсинов, ядов, чужеродных белков; **клеточный** – связан с фагоцитозом, в котором ведущая роль принадлежит лейкоцитам, активно уничтожающим попадающих в организм микробов и инородные тела, а также собственные отмирающие и мутагенные клетки.

- Регуляторная функция **заключается в осуществлении как гуморальной** (перенос кровью гормонов, газов, минеральных веществ), **так и рефлекторной регуляции**, связанной с влиянием крови на интерорецепторы сосудов.

8.2. Форменные элементы крови

Образование форменных элементов крови называется гемопоэзом. Он осуществляется в различных кроветворных органах. В костном мозге образуются эритроциты, нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. В селезенке и лимфатических узлах формируются лейкоциты. Образование моноцитов осуществляется в костном мозге и в ретикулярных клетках печени, селезенки и лимфатических узлов. В красном костном мозге и селезенке образуются тромбоциты.

8.2.1. Функции эритроцитов

Основной физиологической функцией эритроцитов является связывание и перенос кислорода от легких к органам и тканям. Этот процесс осуществляется благодаря особенностям строения эритроцитов и химического состава гемоглобина.

Эритроциты являются высокоспециализированными безъядерными клетками крови диаметром 7–8 микрон. **В крови человека содержится $4,5\text{--}5 \times 10^{12}$ /л эритроцитов.** Форма эритроцитов в виде двояковогнутого диска обеспечивает большую поверхность для свободной диффузии газов через его мембрану. Суммарная поверхность всех эритроцитов в циркулирующей крови составляет около 3000 м².

В начальных фазах своего развития эритроциты имеют ядро и называются ретикулоцитами. В нормальных условиях ретикулоциты составляют около 1 % от общего числа циркулирующих в крови эритроцитов. Увеличение числа ретикулоцитов в периферической крови может зависеть как от активации эритроцитоза, так и от усиления выброса ретикулоцитов из костного мозга в кровоток. **Средняя продолжительность жизни зрелых эритроцитов составляет около 120 дней**, после чего они разрушаются в печени и селезенке.

В процессе передвижения крови эритроциты не оседают, так как они отталкиваются друг от друга, поскольку имеют одноименные отрицательные заряды. При отстаивании крови в капилляре эритроциты оседают на дно. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) в нормальных условиях у мужчин составляет 4–8 мм в 1 час, у женщин – 6–10 мм в 1 час.

По мере созревания эритроцитов их ядро замещается дыхательным пигментом – гемоглобином (Hb), составляющим около 90 % сухого вещества эритроцитов, а 10 % составляют минеральные соли, глюкоза, белки и жиры. Гемоглобин – сложное химическое соединение, молекула которого состоит из белка глобина и железосодержащей части – гема. **Гемоглобин обладает свойством легко соединяться с кислородом и столь же легко его отдавать.** Соединяясь с кислородом, он становится **оксигемоглобином (HbO_2)**, а отдавая его – превращается в **восстановленный (редуцированный) гемоглобин**. Гемоглобин крови человека составляет 14–15 % ее массы, т. е. около 700 г.

В скелетных и сердечной мышцах содержится близкий по своему строению белок миоглобин (мышечный гемоглобин). Он более активно, чем гемоглобин, соединяется с кислородом, обеспечивая им работающие мышцы. Общее количество миоглобина у человека составляет около 25 % гемоглобина крови. В большей концентрации миоглобин содержится в мышцах, выполняющих функциональную нагрузку. Под влиянием физических нагрузок количество миоглобина в мышцах повышается.

8.2.2. Функции лейкоцитов

Лейкоциты по функциональным и морфологическим признакам представляют собой обычные клетки, содержащие ядро и протоплазму. **Количество лейкоцитов в крови здорового человека составляет $4-6 \times 10^9/л$.** Лейкоциты неоднородны по своему строению: в одних из них протоплазма имеет зернистое строение (**гранулоциты**), в других зернистости нет (**агранулоциты**). Гранулоциты составляют 65–70 % всех лейкоцитов и делятся в зависимости от способности окрашиваться нейтральным!! кислыми или основными красками на нейтрофилы, эозинофилы и базофилы.

Агранулоциты составляют 30–35 % всех белых кровяных клеток и включают в себя лимфоциты и моноциты. Функции различных лейкоцитов разнообразны.

Процентное соотношение различных форм лейкоцитов в крови называется лейкоцитарной формулой. Общее количество лейкоцитов и лейкоцитарная формула не являются постоянными. **Увеличение числа лейкоцитов в периферической крови называется** лейкоцитозом, **а уменьшение** – лейкопенией. Продолжительность жизни лейкоцитов составляет 7-10 дней.

Нейтрофилы составляют 60–70 % всех лейкоцитов и **являются наиболее важными клетками защиты организма от бактерий и их токсинов**. Проникая через стенки капилляров, нейтрофилы попадают в межтканевые пространства, где осуществляется фагоцитоз – поглощение и переваривание бактерий и других инородных белковых тел.

Эозинофилы (1–4% от общего числа лейкоцитов) адсорбируют на свою поверхность антигены (чужеродные белки), многие тканевые вещества и токсины белковой природы, разрушая и обезвреживая их. Кроме дезинтоксикационной функции эозинофилы принимают участие в предупреждении развития аллергических реакций.

Базофилы составляют не более 0,5 % всех лейкоцитов и осуществляют синтез гепарина, входящего в антисвертывающую систему крови. Базофилы участвуют также в синтезе ряда биологически активных веществ и ферментов (гистамин, серотонин, РНК, фосфотаза, липаза, пероксидаза).

Лимфоциты (25–30 % от числа всех лейкоцитов) **играют важнейшую роль в процессах образования иммунитета организма, а также активно участвуют в нейтрализации различных токсических веществ.**

Главным фактором иммунологической системы крови являются Т- и В-лимфоциты. Т-лимфоциты прежде всего выполняют роль строгого иммунного контролера. Вступив в контакт с любым антигеном, они надолго запоминают его генетическую структуру и

определяют программу биосинтеза антител (иммуноглобулинов), которая осуществляется В-лимфоцитами. В-лимфоциты, получив программу биосинтеза иммуноглобулинов, превращаются в плазмocyты, являющиеся фабрикой антител.

В Т-лимфоцитах происходит синтез веществ, активирующих фагоцитоз и защитные воспалительные реакции. Они следят за генетической чистотой организма, препятствуя приживлению чужеродных тканей, активируя регенерацию и уничтожая отмершие или мутантные (в том числе и опухолевые) клетки собственного организма. Т-лимфоцитам принадлежит также важная роль регуляторов кроветворной функции, заключающаяся в уничтожении чужеродных стволовых клеток костного мозга. Лимфоциты способны синтезировать бета- и гамма-глобулины, входящие в состав антител.

К сожалению, лимфоциты не всегда могут выполнять свою роль в образовании эффективной системы иммунитета. В частности, вирус иммунодефицита человека (**ВИЧ**), *вызывающий грозное заболевание СПИД* (синдром приобретенного иммунодефицита), *может резко снижать иммунологическую защиту организма*. Главным пусковым механизмом СПИДа является проникновение ВИЧ из крови в Т-лимфоциты. Там вирус может оставаться в неактивном, латентном состоянии несколько лет, пока в связи со вторичной инфекцией не начнется иммунологическая стимуляция Т-лимфоцитов. Тогда вирус активируется и размножается так бурно, что вирусные клетки, покидая пораженные лимфоциты, полностью повреждают мембрану и разрушают их. *Прогрессирующая гибель лимфоцитов снижает сопротивляемость организма к различным интоксикациям, в том числе и к микробам, безвредным для человека с нормальным иммунитетом*. Кроме того, резко ослабевает уничтожение Т-лимфоцитами мутантных (раковых) клеток, в связи с чем существенно возрастает вероятность возникновения злокачественных опухолей. *Наиболее частыми проявлениями СПИДа являются:* воспаления легких, опухоли, поражения ЦНС и гнойничковые заболевания кожи и слизистых оболочек.

Первичные и вторичные нарушения при СПИДе обуславливают пеструю картину изменения периферической крови. Наряду со значительным снижением числа лимфоцитов, в ответ на воспаление или гнойничковые поражения кожи (слизистых) может возникать нейтрофильный лейкоцитоз. При поражении системы крови появляются очаги патологического кроветворения, и в кровь будут поступать в большом количестве незрелые формы лейкоцитов. При внутренних кровотечениях и истощении больного начинает развиваться прогрессирующая анемия с уменьшением числа эритроцитов и гемоглобина в крови.

Моноциты (4–8%) являются самыми крупными клетками белой крови, которые называют макрофагами. *Они обладают самой высокой фагоцитарной активностью* по отношению к продуктам распада клеток и тканей, а также обезвреживают токсины, образующиеся в очагах воспаления. Считают также, что моноциты принимают участие в выработке антител. К макрофагам, наряду с моноцитами, относят ретикулярные и эндотелиальные клетки печени, селезенки, костного мозга и лимфатических узлов.

8.2.3. Функции тромбоцитов

Тромбоциты *мелкие, безъядерные кровяные пластинки* (бляшки Биццоцери) неправильной формы, диаметром 2–5 микрон. Несмотря на отсутствие ядра, тромбоциты обладают активным метаболизмом и являются третьими самостоятельными живыми клетками крови. *Число их в периферической крови колеблется от 200 до 350 × 10⁹/л; продолжительность жизни тромбоцитов составляет 8–12 дней*.

Тромбоцитам принадлежит ведущая роль в свертывании крови. Недостаток тромбоцитов в крови – *тромбопения* – наблюдается при некоторых заболеваниях и выражается в повышенной кровоточивости.

8.3. Физико-химические свойства плазмы крови

Плазма крови *человека представляет собой бесцветную жидкость, содержащую 90–92 % воды и 8–10 % твердых веществ*, к которым относятся глюкоза, белки, жиры, различные соли, гормоны, витамины, продукты обмена веществ и др. Физико-химические свойства плазмы определяются наличием в ней органических и минеральных веществ, они относительно постоянны и характеризуются целым рядом стабильных констант.

Удельный вес плазмы равен 1,02–1,03, а удельный вес крови – 1,05–1,06; у мужчин он несколько выше (больше эритроцитов), чем у женщин.

Осмотическое давление является важнейшим свойством плазмы. Оно присуще растворам, отделенным друг от друга полупроницаемыми мембранами, и *создается движением молекул растворителя (воды) через мембрану в сторону большей концентрации растворимых веществ*. Сила, которая приводит в движение растворитель, обеспечивая его проникновение через полупроницаемую мембрану, называется осмотическим давлением. Основную роль в величине осмотического давления играют минеральные соли. У человека осмотическое давление крови составляет около 770 кПа (7,5–8 атм). *Та часть осмотического давления, которая обусловлена белками плазмы, называется онкотической*. Из общего осмотического давления на долю белков приходится примерно 1/200 часть, что составляет примерно 3,8 кПа.

Клетки крови имеют осмотическое давление, одинаковое с плазмой. *Раствор, имеющий осмотическое давление, равное давлению крови*, является оптимальным для форменных элементов и называется изотоническим. Растворы меньшей концентрации называются гипотоническими; вода из этих растворов поступает в эритроциты, которые набухают и могут разрываться – происходит их гемолиз. Если из плазмы крови теряется много воды и концентрация солей в ней повышается, то в силу законов осмоса вода из эритроцитов начинает поступать в плазму через их полупроницаемую мембрану, что вызывает сморщивание эритроцитов; такие растворы называют гипертоническими. Относительное постоянство осмотического давления обеспечивается осморецепторами и реализуется главным образом через органы выделения.

Кислотно-щелочное состояние представляет одну из важных констант жидкой внутренней среды организма и *является ее активной реакцией, обусловленной количественным соотношением H^+ и OH^- ионов*. В чистой воде содержится одинаковое количество H^+ и OH^- ионов, поэтому она *нейтральна*. Если число ионов H^+ в единице объема раствора превышает число ионов OH^- , раствор имеет *кислую реакцию*; если соотношение этих ионов обратное, раствор является *щелочным*. Для характеристики активной реакции крови пользуются водородным показателем, или рН, который является отрицательным десятичным логарифмом концентрации водородных ионов. В химически чистой воде при температуре +25 °С рН равен 7 (нейтральная реакция). Кислая среда (ацидоз) имеет рН ниже 7, щелочная (алкалоз) – выше 7. Кровь имеет слабощелочную реакцию: рН артериальной крови равен 7,4; рН венозной крови – 7,35, что обусловлено большим содержанием в ней углекислого газа.

Буферные системы крови обеспечивают поддержание относительного постоянства активной реакции крови, т. е. осуществляют регуляцию кислотно-щелочного состояния. Эта способность крови обусловлена особым физико-химическим составом буферных систем, нейтрализующих кислые и щелочные продукты, накапливающиеся в организме. Буферные системы состоят из смеси слабых кислот с их солями, образованными сильными основаниями. *В крови имеются 4 буферных системы*: 1) бикарбонатная буферная система: угольная кислота – двууглекислый натрий ($H_2CO_3 - NaHCO_3$); 2) фосфатная буферная система

– одноосновный-двуосновный фосфорно-кислый натрий ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 - \text{Na}_2\text{HPO}_4$); 3) гемоглобиновая буферная система – восстановленный гемоглобин – калийная соль гемоглобина (HNBKNbO_2); 4) буферная система белков плазмы. В поддержании буферных свойств крови ведущая роль принадлежит гемоглобину и его солям (около 75 %), в меньшей степени – бикарбонатному, фосфатному буферам и белкам плазмы. Белки плазмы играют роль буферной системы благодаря своим амфотерным свойствам. В кислой среде они ведут себя как щелочи, связывая кислоты. В щелочной среде белки реагируют как кислоты, связывающие щелочи.

Все буферные системы создают в крови щелочной резерв, который в организме относительно постоянен. Величина его измеряется количеством миллилитров углекислого газа, которое может быть связано 100 мл крови при напряжении CO_2 в плазме, равном 40 мм рт. ст. В норме она равна 50–65 объемного процента CO_2 . Резервная щелочность крови выступает прежде всего как резерв буферных систем против сдвига pH в кислую сторону.

Коллоидные свойства крови **обеспечиваются главным образом за счет белков и в меньшей мере – углеводами и липоидами.** Общее количество белков в плазме крови составляет 7–8% ее объема. В плазме находится ряд белков, отличающихся по своим свойствам и функциональному значению: альбумины (около 4,5 %), глобулины (2–3%) и фибриноген (0,2–0,4 %).

Белки плазмы крови выполняют функции регуляторов водного обмена между кровью и тканями. От количества белков зависят вязкость и буферные свойства крови; они играют важную роль в поддержании онкотического давления плазмы.

8.4. Свертывание и переливание крови

Жидкое состояние крови и замкнутость кровеносного русла являются необходимыми условиями жизнедеятельности организма. Эти условия создает система свертывания крови (система гемокоагуляции), сохраняющая циркулирующую кровь в жидком состоянии и предотвращающая ее потерю через поврежденные сосуды посредством образования кровяных тромбов; остановка кровотечения называется гемостазом.

Вместе с тем при больших кровопотерях, некоторых отравлениях и заболеваниях возникает необходимость в переливании крови, которое должно осуществляться при строгом соблюдении ее совместимости.

8.4.1. Свертывание крови

Основоположником современной ферментативной теории свертывания крови является профессор Дерптского (Тартуского) университета А.А. Шмидт (1872). В дальнейшем эта теория была значительно дополнена, и в настоящее время считают, что **свертывание крови проходит три фазы: 1) образование протромбиназы; 2) образование тромбина; 3) образование фибрина.**

Образование протромбиназы (первая фаза) осуществляется под влиянием тромбопластина (тромбокиназы), представляющего собой фосфолипиды разрушающихся тромбоцитов, клеток тканей и сосудов. Тромбопластин формируется при участии ионов Ca^{2+} и некоторых плазменных факторов свертывания крови.

Вторая фаза свертывания крови характеризуется превращением неактивного протромбина кровяных пластинок под влиянием протромбиназы в активный тромбин. Протромбин является гликопротеидом, образуется клетками печени при участии витамина К.

В третьей фазе свертывания из растворимого фибриногена крови, активированного тромбином, образуется нерастворимый белок фибрин, нити которого образуют основу кро-

вяного сгустка (тромба), прекращающего дальнейшее кровотечение. Фибрин служит также структурным материалом при заживлении ран. Фибриноген представляет собой самый крупномолекулярный белок плазмы и образуется в печени.

8.4.2. Переливание крови

Основоположниками учения о группах крови и возможности ее переливания от одного человека к другому были К. Ландштейнер (1901) и Я. Янский (1903). В нашей стране переливание крови впервые было проведено профессором Военно-медицинской академии В.Н. Шамовым в 1919 г., а в 1928 г. им было предложено переливание трупной крови больному, за что позднее он был удостоен Ленинской премии.

Я. Янский выделил **четыре группы крови, встречающиеся у людей**. Эта классификация не утратила своего значения и до настоящего времени. Она основана на сравнении антигенов, находящихся в эритроцитах (агглютиногенов), и антител, имеющих в плазме (агглютининов). **Выделены главные агглютиногены А и В и соответствующие агглютинины альфа и бета**. Агглютиноген А и агглютинин альфа, а также В и бета называются одноименными. **В крови человека не могут содержаться одноименные вещества**. При встрече их возникает реакция агглютинации, т. е. склеивания эритроцитов, а в дальнейшем и разрушение (гемолиз). **В этом случае говорят о несовместимости крови**.

В эритроцитах крови, отнесенной к I (0) группе, не содержится агглютиногенов, в плазме же имеются агглютинины альфа и бета. В эритроцитах II (A) группы имеется агглютиноген А, а в плазме – агглютинин бета. Для III (B) группы крови характерно наличие агглютиногена В в эритроцитах и агглютинина альфа в плазме. IV (AB) группа крови характеризуется содержанием агглютиногенов А и В и отсутствием агглютининов.

Переливание несовместимой крови вызывает гемотрансфузионный шок – тяжелое патологическое состояние, которое может закончиться гибелью человека. В табл. 2 показано, в каких случаях при переливании крови донора (человека, дающего кровь) реципиенту (человеку, принимающему кровь) возникает агглютинация (обозначена знаком плюс – «+»).

Таблица 2

Агглютинация при переливании крови людей разных групп

Агглютинины в плазме реципиента	Агглютиногены в эритроцитах донора			
	I(0)	II (A)	III (B)	IV (AB)
I (α, β)	—	+	+	+
II (β)	—	—	+	+
III (α)	—	+	—	+
IV (0)	—	—	—	—

Людям первой (I) группы можно переливать кровь только этой группы, а также эту группу можно переливать людям всех других групп. Поэтому людей с I группой называют универсальными донорами. Людям IV группы можно переливать одноименную кровь, а также кровь всех остальных групп, поэтому этих людей называют универсальными реципиентами. Кровью людей II и III групп можно переливать людям с одноименной, а также с IV группой. Указанные закономерности отражены на рис. 17.

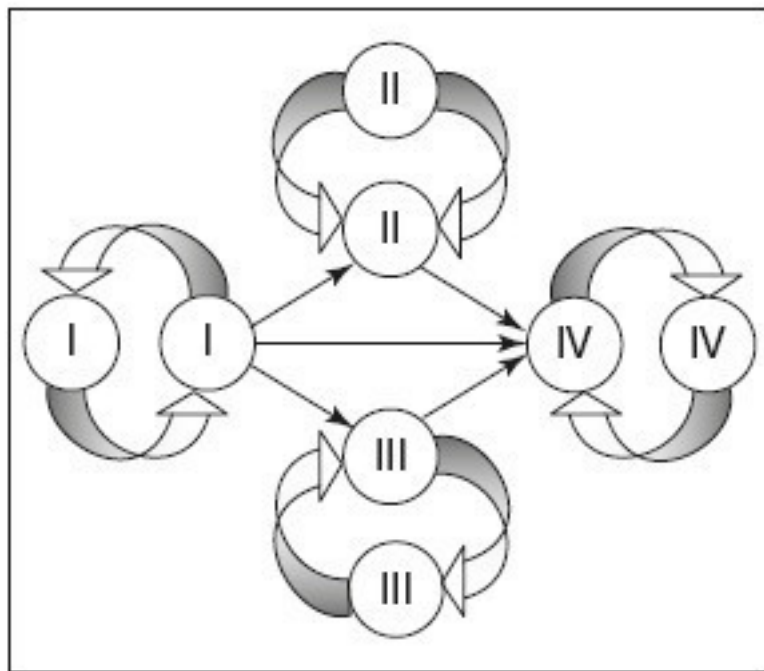


Рис. 17. Схема допустимого переливания крови

Важное значение при переливании крови имеет совместимость по резус-фактору. Впервые он был обнаружен в эритроцитах обезьян-макак породы «резус». Впоследствии оказалось, что резус-фактор *содержится в эритроцитах 85 % людей (резус-положительная кровь) и лишь у 15 % людей отсутствует (резус-отрицательная кровь).* При повторном переливании крови реципиенту, не совместимому по резус-фактору с донором, возникают осложнения, связанные с агглютинацией несовместимых донорских эритроцитов. Это является результатом воздействия специфических антирезус-агглютининов, вырабатываемых ретикуло-эндотелиальной системой после первого переливания.

При вступлении в брак резус-положительного мужчины с резус-отрицательной женщиной (что нередко случается) плод часто наследует резус-фактор отца.

Кровь плода проникает в организм матери, вызывая образование антирезус-агглютининов, которые приводят к гемолизу эритроцитов будущего ребенка. Однако для выраженных нарушений у первого ребенка их концентрация оказывается недостаточной и, как правило, плод рождается живым, но с гемолитической желтухой. При повторной беременности в крови матери резко возрастает концентрация антирезусных веществ, что проявляется не только гемолизом эритроцитов плода, но и внутрисосудистым свертыванием крови, нередко приводящим к его гибели и выкидышу.

8.5. Регуляция системы крови

Регуляция системы крови включает в себя поддержание постоянства объема циркулирующей крови, ее морфологического состава и физико-химических свойств плазмы. В организме существует *два основных механизма регуляции системы крови – нервный и гуморальный.*

Высшим подкорковым центром, осуществляющим нервную регуляцию системы крови, является гипоталамус. Кора головного мозга оказывает влияние на систему крови также через гипоталамус. Эфферентные влияния гипоталамуса включают механизмы кроветворения, кровообращения и перераспределения крови, ее депонирования и разрушения.

Рецепторы костного мозга, печени, селезенки, лимфатических узлов и кровеносных сосудов воспринимают происходящие здесь изменения, афферентные импульсы от этих рецепторов служат сигналом соответствующих изменений в подкорковых центрах регуляции. **Гипоталамус через симпатический отдел вегетативной нервной системы стимулирует кроветворение, усиливая эритропоэз. Парасимпатические нервные влияния тормозят эритропоэз и осуществляют перераспределение лейкоцитов:** уменьшение их количества в периферических сосудах и увеличение в сосудах внутренних органов. Гипоталамус принимает также участие в регуляции осмотического давления, поддержании необходимого уровня сахара в крови и других физико-химических констант плазмы крови.

Нервная система оказывает как **прямое**, так и **косвенное** регулирующее влияние на систему крови. **Прямой путь регуляции** заключается в двусторонних связях нервной системы с органами кроветворения, кровераспределения и кроверазрушения. Афферентные и эфферентные импульсы идут в обоих направлениях, регулируя все процессы системы крови. **Косвенная связь** между нервной системой и системой крови осуществляется с помощью гуморальных посредников, которые, влияя на рецепторы кроветворных органов, стимулируют или ослабляют гемопоэз.

Среди механизмов гуморальной регуляции крови особая роль принадлежит биологически активным гликопротеидам гемопоэтин и нам, синтезируемым главным образом в почках, а также в печени и селезенке. **Продукция эритроцитов регулируется эритропоэтинами, лейкоцитов – лейкопоэтинами и тромбоцитов – тромбопоэтинами.** Эти вещества усиливают кроветворение в костном мозге, селезенке, печени, ретикулоэндотелиальной системе. Концентрация гемопоэтинов увеличивается при снижении в крови форменных элементов, но в малых количествах они постоянно содержатся в плазме крови здоровых людей, являясь **физиологическими стимуляторами кроветворения.**

Стимулирующее влияние на гемопоэз оказывают гормоны гипофиза (соматотропный и адренокортикотропный гормоны), **коркового слоя надпочечников** (глюкокортикоиды), **мужские половые гормоны** (андрогены). **Женские половые гормоны** (эстрогены) **снижают гемопоэз**, поэтому содержание эритроцитов, гемоглобина и тромбоцитов в крови женщин меньше, чем у мужчин. У мальчиков и девочек (до полового созревания) различий в картине крови нет, отсутствуют они и у людей старческого возраста.

9. Кровообращение

Кровообращение представляет собой физиологические процессы, обеспечивающие непрерывное движение крови в организме благодаря деятельности сердца и сосудов. Посредством кровообращения достигается интеграция различных функций организма и его участие в реакциях на изменение окружающей среды.

9.1. Сердце и его физиологические свойства

Источником энергии, необходимой для продвижения крови по сосудам, является работа сердца. Оно представляет собой полый мышечный орган, разделенный продольной перегородкой на правую и левую половины. Каждая из них состоит из предсердия и желудочков, отделенных фиброзными перегородками. Односторонний ток крови из предсердий в желудочки и оттуда в аорту и легочные артерии обеспечивается соответствующими клапанами, открытие и закрытие которых зависит от градиента давлений по обе их стороны.

Толщина стенок различных отделов сердца неодинакова и определяется их функциональной ролью. У левого желудочка она составляет 10–15 мм, у правого – 5–8 мм и у предсердий – 2–3 мм. Масса сердца равна 250–300 г, а объем желудочков – 250–300 мл. Сердце снабжается кровью через коронарные (венечные) артерии, начинающиеся у места выхода аорты. Кровь через них поступает только во время расслабления миокарда, ее объем в покое составляет 200–300 мл/мин, а при напряженной физической работе может достигать 1000 мл/мин.

К основным свойствам сердечной мышцы **относятся автоматия, возбудимость, проводимость и сократимость.**

- Автомат и ей сердца **называется его способность к ритмическому сокращению без внешних раздражений под влиянием импульсов, возникающих в самом органе.** Возбуждение в сердце возникает в месте впадения полых вен в правое предсердие, где находится так называемый синоатриальный узел (узел Кис Фляка), являющийся главным водителем ритма сердца. Далее возбуждение по предсердиям распространяется до атриовентрикулярного узла (узел Ашоф-Тавара), расположенного в межпредсердной перегородке правого предсердия, затем по пучку Гисса, его ножкам и волокнам Пуркинье оно проводится к мускулатуре желудочков.

Автоматия обусловлена изменением мембранных потенциалов в водителе ритма, что связано со сдвигом концентрации ионов калия и натрия по обе стороны деполяризованных клеточных мембран. На характер проявления автоматии влияет содержание солей кальция в миокарде, рН внутренней среды и ее температура, некоторые гормоны (адреналин, норадреналин и ацетилхолин).

- Возбудимость сердца **проявляется в возникновении возбуждения** при действии на него электрических, химических, термических и других раздражителей. В основе процесса возбуждения лежит появление отрицательного электрического потенциала в первоначально возбужденном участке, при этом сила раздражителя должна быть не менее пороговой. **Сердце реагирует на раздражитель по закону «Все или ничего»**, т. е. или не отвечает на раздражение, или отвечает сокращением максимальной силы. Однако этот закон проявляется не всегда. Степень сокращения сердечной мышцы зависит не только от силы раздражителя, но и от величины ее предварительного растяжения, а также от температуры и состава питающей ее крови.

Возбудимость миокарда непостоянна. **В начальном периоде возбуждения сердечная мышца** невосприимчива (рефрактерна) к повторным раздражениям, что составляет фазу

абсолютной рефрактерности, равную по времени систоле сердца (0,2–0,3 с). Вследствие достаточно длительного периода абсолютной рефрактерности ***сердечная мышца не может сокращаться по типу тетануса***, что имеет исключительно важное значение для координации работы предсердий и желудочков.

С началом расслабления возбудимость сердца начинает восстанавливаться и наступает фаза относительной рефрактерности. Поступление в этот момент дополнительного импульса способно вызвать ***внеочередное сокращение сердца*** – экстрасистолу. При этом ***период, следующий за экстрасистолой, длится больше времени, чем обычно, и называется*** компенсаторной паузой. После фазы относительной рефрактерности наступает ***период повышенной возбудимости***. По времени он совпадает с диастолическим расслаблением и характеризуется тем, что импульсы даже небольшой силы могут вызвать сокращение сердца.

- Проводимость сердца ***обеспечивает распространение возбуждения от клеток водителей ритма по всему миокарду*** (рис. 18). Проведение возбуждения по сердцу осуществляется электрическим путем. Потенциал действия, возникающий в одной мышечной клетке, является раздражителем для других. Проводимость в разных участках сердца неодинакова и зависит от структурных особенностей миокарда и проводящей системы, толщины миокарда, а также от температуры, уровня гликогена, кислорода и микроэлементов в сердечной мышце.

- Сократимость сердечной мышцы ***обуславливает увеличение напряжения или укорочение ее мышечных волокон при возбуждении***. Возбуждение и сокращение являются функциями разных структурных элементов мышечного волокна. ***Возбуждение функция поверхностной клеточной мембраны, а сокращение – функция миофибрилл***. Связь между возбуждением и сокращением, сопряжение их деятельности достигаются при участии особого образования внутримышечного волокна – саркоплазматического ретикулума.

Сила сокращения сердца прямо пропорциональна длине его мышечных волокон, т. е. степени их растяжения при изменении величины потока венозной крови. Иными словами, ***чем больше сердце растянуто во время диастолы, тем оно сильнее сокращается во время систолы***. Эта особенность сердечной мышцы, установленная О. Франком и Е. Старлингом, получила название закона сердца Франка – Старлинга.

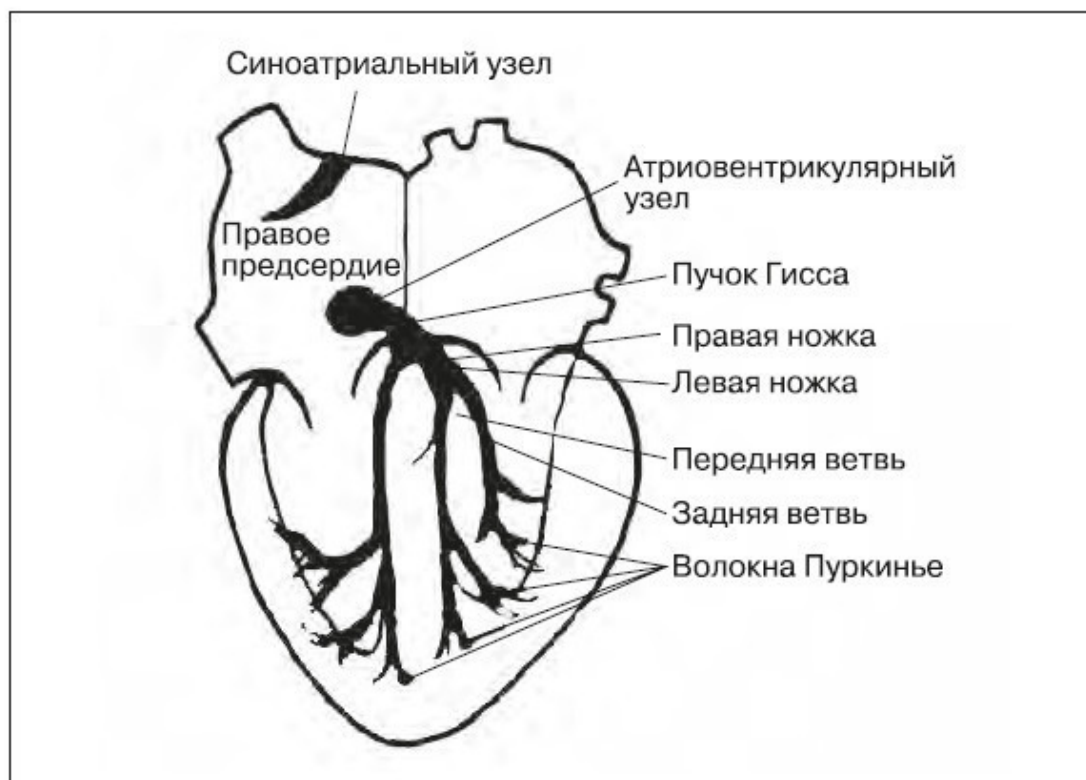


Рис. 18. Схема расположения водителя ритма (пейсмекера) и проводящей системы на фронтальном разрезе сердца

Доставщиками энергии для сокращения сердца служат АТФ и КрФ, восстановление которых осуществляется окислительным и гликолитическим фосфорилированием. При этом предпочтительными являются аэробные реакции.

В процессе возбуждения и сокращения миокарда в нем возникают биоток и сердце становится электрогенератором. Ткани тела, обладая высокой электропроводностью, позволяют регистрировать усиленные электрические потенциалы с различных участков его поверхности. *Запись биотоков сердца называется электрокардиографией*, а ее кривые – *электрокардиограммой (ЭКГ)*, которая впервые была записана в 1902 г. В. Эйнтховеном.

Для регистрации ЭКГ у человека применяют три стандартных (двухполюсных) отведения, при этом электроды накладывают на поверхность конечностей: **I** – правая рука – левая рука; **II** – правая рука – левая нога; **III** – левая рука – левая нога. Помимо стандартных применяют однополюсные грудные отведения ($V_1 - V_6$) и усиленные отведения от конечностей (aVL , aVR и aVF).

При анализе ЭКГ определяют величину зубцов (в милливольтах) и длину интервалов между ними (в долях секунды). В каждом сердечном цикле различают зубцы P, Q, R, S, T (рис. 19). Зубец P отражает возбуждение предсердий, интервал P-Q – время проведения возбуждения от предсердия к желудочкам (0,12-0,20 с). Комплекс зубцов QRS (0,06-0,09 с) характеризует возбуждение желудочков, а интервал S-T и зубец T – процессы восстановления в желудочках, т. е. их реполяризацию. Интервал Q-T (0,36-0,40 с), называемый электрической систолой, отражает распространение электрических процессов в миокарде, т. е. его возбуждение. Время возбуждения миокарда зависит от *продолжительности сердечного цикла, которую удобнее всего определять по интервалу R-R.*

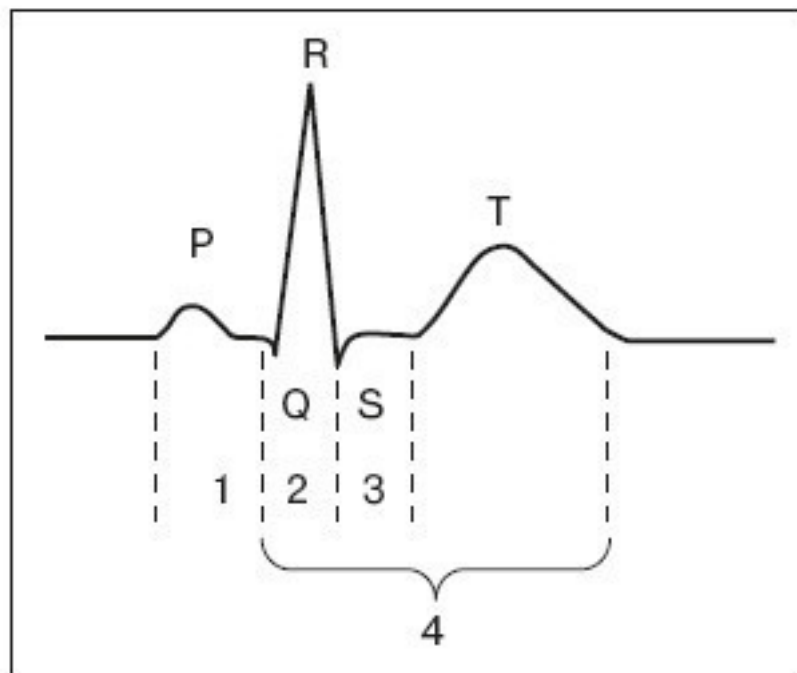


Рис. 19. Схема электрокардиограммы здорового человека

7 – интервал PQ; 2 – интервал QRS; 3 – интервал ST; 4 – интервал QT (электрическая систола сердца)

По показателям ЭКГ можно судить об автоматии, возбудимости и проводимости сердечной мышцы; сократимость определяется чаще всего с помощью механокардиографии. Особенности автоматии сердца проявляются в изменениях частоты и ритма зубцов, возбудимости – динамикой ритма и вольтажом зубцов, а проводимости – продолжительностью интервалов ЭКГ. Сократимость характеризуется высотой и колебаниями зубцов механокардиограммы.

Ритм работы сердца зависит от возраста, пола, массы тела, тренированности. **У молодых здоровых людей частота сердечных сокращений (ЧСС) составляет 60–80 ударов в 1 минуту.** ЧСС менее 60 ударов в 1 мин называется брадикардией, а более 90 – тахикардией. У здоровых людей может наблюдаться синусовая аритмия, при которой разница в продолжительности сердечных циклов в покое составляет 0,2–0,3 с и более. Иногда аритмия связана с фазами дыхания (дыхательная аритмия), она обусловлена преобладающими влияниями блуждающего или симпатического нервов. В этих случаях сердцебиения учащаются при вдохе и урежаются при выдохе.

Безостановочное движение крови по сосудам обусловлено ритмическими сокращениями сердца, которые чередуются с его расслаблением. **Сокращение сердечной мышцы называется систолой, а ее расслабление – диастолой. Период, включающий систолу и диастолу, составляет сердечный цикл. Он состоит из трех фаз: систолы предсердий, систолы желудочков и общей диастолы сердца.** Длительность сердечного цикла зависит от ЧСС. При сердечном ритме 75 ударов в 1 мин она составляет 0,8 с, при этом систола предсердия равна 0,1 с, систола желудочков – 0,33 с и общая диастола сердца – 0,37 с.

Левый и правый желудочки при каждом сокращении сердца человека изгоняют соответственно в аорту и легочные артерии примерно 60–80 мл крови; этот объем называется систолическим, или ударным, объемом крови (**УОК**). Умножив УОК на ЧСС, можно вычислить минутный объем крови (**МОК**), который составляет в среднем 4,5–5 л. Важным показателем является сердечный индекс – **отношение МОК к площади поверхности тела**; эта

величина у взрослых людей в среднем равна 2,5–3,5 л/мин/м². При мышечной деятельности систолический объем может возрастать до 100–150 мл и более, МОК до 30–35 л.

9.2. Движение крови по сосудам(гемодинамика)

Движение крови по сосудам обусловлено градиентом давления в артериях и венах. Оно подчинено законам гидродинамики и определяется двумя силами: давлением, влияющим на движение крови, и сопротивлением, которое она испытывает при трении о стенки сосудов.

Силой, создающей давление в сосудистой системе, является работа сердца, его сократительная способность. Сопротивление кровотоку зависит прежде всего от диаметра сосудов, их длины и тонуса, а также от объема циркулирующей крови и ее вязкости. При уменьшении диаметра сосуда в два раза сопротивление в нем возрастает в 16 раз. Сопротивление кровотоку в артериолах в 10⁶ раз превышает сопротивление ему в аорте.

Различают объемную и линейную скорости движения крови.

Объемной скоростью кровотока **называют количество крови, которое протекает за 1 минуту через всю кровеносную систему.** Эта величина соответствует МОК и измеряется в миллилитрах в 1 мин. Как общая, так и местная объемные скорости кровотока непостоянны и существенно меняются при физических нагрузках (табл. 3).

Таблица 3

Общая и местная объемная скорость кровотока у человека
(по Вейду и Бишопу)

Показатели	Объемная скорость кровотока (мл/мин)			
	Состояние покоя	Физическая работа		
		легкая	средняя	тяжелая
Общая объемная скорость кровотока	5800	9500	17 500	25 000
Скелетные мышцы	1200	4500	12 500	22 500
Мозг	750	750	750	750
Сердце	250	350	750	1000
Органы брюшной полости	1400	1100	600	300
Почки	1100	900	600	250
Кожа	700	1500	1900	600
Другие органы	600	400	400	100

Линейной скоростью кровотока **называют скорость движения частиц крови вдоль сосудов.** Эта величина, измеренная в см в 1 с, прямо пропорциональна объемной скорости кровотока и обратно пропорциональна площади сечения кровеносного русла. Линейная скорость неодинакова: она больше в центре сосуда и меньше около его стенок, выше в аорте и крупных артериях и ниже в венах. Самая низкая скорость кровотока – в капиллярах, общая площадь сечения которых в 600–800 раз больше площади сечения аорты. О средней линейной скорости кровотока можно судить по **времени полного кругооборота крови.** В состоянии покоя оно составляет 21–23 с, при тяжелой работе снижается до 8–10 с.

При каждом сокращении сердца кровь выбрасывается в артерии под большим давлением. Вследствие сопротивления кровеносных сосудов ее передвижению в них создается давление, которое называют кровяным давлением. Величина его неодинакова в разных отделах сосудистого русла. Наибольшее давление – в аорте и крупных артериях. В мелких арте-

риях, артериолах, капиллярах и венах оно постепенно снижается; в полых венах давление крови меньше атмосферного.

На протяжении сердечного цикла давление в артериях неодинаково: оно выше в момент систолы и ниже при диастоле. Наибольшее давление называют систолическим (максимальным), наименьшее – диастолическим (минимальным). Колебания кровяного давления при систоле и диастоле сердца происходят лишь в аорте и артериях; в артериолах и венах давление – крови постоянно на всем протяжении сердечного цикла. Среднее артериальное давление представляет собой ту величину давления, которое могло бы обеспечить течение крови в артериях без колебаний давления при систоле и диастоле. Это давление выражает энергию непрерывного течения крови, показатели которого близки к уровню диастолического давления (рис. 20).

Величина артериального давления зависит от сократительной силы миокарда, величины МОК, длины, емкости и тонуса сосудов, вязкости крови. Уровень систолического давления зависит в первую очередь от силы сокращения миокарда. Отток крови из артерий связан с сопротивлением в периферических сосудах, их тонусом, что в существенной мере определяет уровень диастолического давления. Таким образом, **давление в артериях будет тем выше, чем сильнее сокращения сердца и чем больше периферическое сопротивление (тонус сосудов).**

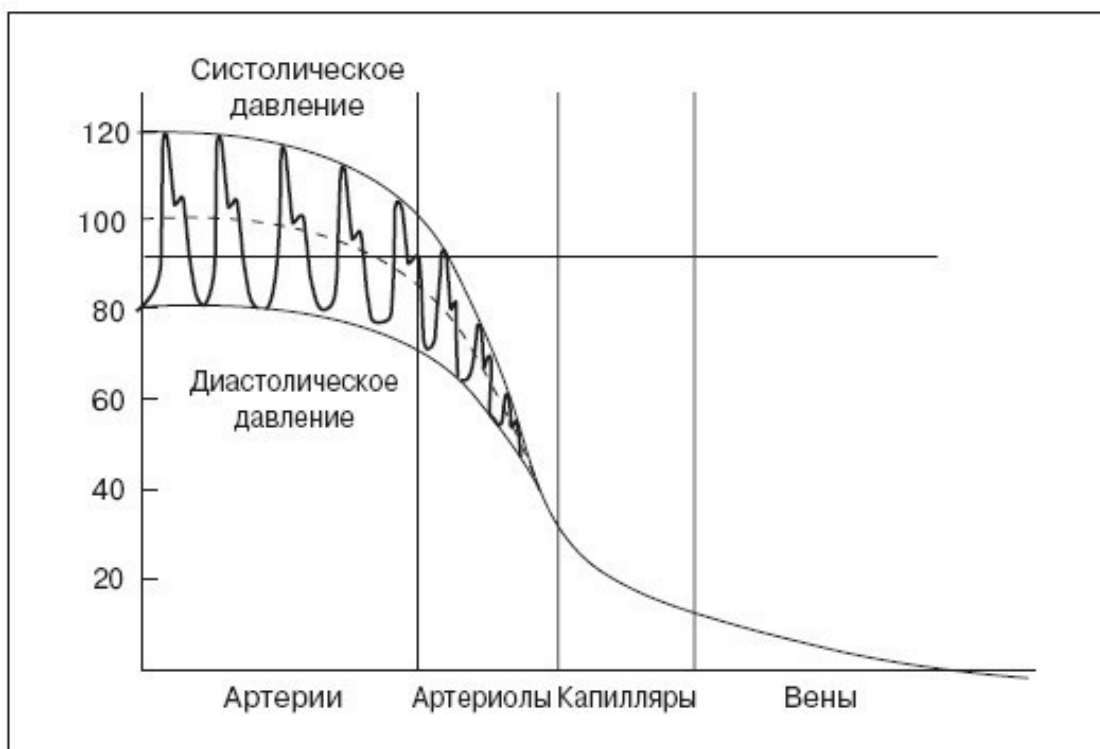


Рис. 20. Изменение кровяного давления в разных частях сосудистого русла

Артериальное давление у человека может быть измерено *прямым и косвенным способами*. При прямом способе в артерию вводится полая игла, соединенная с манометром. Это наиболее точный способ, однако он мало пригоден для практических целей. Косвенный, так называемый манжеточный, способ был предложен Рива-Роччи в 1896 г. и основан на определении величины давления, необходимой для полного сжатия артерии манжетой и прекращения в ней тока крови. Этим методом можно определить лишь величину систолического давления. *Для определения систолического и диастолического давления применяется зву-*

ковой, или аускультативный, способ, предложенный Н.С. Коротковым в 1905 г., при котором также используются манжета и манометр, но о величине давления судят не по пульсу, а по возникновению и исчезновению звуков, выслушиваемых на артерии ниже места наложения манжеты (звуки возникают лишь тогда, когда кровь течет по сжатой артерии). В последние годы для измерения артериального давления у человека на расстоянии используются радиотелеметрические приборы.

В состоянии покоя у взрослых здоровых людей **систолическое давление в плечевой артерии составляет 110–120 мм рт. ст., диастолическое – 60–80 мм рт. ст.** По данным Всемирной организации здравоохранения, артериальное давление до 140/90 мм рт. ст. является нормотоническим, выше этих величин – гипертоническим, а ниже 100/60 мм рт. ст. – гипотоническим. **Разница между систолическим и диастолическим давлениями называется** пульсовым давлением, или пульсовой амплитудой.; ее величина в среднем равна 40–50 мм рт. ст. У людей пожилого возраста кровяное давление выше, чем у молодых; у детей оно ниже, чем у взрослых.

В капиллярах происходит обмен веществ между кровью и тканями, количество капилляров в организме человека очень велико. Оно больше там, где интенсивнее метаболизм. Например, на единицу площади сердечной мышцы капилляров приходится в два раза больше, чем скелетной. Кровяное давление в разных капиллярах колеблется от 8 до 40 мм рт. ст.; скорость кровотока в них небольшая – 0,3–0,5 мм/с.

В начале венозной системы давление крови равно 20–30 мм рт. ст., в венах конечностей – 5–10 мм рт. ст. и в полых венах колеблется около 0. **Стенки вен тоньше, и их растяжимость в 100–200 раз больше, чем у артерий.** Поэтому емкость венозного сосудистого русла может возрастать в 5–6 раз даже при незначительном повышении давления в крупных венах. В этой связи вены называют емкостными сосудами, в отличие от артерий, которые оказывают большое сопротивление току крови и называются резистивными сосудами (сосудами сопротивления).

Линейная скорость кровотока даже в крупных венах меньше, чем в артериях. Например, в полых венах скорость движения крови почти в два раза ниже, чем в аорте. **Участие дыхательных мышц в венозном кровообращении образно называется** дыхательным насосом, **скелетных мышц – мышечным насосом.** При динамической работе мышц движению крови в венах способствуют оба этих фактора. При статических усилиях приток крови к сердцу снижается, что приводит к уменьшению сердечного выброса, падению артериального давления и ухудшению кровоснабжения головного мозга.

В легких имеется двойное кровоснабжение. Газообмен обеспечивается сосудами малого круга кровообращения, т. е. легочными артериями, капиллярами и венами. **Питание легочной ткани осуществляется группой артерий большого круга** бронхиальными артериями, отходящими от аорты. Легочное русло, пропускающее за одну минуту то же количество крови, что и большой круг, имеет меньшую протяженность. Крупные легочные артерии более растяжимы, чем артерии большого круга, поэтому они могут вмещать относительно больше крови без существенных изменений кровяного давления. Емкость легочных

сосудов непостоянна: при вдохе она увеличивается, при выдохе – уменьшается. Легочные сосуды могут вмещать от 10 до 25 % всего объема крови.

Сопротивление току крови в сосудах малого круга кровообращения примерно в 10 раз меньше, чем в сосудах большого круга. Это в значительной мере обусловлено широким диаметром легочных артериол. В связи с пониженным сопротивлением правый желудочек сердца работает с небольшой нагрузкой и развивает давление в несколько раз меньшее, чем левый. Систолическое давление в легочной артерии составляет 25–30 мм рт. ст., диастолическое – 5–10 мм рт. ст.

Капиллярная сеть малого круга кровообращения имеет поверхность около 140 м². Одновременно в легочных капиллярах находится от 60 до 90 мл крови. За одну минуту через все капилляры легких проходит 3,5–5 л крови, а при физической работе – до 30–35 л/мин. Эритроциты проходят через легкие за 3–5 с, находясь в легочных капиллярах (где происходит газообмен) – в течение 0,7 с, при физической работе – 0,3 с. Большое количество сосудов в легких приводит к тому, что кровоток здесь в 100 раз выше, чем в других тканях организма.

Кровоснабжение сердца осуществляется коронарными, или венечными, сосудами. В отличие от других органов, **в сосудах сердца кровоток происходит преимущественно во время диастолы.** В период систолы желудочков сокращение миокарда настолько сдавливает расположенные в нем артерии, что кровоток в них резко снижается.

В покое через коронарные сосуды протекает в 1 минуту 200–250 мл крови, что составляет около 5 % МОК. Во время физической работы коронарный кровоток может возрасти до 3–4 л/мин. Кровоснабжение миокарда в 10–15 раз интенсивнее, чем тканей других органов. Через левую венечную артерию осуществляется 85 % коронарного кровотока, через правую – 15 %. Венечные артерии являются концевыми и имеют мало анастомозов, поэтому их резкий спазм или закупорка приводят к тяжелым последствиям.

9.3. Регуляция сердечно-сосудистой системы

Работа сердца усиливается при увеличении венозного притока крови. Мышца сердца при этом сильнее растягивается во время диастолы, что способствует более мощному последующему ее сокращению. Однако эта зависимость проявляется не всегда. При очень большом притоке крови сердце не успевает полностью освободить свои полости, сокращения его не только не усиливаются, но даже ослабевают.

Главную роль в регуляции деятельности сердца играют нервные и гуморальные влияния. Сердце сокращается благодаря импульсам, поступающим от главного водителя ритма, деятельность которого контролируется центральной нервной системой.

Нервная регуляция **деятельности сердца осуществляется эфферентными ветвями блуждающего и симпатического нервов.** Исследование нервной регуляции деятельности сердца началось с открытия в Петербурге в 1845 г. братьями Вебер **тормозящего влияния блуждающего нерва**, а в 1867 г. там же братья Цион обнаружили **ускоряющее влияние симпатического нерва**. И лишь благодаря опытам И.П. Павлова (1883) было показано, что различные волокна этих нервов по-разному влияют на работу сердца. Так, раздражение одних волокон блуждающего нерва вызывает урежение сердечбиений, а раздражение других – их ослабление. Некоторые волокна симпатического нерва учащают ритм сердечных сокращений, другие – усиливают их. **Усиливающие нервные волокна являются трофическими, т. е. действующими на сердце путем повышения обмена веществ в миокарде.**

На основе анализа всех влияний блуждающего и симпатического нервов на сердце создана современная классификация их эффектов. Хронотропный эффект характеризует изменение частоты сердечных сокращений, батмотропный – изменение возбудимости, дромотропный – изменение проводимости, инотропный – изменение сократимости. **Все эти процессы блуждающие нервы замедляют и ослабляют, а симпатические – ускоряют и усиливают.**

Центры блуждающих нервов находятся в продолговатом мозге. Вторые их нейроны расположены непосредственно в нервных узлах сердца. Отростки этих нейронов иннервируют синоатриальный и атриовентрикулярный узлы и мышцы предсердий; миокард желудочков блуждающими нервами не иннервируется. **Нейроны симпатических нервов** расположены в верхних сегментах грудного отдела спинного мозга, отсюда возбуждение передается в шейные и верхние грудные симпатические узлы и далее к сердцу. Импульсы с

нервных окончаний передаются на сердце посредством **медиаторов**. Для блуждающих нервов медиатором служит **ацетилхолин**, для симпатических – **норадреналин**.

Центры блуждающих нервов постоянно находятся в состоянии некоторого возбуждения (тонуса), степень которого изменяется под влиянием центростремительных импульсов от разных рецепторов тела. При стойком повышении тонуса этих нервов сердцебиения становятся реже, возникает синусовая брадикардия. Тонус центров симпатических нервов выражен слабее. Возбуждение в этих центрах усиливается при эмоциях и мышечной деятельности, что ведет к учащению и усилению сердечных сокращений.

В рефлексорной регуляции работы сердца участвуют центры продолговатого и спинного мозга, гипоталамуса, мозжечка и коры больших полушарий, а также рецепторы некоторых сенсорных систем (зрительной, слуховой, двигательной, вестибулярной). Большое значение в регуляции сердца и кровеносных сосудов имеют импульсы от сосудистых рецепторов, расположенных в рефлексогенных зонах (дуга аорты, бифуркация сонных артерий и др.). Такие же рецепторы имеются и в самом сердце. Часть этих рецепторов воспринимает изменения давления в сосудах (барорецепторы). Хеморецепторы возбуждаются в результате сдвигов химического состава плазмы крови при увеличении в ней pCO_2 , или снижения pO_2 .

На деятельность сердечно-сосудистой системы влияют импульсы от рецепторов легких, кишечника, раздражение тепловых и болевых рецепторов, эмоциональных и условно-рефлекторных воздействий. В частности, при повышении температуры тела на ГС частота сердцебиений возрастает на 10 уд./мин.

Гуморальная регуляция деятельности сердца осуществляется путем воздействия на него химических веществ, находящихся в крови. Представления о гуморальной регуляции связаны с экспериментами О. Леви (1922), получившего «вагусо-подобное вещество» при раздражении постганглионарных волокон блуждающих нервов, и аналогичными опытами У. Кеннона (1925) на симпатических нервах, обнаружившего «симпатии». В дальнейшем было установлено, что вышеназванные вещества – это ацетилхолин и норадреналин.

Гуморальные влияния на сердце могут оказываться гормонами, продуктами распада углеводов и белков, изменениями pH, ионов калия и кальция. Адреналин, норадреналин и тироксин усиливают работу сердца, ацетилхолин – ослабляет. Снижение pH, увеличение уровня мочевины и молочной кислоты повышают сердечную деятельность. При избытке ионов калия урежается ритм и уменьшается сила сокращений сердца, его возбудимость и проводимость. Высокая концентрация калия приводит к расслоению миокарда и остановке сердца в диастоле. Ионы кальция учащают ритм и усиливают сердечные сокращения, повышают возбудимость и проводимость миокарда; при избытке кальция сердце останавливается в систоле.

Функциональное состояние сосудистой системы, как и сердца, **регулируется нервными и гуморальными влияниями**. Нервы, регулирующие тонус сосудов, называются сосудодвигательными и состоят из двух частей – **сосудосуживающих и сосудорасширяющих**. **Симпатические нервные волокна**, выходящие в составе передних корешков спинного мозга, оказывают **суживающее действие** на сосуды кожи, органов брюшной полости, почек, легких и мозговых оболочек, но **расширяют сосуды сердца**. **Сосудорасширяющие влияния оказываются парасимпатическими волокнами**, которые выходят из спинного мозга в составе задних корешков.

Определенные взаимоотношения сосудосуживающих и сосудорасширяющих нервов поддерживаются сосудодвигательным центром, расположенным в продолговатом мозге (открыт В.Ф. Овсянниковым в 1871 г.). Сосудодвигательный центр **состоит из** прессорного (**сосудосуживающего**) и депрессорного (**сосудорасширяющего**) отделов. Главная роль в регуляции тонуса сосудов принадлежит прессорному отделу. Кроме того, существуют выс-

шие сосудо двигательные центры, расположенные в коре головного мозга и гипоталамусе, и низшие – в спинном мозге. Нервная регуляция тонуса сосудов осуществляется и **рефлекторным путем**. На основе безусловных рефлексов (оборонительных, пищевых, половых) вырабатываются сосудистые условные реакции на слова, вид объектов, эмоции и др.

Основными естественными **рецептивными полями**, где возникают рефлексы на сосуды, являются кожа и слизистые оболочки (**экстероцептивные зоны**) и сердечно-сосудистая система (**интероцептивные зоны**). Главнейшими интерорецептивными зонами являются синокаротидная и аортальная; в дальнейшем подобные зоны были открыты в устье полых вен, в сосудах легких и желудочно-кишечного тракта.

Гуморальная регуляция тонуса сосудов **осуществляется как сосудосуживающими, так и сосудорасширяющими веществами**. К первой группе относят гормоны мозгового слоя надпочечников – **адреналин и норадреналин**, а также задней доли гипофиза – **вазопрессин**. К числу гуморальных сосудосуживающих факторов относят **серотонин**, образующийся в слизистой оболочке кишечника, в некоторых участках головного мозга и при распаде тромбоцитов. Аналогичный эффект оказывает образующееся в почках вещество **ренин**, который активирует находящийся в плазме глобулин – **гипертензиноген**, превращая его в активный **гипертензин (ангиотонин)**.

В настоящее время во многих тканях тела обнаружено значительное количество **сосудорасширяющих веществ**. Таким эффектом обладает **медуллин**, вырабатываемый мозговым слоем почек, и **простогландины**, обнаруженные в секрете предстательной железы. В подчелюстной и поджелудочной железах, в легких и коже установлено наличие весьма активного полипептида – **брадикинина**, который вызывает расслабление гладкой мускулатуры артериол и понижает кровяное давление. К сосудорасширяющим веществам также относятся **ацетилхолин**, образующийся в окончаниях парасимпатических нервов, и **гистамин**, находящийся в стенках желудка, кишечника, а также в коже и скелетных мышцах (при их работе).

Все сосудорасширяющие вещества, как правило, действуют местно, вызывая дилатацию капилляров и артериол. **Сосудосуживающие** вещества преимущественно оказывают **общее действие** на крупные кровеносные сосуды.

10. Дыхание

Дыханием называется совокупность физиологических процессов, обеспечивающих поступление кислорода в организм, использование его тканями для окислительно-восстановительных реакций и выведения из организма углекислого газа. Дыхательная функция осуществляется с помощью внешнего (легочного) дыхания, переноса O_2 к тканям и CO_2 от них, а также газообмена между тканями и кровью.

10.1. Внешнее дыхание

У человека внешнее дыхание обеспечивается трахеей, бронхами, бронхиолами и альвеолами, общее количество которых составляет около 700 млн. Площадь альвеол равна $80-100\text{ м}^2$, а объем воздуха в них около 2–3 л; объем воздухоносных путей – 150–180 мл. В обычных условиях альвеолы не спадаются, так как находящаяся на их внутренней поверхности жидкость содержит сурфактанты *вещества, снижающие поверхностное натяжение*.

Газообмен между легкими и окружающей средой осуществляется за счет вдоха и выдоха. При вдохе объем легких увеличивается, давление в них становится ниже атмосферного, и воздух поступает в дыхательные пути. Этот процесс носит *активный* характер и обусловлен сокращением наружных межреберных мышц и опусканием (сокращением) диафрагмы, в результате чего объем легких возрастает на 250–300 мл. Во время выдоха объем грудной полости уменьшается, воздух в легких сжимается, давление в них становится выше атмосферного и воздух выходит наружу. Выдох в спокойном состоянии осуществляется *пассивно* за счет тяжести грудной клетки и расслабления диафрагмы. Форсированный выдох происходит вследствие сокращений внутренних межреберных мышц, частично – за счет мышц плечевого пояса и брюшного пресса.

Важное значение для осуществления вдоха и выдоха имеет герметически замкнутая плевральная полость (щель), образованная *висцеральным* (покрывает легкое) и *париетальным* (выстилает грудную клетку изнутри) *листочками плевры* и защищенная небольшим количеством жидкости. Давление в плевральной полости ниже атмосферного, которое еще больше снижается при вдохе, способствуя поступлению воздуха в легкие. При попадании воздуха или жидкости в плевральную полость легкие спадаются за счет их эластической тяги, дыхание становится невозможным и развиваются тяжелые осложнения – пневмоторакс.

Количество воздуха, находящегося в легких после максимального вдоха, составляет общую емкость легких, величина которой у взрослого человека равна 4–6 л. В общей емкости легких принято выделять *четыре составляющих ее компонента: дыхательный объем, резервный объем вдоха и выдоха и остаточный объем*.

Дыхательный объем – это количество воздуха, проходящего через легкие при спокойном вдохе (выдохе) и равное 400–500 мл. Резервный объем вдоха (1,5–3 л) составляет воздух, который можно вдохнуть дополнительно после обычного вдоха. Резервным объемом выдоха (1–1,5 л) называется объем воздуха, который еще можно выдохнуть после обычного выдоха. Остаточный объем (1–1,2 л) – это количество воздуха, которое остается в легких после максимального выдоха и выходит только при пневмотораксе. Сумма дыхательного воздуха, резервных объемов вдоха и выдоха составляет жизненную емкость легких (ЖЕЛ), равную 3,5–5 л. У спортсменов она может достигать 6 л и более.

В покое человек делает 10–14 дыхательных циклов в 1 минуту, поэтому минутный объем дыхания (МОД) составляет 6–8 л. В состав дыхательного воздуха входит так называемое мертвое (вредное) пространство (120–150 мл), образованное воздухоносными путями

(полости рта, носа, глотки, гортани, трахеи и бронхов), не участвующими в газообмене воздухом. Однако заполняющий это пространство воздух играет положительную роль в поддержании оптимальной влажности и температуры альвеолярного газа. Соотношение компонентов дыхательного цикла (длительность фаз вдоха и выдоха, глубина дыхания, динамика давления и скорость потоков в воздухоносных путях) характеризуют так называемый паттерн дыхания, который зависит от внешних и внутренних влияний на организм.

В процессе газообмена между организмом и атмосферным воздухом большое значение имеет вентиляция легких, обеспечивающая обновление состава альвеолярного газа. Интенсивность вентиляции зависит от глубины и частоты дыхания. Количественным показателем вентиляции легких служит минутный объем дыхания, **определяемый как произведение дыхательного объема на число дыханий в минуту.**

Легочная вентиляция обеспечивается **работой дыхательных мышц.** Эта работа связана с преодолением эластического сопротивления легких и сопротивления дыхательному потоку воздуха (неэластическое сопротивление). При МОД, равном 6–8 л/мин, на работу дыхательных мышц расходуется 5–10 мл/мин O_2 . При физических нагрузках, когда МОД достигает 150–200 л/мин, для обеспечения работы дыхательных мышц требуется уже около одного литра O_2 . Высокая кислородная стоимость дыхания невыгодна для организма, так как O_2 не может использоваться для полезной работы.

Из воздуха альвеол O , переходит в кровь, а в него поступает CO , Поэтому газовый состав их воздуха в процессе вентиляции легких неодинаков (табл. 4).

Таблица 4

Состав воздуха (в %) при спокойном дыхании

Воздух	Кислород	Углекислый газ	Азот
Вдыхаемый	20,94	0,03	79,03
Выдыхаемый	16,30	4,00	79,70
Альвеолярный	14,40	5,60	80,00

Выдыхаемый воздух состоит из смеси альвеолярного и воздуха вредного пространства, по составу мало отличающегося от атмосферного. Поэтому выдыхаемый воздух содержит больше O_2 и меньше CO_2 по сравнению с альвеолярным. Назначение легочной вентиляции состоит в поддержании относительного постоянства уровня парциального давления O_2 и CO_2 в альвеолярном воздухе. При атмосферном давлении 760 мм рт. ст. pO_2 в нем равно 159 мм рт. ст. и pCO_2 – 0,2 мм рт. ст., а в альвеолярном воздухе – 102 мм рт. ст. и 40 мм рт. ст. соответственно. Характер легочной вентиляции определяется градиентом парциального давления этих газов в различных отделах дыхательных путей.

10.2. Обмен газов в легких и их перенос кровью

Переход O , из альвеолярного воздуха в кровь и CO_2 из крови в альвеолы происходит только путем диффузии. Никакого механизма активного транспорта газов здесь не существует. Движущей силой диффузии являются **разности (градиенты) парциальных давлений (напряжений) O_2 и CO_2 по обе стороны альвеолярно-капиллярной мембраны или аэрогематического барьера.** Напряжение газов в различных средах представлено в табл. 5.

Таблица 5

Напряжение O_2 и CO_2 при спокойном дыхании воздухом (мм рт. ст.)

Среда	Кислород	Углекислый газ
Альвеолярный воздух	102	40
Венозная кровь	40	46
Артериальная кровь	100	40
Ткани	10–20	50–60

Кислород и углекислый газ диффундируют только в растворенном состоянии, что обеспечивается наличием в воздухоносных путях водяных паров, слизи и сурфактантов. В ходе диффузии через аэрогематический барьер молекулы растворенного газа преодолевают большое сопротивление, обусловленное слоем сурфактанта, альвеолярным эпителием, мембранами альвеол и капилляров, эндотелием сосудов, а также плазмой крови и мембраной эритроцитов.

Диффузионная способность легких для кислорода очень велика. Это обусловлено огромным числом (сотнями миллионов) альвеол и большой их газообменной поверхностью (около 100 м^2), а также малой толщиной (около 1 мкм) альвеолярно-капиллярной мембраны. Диффузионная способность легких у человека примерно равна 25 мл O_2 в 1 мин в расчете на 1 мм рт. ст. градиента парциальных давлений кислорода. Учитывая, что градиент $p\text{O}_2$ между притекающей к легким венозной кровью и альвеолярным воздухом составляет около 60 мм рт. ст., этого оказывается достаточно, чтобы за время прохождения крови через легочный капилляр (около 0,8 с) напряжение кислорода в ней успело уравновеситься с альвеолярным $p\text{O}_2$.

Диффузия CO_2 из венозной крови в альвеолы даже при сравнительно небольшом градиенте $p\text{CO}_2$ (около 6 мм рт. ст.) происходит достаточно легко, так как растворимость CO_2 в жидких средах в 20–25 раз больше, чем у кислорода. Поэтому после прохождения крови через легочные капилляры $p\text{CO}_2$ в ней оказывается равным альвеолярному и составляет около 40 мм рт. ст.

Дыхательная функция крови прежде всего обеспечивается доставкой к тканям необходимого им количества O_2 . Кислород в крови находится в двух агрегатных состояниях: растворенный в плазме (0,3 об.%) и связанный с гемоглобином (около 20 об.%) – оксигемоглобин.

Отдавший кислород гемоглобин считают **восстановленным, или дезоксигемоглобином**. Поскольку молекула гемоглобина содержит 4 частицы гема (железосодержащего вещества), она может связать четыре молекулы O_2 . Количество O_2 , связанного гемоглобином в 100 мл крови, носит название кислородной емкости крови и составляет около 20 мл O_2 . Кислородная емкость всей крови человека, содержащей примерно 750 г гемоглобина, приблизительно равна 1 л.

Каждому значению $p\text{O}_2$ в крови соответствует определенное процентное насыщение гемоглобина кислородом. Кривую зависимости процентного насыщения гемоглобина кислородом от величины парциального напряжения называют кривой диссоциации оксигемоглобина (рис. 21). Анализ хода этой кривой сверху вниз показывает, что с уменьшением $p\text{O}_2$ в крови происходит диссоциация оксигемоглобина, т. е. процентное содержание оксигемоглобина уменьшается, а восстановленного – растет.

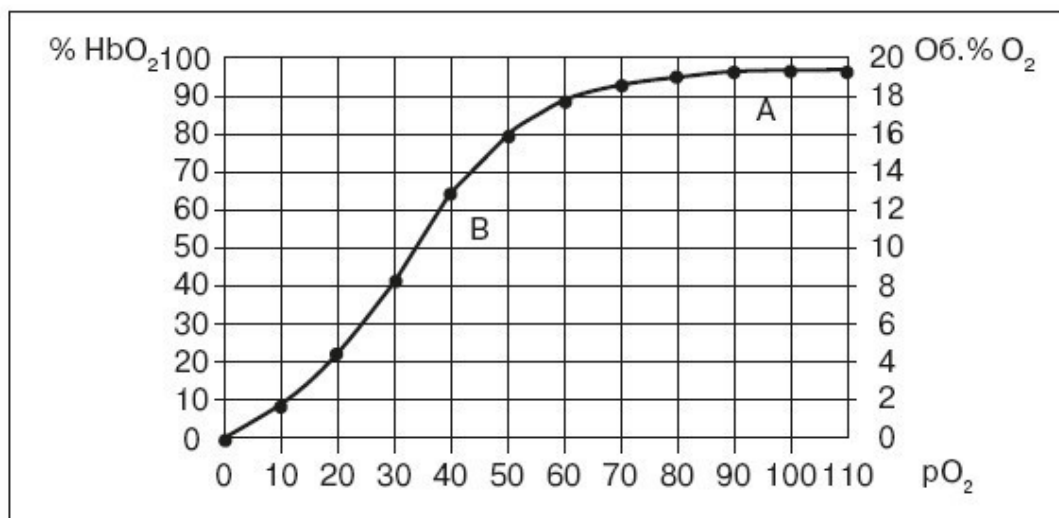


Рис. 21. Кривая диссоциации оксигемоглобина в крови человека в покое:
 А – содержание HbO₂ в артериальной крови. В – то же в венозной крови

В различных условиях деятельности может возникать острое снижение насыщенности крови кислородом – гипоксемия. Причины гипоксемии весьма разнообразны. Она может развиваться вследствие снижения pO_2 в альвеолярном воздухе (произвольная задержка дыхания, вдыхание воздуха с пониженным pO_2), при физических нагрузках, а также при неравномерной вентиляции различных отделов легких.

Образующийся в тканях CO₂ диффундирует в тканевые капилляры, откуда переносится венозной кровью в легкие, где переходит в альвеолы и удаляется с выдыхаемым воздухом. Углекислый газ в крови (как и O₂) находится в двух состояниях: растворенный в плазме (около 5 % всего количества) и химически связанный с другими веществами (95 %). CO₂ в виде химических соединений имеет **три формы**: угольная кислота (H₂CO₃), соли угольной кислоты (NaHCO₃) и в связи с гемоглобином (HbHCO₃).

В крови тканевых капилляров одновременно с поступлением CO₂ внутрь эритроцитов и образованием в них угольной кислоты происходит отдача O₂ оксигемоглобином. Восстановленный Hb легко связывает водородные ионы, образующиеся при диссоциации угольной кислоты. Таким образом, восстановленный Hb венозной крови способствует связыванию CO₂, а оксигемоглобин, образующийся в легочных капиллярах, облегчает его отдачу.

В состоянии покоя с дыханием из организма человека удаляется 230–250 мл CO₂ в 1 минуту. При удалении из крови CO₂ из нее уходит примерно эквивалентное число ионов водорода. Таким порядком дыхание участвует в регуляции кислотно-щелочного состояния во внутренней среде организма.

Обмен газов между кровью и тканями осуществляется также путем диффузии. Между кровью в капиллярах и межтканевой жидкостью существует градиент напряжения O₂, который составляет 30–80 мм рт. ст., а напряжение CO₂ в интерстициальной жидкости на 20–40 мм рт. ст. выше, чем в крови. Кроме того, на обмен O₂ и CO₂ в тканях влияют площадь обменной поверхности, количество эритроцитов в крови, скорость кровотока, коэффициенты диффузии газов в тех средах, через которые осуществляется их перенос.

Артериальная кровь отдает тканям не весь O₂. Разность между об.% O₂ в протекающей к тканям артериальной крови (около 20 об.%) и оттекающей от них венозной кровью (примерно 13 об.%) называется артерио-венозной разностью по кислороду (7 об. %). Эта величина служит важной характеристикой дыхательной функции крови, показывая,

какое количество O_2 , доставляют тканям каждые 100 мл крови. Для того чтобы установить, какая часть приносимого кровью O_2 переходит в ткани, вычисляют коэффициент утилизации (использования) кислорода. Его определяют путем деления величины артериовенозной разности на содержание O_2 в артериальной крови и умножения на 100. В покое для всего организма коэффициент утилизации O_2 равен примерно 30–40 %. Однако в миокарде, сером веществе мозга, печени и корковом слое почек он составляет 40–60 %. При тяжелых физических нагрузках коэффициент утилизации кислорода работающими скелетными мышцами и миокардом достигает 80–90 %.

В снабжении мышц O_2 при тяжелой работе имеет определенное значение внутримышечный пигмент миоглобин, который связывает дополнительно 1,0–1,5 л O_2 . Связь O_2 с миоглобином более прочная, чем с гемоглобином. Оксимиоглобин отдает O_2 только при выраженной гипоксеемии.

10.3. Регуляция дыхания

Регуляция внешнего дыхания представляет собой физиологический процесс управления легочной вентиляцией для обеспечения оптимального газового состава внутренней среды организма в постоянно меняющихся условиях его жизнедеятельности. **Основную роль в регуляции дыхания играют рефлекторные реакции**, возникающие в результате возбуждения специфических рецепторов, заложенных в легочной ткани, сосудистых рефлексогенных зонах и скелетных мышцах. **Центральный аппарат регуляции дыхания** представляют нервные образования спинного, продолговатого мозга и вышележащих сегментов ЦНС.

Гуморальная регуляция дыхания, созданная Д. Холденом и Д. Пристли около 50 лет назад, в последние годы не находит экспериментального подтверждения, большинством специалистов считается ошибочной и упоминается сейчас только в историческом плане. Это обусловлено открытием **специфических рецепторов (механо- и хеморецепторов)**, а также других рефлекторных влияний на дыхательный центр. Поэтому **все изменения внешнего дыхания в настоящее время объясняются только рефлекторными механизмами**.

Дыхательный ритм и управление деятельностью дыхательных мышц генерируются работой дыхательного центра, представляющего собой совокупность взаимосвязанных нейронов ретикулярной формации продолговатого мозга и вышележащих отделов ЦНС, обеспечивающих тонкое приспособление дыхания к различным условиям внешней среды. Современные представления о работе дыхательного центра сводятся к тому, что часть дыхательных нейронов, объединенных в так называемую латеральную зону, является эфферентной частью дыхательного центра и **обеспечивает преимущественно фазу вдоха** (инспиратор – ные нейроны). Другая группа нейронов, составляющая медиальную зону, является афферентной частью дыхательного центра и **обеспечивает фазу выдоха** (экспираторные нейроны). Предназначение этой зоны заключается в контроле за периодичностью дыхательной ритмики, организуемой латеральной зоной.

В регуляции дыхания на основе механизма обратных связей принимают участие несколько групп механорецепторов легких.

Рецепторы растяжения легких находятся в гладких мышцах трахеи и бронхов. Адекватным раздражителем этих рецепторов является растяжение стенок воздухоносных путей.

Ирритантные рецепторы расположены в эпителиальном слое верхних дыхательных путей и раздражаются при изменении объема легких, а также при пневмотораксе, коллапсе и действии на слизистую трахеи и бронхов механических или химических раздражителей. При раздражении этих рецепторов у человека возникают кашлевой рефлекс, першение и жжение, учащение дыхания и бронхоспазм.

Джи-рецепторы расположены в стенках альвеол в местах их контакта с капиллярами, поэтому их еще называют юкта-капиллярные рецепторы легких. Эти рецепторы формируют частое поверхностное дыхание при патологии легких (воспаление, отек, повреждения легочной ткани), а также раздражаются при действии некоторых биологически активных веществ (никотин, гистамин и др.).

Проприорецепторы дыхательных мышц (межреберные мышцы, мышцы живота) обеспечивают усиление вентиляции легких при повышении сопротивления дыханию.

Поддержание постоянства газового состава внутренней среды организма регулируется с помощью центральных и периферических хеморецепторов.

Центральные хеморецепторы расположены в структурах продолговатого мозга и чувствительны к изменению рН межклеточной жидкости мозга. Эти рецепторы стимулируются ионами водорода, концентрация которых зависит от $p\text{CO}_2$ в крови. При снижении рН интерстициальной жидкости мозга (концентрация водородных ионов растет) дыхание становится более глубоким и частым. Напротив, при увеличении рН угнетается активность дыхательного центра и снижается вентиляция легких.

Периферические (артериальные) хеморецепторы расположены в дуге аорты и месте деления общей сонной артерии (каротидный синус). Эти рецепторы вызывают рефлекторное увеличение легочной вентиляции в ответ на снижение $p\text{O}_2$ в крови (гипоксемия).

Афферентные влияния с работающих мышц осуществляются благодаря раздражению propriорецепторов, что приводит к усилению дыхания рефлекторным путем. Повышение активности дыхательного центра в этом случае является результатом распространения возбуждения по различным отделам ЦНС.

Существенное воздействие на регуляцию дыхания оказывают и условно-рефлекторные влияния. В частности, эмоциональные нагрузки, предстартовые состояния, гипнотические внушения, влияния индифферентных раздражителей, сочетавшихся ранее с избытком CO_2 , самообучение управлению дыханием подтверждают сказанное. Легочная вентиляция зависит также от особенностей гемодинамики (уровень АД, величина МОК), температуры внешней среды и других факторов.

11. Пищеварение

Пищеварением называется процесс физической и химической переработки пищи, в результате которого становится возможным всасывание питательных веществ из пищеварительного тракта, поступление их в кровь и лимфу и усвоение организмом.

11.1. Общая характеристика пищеварительных процессов

В пищеварительном аппарате происходят сложные физикохимические превращения пищи, которые осуществляются благодаря **моторной, секреторной и всасывающей** его функциям. Кроме того, органы пищеварительной системы выполняют и **экскреторную** функцию, выводя из организма остатки непереваренной пищи и некоторые продукты обмена веществ.

Физическая обработка пищи состоит в ее размельчении, перемешивании и растворении содержащихся в ней веществ. Химические изменения пищи происходят под влиянием гидролитических пищеварительных ферментов, вырабатываемых секреторными клетками пищеварительных желез. В результате этих процессов сложные вещества пищи расщепляются на более простые, которые всасываются в кровь или лимфу и участвуют в обмене веществ в организме. **В процессе переработки пища теряет свои видовые специфические свойства, превращаясь в простые составные элементы, которые могут быть использованы организмом.**

Для равномерного и более полного переваривания пищи требуется ее перемешивание и передвижение по желудочно-кишечному тракту. Это обеспечивается **моторной функцией** пищеварительного тракта за счет сокращения гладких мышц стенок желудка и кишечника. Их двигательная активность характеризуется перистальтикой, ритмической сегментацией, маятникообразными движениями и тоническим сокращением.

Секреторная функция пищеварительного тракта осуществляется соответствующими клетками, входящими в состав слюнных желез полости рта, желез желудка и кишечника, а также поджелудочной железы и печени. Пищеварительный секрет представляет собой раствор электролитов, содержащий ферменты и другие вещества.

Выделяют три группы ферментов, принимающих участие в пищеварении: 1) протеазы, расщепляющие белки; 2) липазы, расщепляющие жиры; 3) карбогидразы, расщепляющие углеводы. Все пищеварительные железы вырабатывают около 6–8 литров секрета в сутки, значительная часть которого подвергается обратному всасыванию в кишечнике.

Пищеварительная система играет важную роль в поддержании гомеостаза благодаря ее **экскреторной функции**. Пищеварительные железы способны выделять в полость желудочно-кишечного тракта значительное количество азотистых соединений (мочевина, мочевая кислота), воды, солей, различных лекарственных и ядовитых веществ. Состав и количество пищеварительных соков могут являться регуляторами кислотно-щелочного состояния и водно-солевого обмена в организме. Существует тесная взаимосвязь выделительной функции органов пищеварения с функциональным состоянием почек.

Исследование физиологии пищеварения является прежде всего заслугой И.П. Павлова и его учеников. Ими был разработан новый метод изучения желудочной секреции – оперативным путем выкраивалась часть желудка собаки с сохранением вегетативной иннервации. В этот маленький желудочек вживлялась фистула, дающая возможность получать чистый желудочный сок (без примеси пищи) на любом этапе пищеварения. Это позволило подробно характеризовать функции органов пищеварения и раскрыть сложные механизмы их деятельности. В знак признания заслуг И.П. Павлова по физиологии пищеварения ему 7 октября

1904 г. была присуждена Нобелевская премия. Дальнейшие исследования процессов пищеварения в лаборатории И.П. Павлова раскрыли механизмы деятельности слюнных и поджелудочной желез, печени и желез кишечника. Было установлено, что чем выше расположены железы по ходу пищеварительного тракта, тем большее значение имеют нервные механизмы в регуляции их функций. Деятельность желез, находящихся в нижних отделах пищеварительного тракта, регулируется преимущественно гуморальным путем.

11.2. Пищеварение в различных отделах желудочно-кишечного тракта

Процессы пищеварения в разных отделах желудочно-кишечного тракта имеют свои особенности. Эти отличия касаются физической и химической переработки пищи, моторной, секреторной, всасывающей и выделительной функций органов пищеварения.

11.2.1. Пищеварение в полости рта

Переработка принятой пищи начинается в ротовой полости. Здесь происходят ее измельчение, смачивание слюной, анализ вкусовых свойств пищи, начальный гидролиз некоторых пищевых веществ и формирование пищевого комка. Пища в полости рта задерживается в течение 15–18 секунд. Находясь в ротовой полости, пища раздражает вкусовые, тактильные и температурные рецепторы слизистой оболочки и сосочков языка. Раздражение этих рецепторов вызывает рефлекторные акты секреции слюнных, желудочных и поджелудочной желез, выход желчи в двенадцатиперстную кишку, изменяет моторную активность желудка, а также оказывает важное влияние на осуществление жевания, глотания и вкусовую оценку пищи.

После измельчения и перетирания зубами пища подвергается химической обработке благодаря действию гидролитических ферментов слюны. ***В полость рта открываются протоки трех групп слюнных желез: слизистых, серозных и смешанных.*** Многочисленные железы ротовой полости и языка выделяют слизистую, богатую ***муцином*** слюну, околоушные железы секретируют жидкую серозную слюну, богатую ферментами, а подчелюстные и подъязычные выделяют смешанную слюну. Белковое вещество слюны – муцин – делает пищевой комок скользким, что облегчает глотание пищи и продвижение ее по пищеводу.

Слюна – первый пищеварительный сок, который содержит гидролитические ферменты, расщепляющие углеводы. Фермент слюны ***амилаза*** (птиалин) превращает крахмал в дисахариды, а фермент ***мальтаза*** – дисахариды в моносахариды. Поэтому при достаточно длительном пережевывании пищи, содержащей крахмал, она приобретает сладкий вкус. В состав слюны входят также кислая и щелочная фосфатазы, небольшое количество протеолитических, липолитических ферментов и нуклеаз. Слюна обладает выраженными бактерицидными свойствами, обусловленными наличием в ней фермента ***лизоцима***, растворяющего оболочку бактерий. Общее количество слюны, выделяемое за сутки, может составлять 11,5 л.

Сформированный в ротовой полости пищевой комок перемещается к корню языка и далее поступает в глотку. Афферентная импульсация при раздражении рецепторов зева и мягкого неба передается по волокнам тройничного, языкоглоточного и верхнего гортанного нерва в центр глотания, находящийся в продолговатом мозге. Отсюда эфферентные импульсы следуют к мышцам гортани и глотки, вызывая их координированные сокращения. В результате последовательного сокращения этих мышц пищевой комок поступает в пище-

вод и далее перемещается к желудку. Жидкая пища проходит пищевод за 1–2 секунды; твердая – за 8-10 секунд. С завершением акта глотания начинается желудочное пищеварение.

11.2.2. Пищеварение в желудке

Пищеварительные функции желудка заключаются в депонировании пищи, ее механической и химической обработке и постепенной эвакуации пищевого содержимого через привратник в двенадцатиперстную кишку. Химическая обработка пищи осуществляется желудочным соком, которого у человека образуется 2–2,5 л в сутки. Желудочный сок выделяется многочисленными железами тела желудка, которые состоят из *главных, обкладочных и добавочных клеток. Главные клетки секретируют пищеварительные ферменты, обкладочные – соляную кислоту, добавочные – слизь.*

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.