

Глава 2

КРОВООБРАЩЕНИЕ

Система органов кровообращения — сердце, сосуды, капилляры — обеспечивает непрерывное движение (циркуляцию) крови в организме животных. Кровь приводится в движение сердцем, поэтому изучению функций этого органа придается особое значение. Работа сердца интересовала ученых еще в глубокой древности, но понять принцип кровообращения долгое время не удавалось. Одно время считали, что в артериях находится воздух (отсюда и название — артерия), а кровь — в венах. Центром кровообращения признавали печень. Гален, живший во II в. н. э., полагал, что в предсердной перегородке имеется отверстие, через которое кровь из правого предсердия поступает в левый желудочек. Только в XVI в. М. Сервет и Коломбо доказали, что такого отверстия нет и, чтобы попасть из правой половины сердца в левую, кровь должна пройти через легкие. Сервет определил малый круг кровообращения, доказав, что вся масса крови проходит через легкие и что она подвергается «переработке» не в печени, а в легких. Но открытие это не получило признания, так как Сервет и его книги были сожжены инквизиторами, а его учение объявлено ересью. Поэтому честь открытия кровообращения принадлежит английскому врачу В. Гарвею (1578—1657)*, который в результате многочисленных опытов на овцах установил, что кровь течет по замкнутой системе сосудов. Он измерил объем крови левого желудочка и высчитал, что величина его в процессе работы сердца не увеличивается. Гарвей доказал, что движение крови происходит по большому и малому кругам. Учение Гарвея верно до наших дней, но ученый, естественно, не видел капилляры, так как микроскопа в то время еще не было, и поэтому не мог составить полного представления о кровообращении как о замкнутой системе. М. Мальпиги в 1661 г. обнаружил капилляры и тем самым подтвердил правильность выводов Гарвея. Большой вклад в изу-

чение процессов регуляции работы сердца внесли работы И. П. Павлова, Э. Г. Старлинга, Г. И. Косицкого, М. Г. Удельнова. В. Ф. Овсянников впервые установил наличие сердечно-сосудистого центра в продолговатом мозге. Много было сделано и в последующие годы в области расшифровки функций сердечно-сосудистой системы, особенно в связи с разработкой методов пересадки сердца, вначале у животных (В. Демихов, 1963), а затем и у человека (В. И. Шумаков).

Эволюция сердечно-сосудистой системы. Совершенствование функций сердца и сосудов у разных животных является результатом длительного филогенетического развития. Строение сердца изменялось в процессе филогенеза. У низших позвоночных, например у рыб, оно состоит только из двух камер — предсердия и желудочка. Кровь поступает сначала в предсердие, а оттуда переходит в желудочек, имеющий утолщенные стенки. Из желудочка по кровеносным сосудам и капиллярам кровь попадает в жабры, где она воспринимает из воды кислород и выделяет углекислоту.

У амфибий в связи с развитием легких возникает новая система кровообращения, по которой в легкие направляется венозная кровь. Сердце имеет три камеры: два предсердия и желудочек. В правое предсердие поступает венозная кровь, оттекающая из органов и тканей, а в левое — артериальная кровь из левого предсердия, прошедшая через легкие. Затем кровь из обоих предсердий поступает в желудочек, где смешивается.

У крокодилов четырехкамерное сердце. У лягушек утолщенная часть аорты разделена на две части спиральным клапаном, обеспечивающим разделение крови так, что притекающая из правого предсердия кровь направляется в легочную артерию.

У млекопитающих и птиц сердце разделено на две половины, не сообщающиеся между собой. В сердце плода млекопитающих между предсердиями имеется отверстие, которое к моменту рождения постепенно закрывается. В процессе развития изменилась

* Гарвей — ученик Фабриция, жившего в Падуе, описавшего клапаны вен (1574).

и питательная жидкость. С появлением гастроваскулярной системы по сосудам течет водянистая жидкость, не имеющая белка и азотсодержащих веществ. Это так называемая *гидролимфа*. В последующем она заменилась *гемолимфой* — жидкостью, богатой органическими и неорганическими веществами. При дальнейшей эволюции появилась *кровь* с присущими ей функциями.

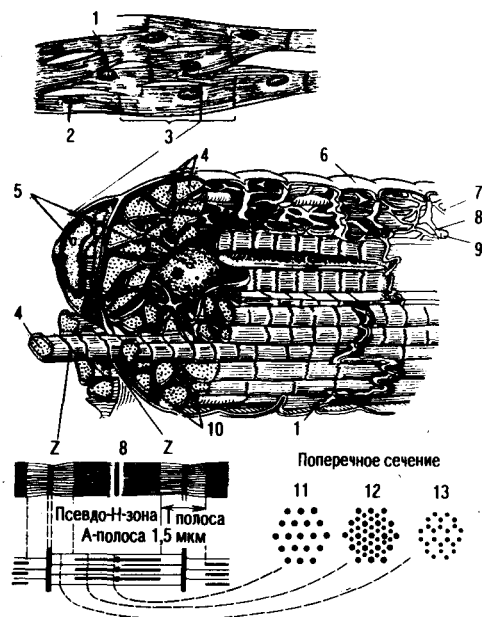
СЕРДЦЕ

Сердце высших животных состоит из четырех камер: двух предсердий и двух желудочков. Между предсердиями и желудочками в каждой половине сердца расположены отверстия (атрио-вентрикулярные), снабженные в левой половине двух-, а в правой — трехстворчатыми клапанами. Они могут открываться только в сторону желудочков, чему способствует наличие сухожильных нитей, прикрепленных к концам клапанов и капиллярным мышцам желудочков. Кроме клапанов, важную роль в механизме замыкания атрио-вентрикулярных отверстий играют кольцевые мышцы, окружающие эти отверстия. От левого желудочка отходит аорта, а от правого — легочная артерия. У отверстий, где начинаются эти сосуды, расположены полулунные клапаны. Они закрыты во время диастолы и открыты во время систолы желудочков. Мышцы предсердий отделены от мышц желудочков сухожильным кольцом, и только мышечный пучок Гиса проходит через это кольцо и соединяет их.

Строение миокарда. Миокард состоит из отдельных волокон диаметром 10—15 и длиной 30—60 мкм. По всей длине волокна имеется множество поперечно исчерченных полосок, называемых *миофибриллами*. Они занимают около 50 % всей клеточной массы. Миофибриллы образуются последовательно повторяющимися структурами — *саркомерами*. Концы саркомеров соседних миофибрилл примыкают друг к другу, и вследствие этого волокна выглядят полосатыми и исчерченными. Саркомеры состоят из нитей, или мио-

локонцев, представляющих собой тяжи из сократительных белков, ориентированных относительно друг друга особым образом.

Под электронным микроскопом видно, что саркомеры состоят из чередующихся светлых и темных полосок между линиями *z* (рис. 1). Ширина миофибриллы равна 1 мкм. Центральная полоса *A* (длиной 1,5 мкм) содержит нити (диаметром 10 мкм) белка миозина. Полоса *I*, лежащая рядом с полосой *A*, содержит нити (диаметром 5 мкм) белка актина. В полосе *A* нити актина обычно перекрывают нити миозина. В центре полосы *A* расположена зона *H*, состоящая из центральной *T*-линии, где миозиновые нити несколько утолщаются при длине саркомера 2,2 мкм. Миозин, который содержится только в полосе *A*, способен расщеплять аденозинтрифосфорную кислоту



1 Строение миокарда (под микроскопом):

1 — вставочный диск; 2 — ядро; 3 — волокно; 4 — фибриллы; 5 — капилляр; 6 — сарколемма; 7 — продольная система; 8 — Т-система; 9 — конечная цистерна; 10 — митохондрии; 11 — миозиновые нити; 12 — актиновые и миозиновые нити; 13 — актиновые нити

(АТФ) на аденозиндифосфорную кислоту (АДФ) и неорганический фосфат, то есть проявляет свойства аденозинтрифосфатазы. Кроме того, он обратимо связывается с актином, образуя актиномиозин. Сокращение мышц обусловлено обратимым связыванием актина и миозина с образованием актомиозина (с расщеплением АТФ на АДФ) в присутствии Ca^{++} . Каждое миокардиальное волокно окружено оболочкой — *сарколеммой*, состоящей из поверхностной мембраны клетки и покрывающей ее базальной мембраны.

Миокардные волокна ветвятся и соединяются друг с другом с помощью так называемых вставочных дисков-нексусов, последние образуют истинные границы клеток; из-за этого миокард не является настоящим синцитием, а похож, скорее, на «лоскутное одеяло», состоящее из отдельных, тесно связанных между собой клеток. Однако в функциональном отношении миокард рассматривают как синцитий, так как электрическое сопротивление вставочных дисков очень мало и генерируемый клетками потенциал легко переходит через них на рядом расположенные клетки. Вставочные диски служат местом перехода электрических импульсов от одной клетки к другой, обеспечивая функциональную непрерывность миокарда.

Физиологические свойства сердечной мышцы. Организм всегда приспособливает ритм работы сердца к характеру выполняемой работы. Например, у рысаков в процессе бега частота сокращений сердца достигает 200 и более ударов в минуту, что превосходит исходный уровень в 4—5 раз. У коров в период отела она может повышаться до 110 ударов. Такой широкий диапазон работы сердца объясняется физиологическими свойствами сердечной мышцы: автоматией, возбудимости, проводимости, сократимости и рефрактерности.

Автоматия сердца. Под автоматией сердца понимают его спо-

собность ритмически сокращаться без каких-либо внешних побуждений, под влиянием импульсов, возникающих в нем самом. Выработка ритмических импульсов связана с функцией мышечной ткани, а не нервных структур. Последние влияют на силу и частоту импульсов, но сам процесс автоматического ритма генерируется в мышечной ткани, расположенной в узлах сердца.

В каждой группе клеток, задающих ритм автоматии, так называемых *пейсмекеров**, заложены не только регуляторы частоты, но целая программа частотных сокращений. Разные отделы сердца проявляют различный автоматизм.

Клетки миокарда в течение десятилетий жизни животных и человека способны находиться в состоянии непрерывной ритмической активности, что обеспечивается энергичной работой ионных насосов этих клеток. Во время диастолы из клеток выводятся ионы Na^{+} , а внутрь клетки возвращаются ионы K^{+} . Ионы Ca^{++} проникают в цитоплазму, где захватываются саркоплазматическим ретикуломом. Функционирование ионных насосов зависит от ряда факторов, но важнейшее значение имеют ослабление и недостаточное кровообращение мышц сердца (*ишемия*) и, как следствие, уменьшение запасов АТФ и креатинфосфата в клетках миокарда; снижение электрической и механической работы сердца.

Движение ионов через мембраны пейсмекеров обуславливает запальный процесс самовозбуждения в них, распространяющийся на проводящие миоциты и миокард. Пусковой принудительный механизм самовозбуждения, заложенный в клетках водителя сердечного ритма, обозначают как триггерную теорию автоматии, объясняющую движение ионов через

* *Рассе-тасер* — задающий тон; при культивировании отдельных клеток сердечной мышцы можно наблюдать их автоматическое сокращение (Э. Адольф).

мембраны клеток (трансмембранный потенциал).

Автоматию сердца обычно наблюдают на изолированном, то есть вырезанном из организма, сердце лягушки, пропуская через аорту раствор Рингера. Изучение работы изолированного сердца плода коровы было впервые проведено на кафедре физиологии Московской ветеринарной академии с помощью раствора Тироде. Наиболее выраженным свойством автоматии обладал синусный узел. Сердце работало более 72 ч.

Возбудимость*. Сердечная мышца способна возбуждаться от различных раздражителей: электрических, химических, термических и др. В основе процесса возбуждения лежит появление отрицательного электрического потенциала в участке сердца, первоначально возбуждающемся. Повышается температура ткани, усиливается обмен веществ.

О возбуждении мышцы сердца обычно судят по изменению разности потенциалов, возникающих между возбужденным участком (отрицательный заряд) и невозбужденным (положительный заряд). В момент возбуждения возникает электродвижущая сила сердца величиной от 100 до 120 мВ. Последняя обусловлена переходом катионов Na^+ через мембрану внутрь мышечного волокна. Мембрана при этом деполяризуется, приобретая положительный заряд. Возможность вызывать возбуждение сердца, например электрическими раздражениями, используют в медицине. Источником раздражений служат специальные приборы — электронные стимуляторы. Под действием электрических импульсов

сердце начинает возбуждаться и работать в заданном ритме*.

Процессы деполяризации и реполяризации возникают в разных участках миокарда неодновременно, поэтому величина разности биопотенциалов между различными участками сердечной мышцы в течение сердечного цикла изменяется. Условную линию, соединяющую в каждый данный момент две точки (два полюса), принято называть *электрической осью сердца*. В каждый момент работы сердца его электрическая ось характеризуется определенной величиной и направлением, то есть обладает признаками векторной величины.

Проводимость. Проведение возбуждения в сердце осуществляется электрическим путем вследствие образования потенциалов действия в мышечных клетках-пейсмекерах. Межклеточные контакты — нексусы служат местом перехода возбуждения с одной клетки на другую. Вначале процесс возбуждения в сердце возникает в области устья полых вен, в сино-аурикулярном узле, а затем распространяется на другие отделы проводящей системы сердца.

Сино-аурикулярный узел — главный водитель ритма сердца, вырабатывает в среднем 70—110 импульсов в минуту, и с такой же частотой сокращаются предсердия. Вторым, не менее важным местом, обладающим свойством генерировать нервные импульсы с частотой 40—50 в минуту, является атрио-вентрикулярный узел Ашоффа—Тавара, от которого берет начало пучок Гиса (мышечный мостик, проводящий возбуждение от предсердий к желудочкам). Пучок Гиса имеет две ножки, одна из которых идет к левому, а другая — к правому желудочку. Концевые во-

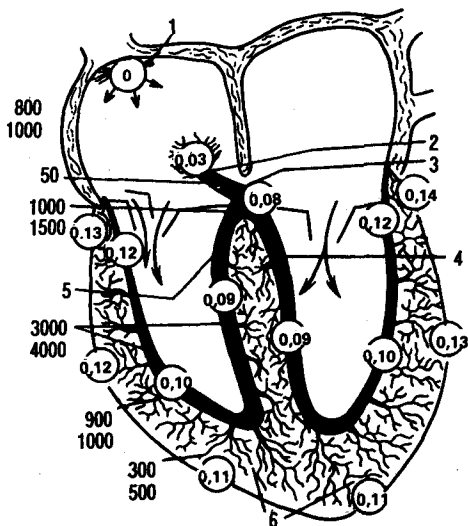
* Возбудимость обусловлена существованием в клеточной мембране макромолекул белка, формирующих ионные каналы. Изменение этих «молекул возбудимости» в ответ на действие раздражителя лежит в основе ионной проводимости. В последние годы открылись возможности исследования структуры ионных каналов методами препаративной биохимии и генной инженерии. Новый этап в изучении природы возбудимости связан с метаболической регуляцией ионных каналов и их участием в управлении внутриклеточными процессами (Б. И. Ходоров, 1987).

* Электронный стимулятор сердца воспроизводит электрические импульсы, подобные импульсам водителя сердечного ритма в диапазоне 50—80 мВ. Устройство величиной с карманные часы вводят в подкожный карман, а электроды подводят через сосуды к сердцу.

локна этих ножек разделяются на множественные волокна, расположенные под эндокардом и заканчивающиеся в сердечной мышце (волокна Пуркинье). По этим тончайшим волокнам возбуждение передается всем мышечным волокнам, вызывая одновременное их сокращение. Для обеспечения работы сердца необходимым условием служит анатомическая целостность проводящей системы сердца. Повреждение водителя ритма вызывает его остановку.

У теплокровных животных скорость проведения возбуждения в разных отделах неодинакова. От основания правого предсердия до верхушки сердца импульс пробегает за 0,11 с, а до узла Ашоффа—Тавара только за 0,08 с (рис. 2). Максимальная скорость проведения возбуждения в волокнах Пуркинье составляет 4000 мм/с, минимальная в атрио-вентрикулярном узле — 50 мм/с. Причины более медленного проведения импульса в этом участке сердца до сих пор не выяснены. Это физиологическое свойство имеет большое значение для согласованной работы предсердий и желудочков — возбуждение желудочков начинается лишь через 0,12—0,18 с после того, как начинается возбуждение предсердий. Итак, разные отделы сердца имеют неодинаковую проводимость, что зависит от содержания в них гликогена и длительности рефрактерных фаз. В случае поражения проводящей системы ритм сердца сильно замедляется, возникают аритмии.

Сократимость сердечной мышцы. Это свойство обусловлено ультраструктурными особенностями волокон миокарда и соотношением между длиной и напряжением саркомера (сократительной единицы миокарда). Сокращение саркомера только на 20 % обеспечивает полную функцию сокращения желудочков. Сила сокращения сердечной мышцы прямо пропорциональна начальной длине мышечных волокон, то есть длине перед началом сокра-



2 Скорость распространения импульса (мм/с) в миокарде предсердий и желудочков и на различных уровнях проводящей системы (цифры слева):

в маленьких кругах указан промежуток времени (с), в течение которого возникающий в синусном узле импульс достигает данного участка; 1 — синусный узел; 2 — атрио-вентрикулярный узел; 3 — общий ствол пучка Гиса; 4 — левая и 5 — правая ножки пучка Гиса; 6 — конечные разветвления пучка Гиса — волокна Пуркинье

щения. Эта особенность сердечной мышцы была установлена Э. Старлингом и получила название «закон сердца». В скелетных мышцах сила сокращения зависит от силы раздражения, а в сердечной мышце это связано главным образом с воздействием нейро-гуморальных влияний. Например, гормон адреналин увеличивает природотолщины миокарда в период систолы на 30 %. Это его свойство используют на практике для восстановления деятельности сердца при его остановке.

Источником энергии, затрачиваемой в момент сокращения сердечной мышцы, служат макроэргические фосфорсодержащие соединения — аденозинтрифосфат и креатинфосфат. Ресинтез этих соединений осуществляется за счет энергии дыхательного и гликолитического фосфорилирования.

Рефрактерность миокарда и экстрасистола. Под рефрактерностью понимают неспособность сердечной мышцы отвечать второй вспышкой возбуждения на искусственное раздражение или на входящий к мышце импульс от водителя ритма. Это определяется большой длительностью периода рефрактерности. Такое временное состояние невозбудимости называют *абсолютной рефрактерностью*. Период рефрактерности длится столько же времени, сколько продолжается систола. Если в синусном узле возникает внеочередное возбуждение в момент, когда рефрактерный период окончился, наступает экстрасистола, причем пауза, следующая за ней, длится столько же времени, сколько и обычная пауза после систолы. Экстрасистола может возникнуть вследствие возбуждения и самого желудочка (желудочковая экстрасистола), что приводит к продолжительной так называемой *компенсаторной паузе*. Экстрасистолы регистрируют и при внеочередном возбуждении атрио-вентрикулярного узла.

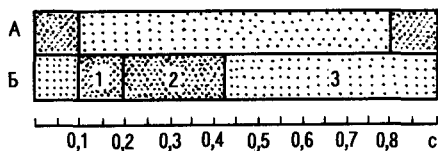
Трепетание и мерцание предсердий. Фибрилляция — это особая форма нарушения ритма сердцебиений, характеризующаяся быстрыми асинхронными сокращениями мышечных волокон предсердий и желудочков, доходящими до 400 (при трепетании) и 600 (при мерцании) в минуту. Фибрилляция желудочков может привести к смерти животного, так как в этом случае продвижение крови по сосудам резко нарушается. Фибрилляцию желудочков можно прекратить сильным ударом электрического тока напряжением в несколько киловольт, вызывающим одновременное возбуждение всех мышечных волокон желудочка, после чего восстанавливаются их синхронные сокращения. Мерцание предсердий даже в течение длительного времени опасности для жизни не представляет.

Сердечный цикл. Основная функция сердца — нагнетание в артерии

крови, притекающей к нему по венам. В основе этой функции лежит ритмическое сокращение мышц желудочков и предсердий.

Различают несколько фаз, определяемых как периоды напряжения, изгнания крови и расслабления сердечной мышцы. Сокращение сердечной мышцы называют *систолой*, а расслабление — *диастолой*. Во время систолы происходит освобождение полостей сердца от крови, а во время диастолы — заполнение их кровью. В нормальных физиологических условиях систола и диастола четко согласованы по времени. Правильно чередуясь, они составляют *сердечный цикл*. Началом каждого сердечного цикла считают систолу предсердий (левое предсердие сокращается чуть позже правого), продолжающуюся в среднем 0,1 с. Во время систолы давление в их полостях несколько повышается (на 2—8 мм рт. ст.), что обеспечивает выталкивание крови из предсердий. При сокращении предсердий кровь не может поступать в вены, так как их отверстия суживаются в самом начале систолы. Атрио-вентрикулярные клапаны свободно открываются, поскольку желудочки в этот момент находятся в стадии диастолы, и кровь свободно поступает в них. По окончании систолы предсердий начинается одновременная систола желудочков — 0,3—0,4 с, предсердия же в это время находятся в состоянии диастолы (рис. 3).

При сокращении мускулатуры



3 Схема сердечного цикла у коровы при частоте сокращений 70 раз в 1 мин:

А — работа предсердий и Б — желудочков; красные точки — систола, черные — диастола; 1 — фаза напряжения; 2 — фаза изгнания и 3 — фаза наполнения

желудочков в них быстро возрастает давление крови, поэтому атрио-вентрикулярные клапаны захлопываются, полулунные клапаны раскрываются чуть позже. В этот момент давление крови в полости желудочков становится выше, чем в аортальной системе, и полулунные клапаны раскрываются, происходит изгнание крови из сердца. Сразу после открытия полулунных клапанов (0,05—0,1 с) удаление крови из сердца начинает замедляться и сокращение миокарда ослабевает. В среднем через четверть секунды (что зависит от частоты работы сердца) после раскрытия полулунных клапанов систола желудочков прекращается, их мускулатура расслабляется и начинается диастола. В этот момент аортальные клапаны захлопываются, так как давление крови в желудочках резко

падает и становится ниже, чем в аорте и легочной артерии (рис. 4).

Хотя оба желудочка сокращаются синхронно, давление крови в них различное, поскольку сокращение левого желудочка в момент систолы приблизительно в два раза сильнее правого, что зависит от толщины слоя миокарда (рис. 5). Так, в аорте в конце диастолы желудочка давление достигает 60—100, а в легочной артерии только 8—15 мм рт. ст. В период изгнания крови оно поднимается соответственно до 130—160 и 15—30 мм рт. ст.

Продолжительность систолы у разных животных изменяется в зависимости от частоты сокращений, характера работы и массы тела. Систола по времени занимает от 30 до 50 % всего цикла.

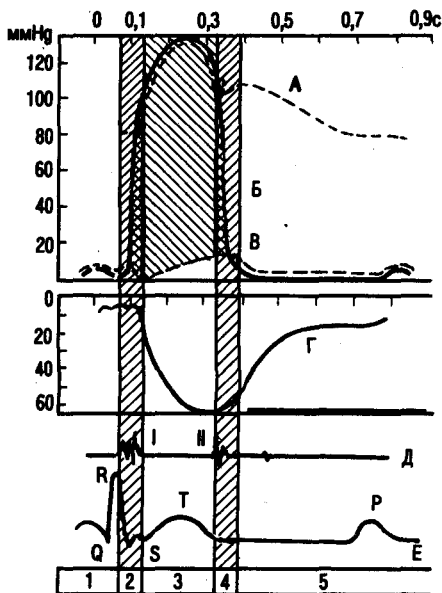
Продолжительность систолы по отношению к сердечному циклу, % (по Е. Кольбу)

Свиньи	54
Овцы	50
Кошки	47
Крупный рогатый скот	44
Человек	42
Собаки	32
Лошади	31

Ритм работы сердца зависит от массы, вида животного и уровня обмена веществ. Частота сердечных сокращений у животных разных видов различна: у слонов — 25—28, лошадей — 32—42, верблюдов — 32—52, крупного рогатого скота и свиней — 60—80, собак — 70—80, кроликов — 120—140, кур — до 300 в минуту.

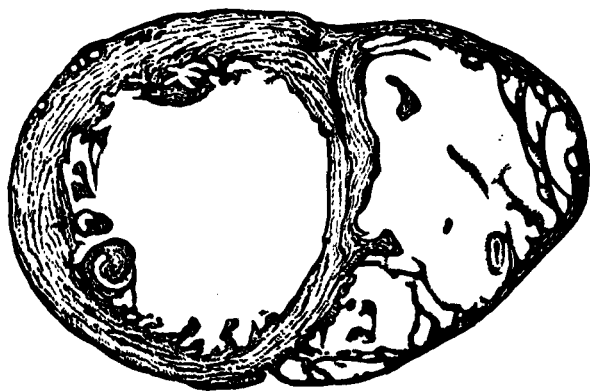
Неодинакова она и у животных разного возраста. Частота сердечных сокращений у плода коровы достигает 120—190, у однодневных поросят — 236 в минуту, к недельному возрасту она увеличивается у них до 248, затем уменьшается и на 15, 30, 45 и 60-й день составляет соответственно 210, 171, 167 и 161.

Частота сердечного сокращения зависит от размеров животного: чем оно крупнее, тем медленнее со-

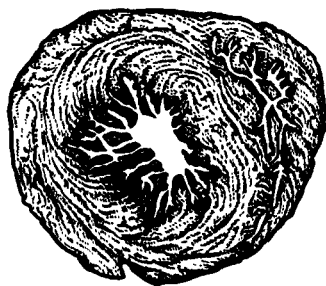


4 Процессы, соответствующие фазам сердечного цикла:

А — аорта; Б — желудочек; В — предсердие; Г — объем желудочка; Д — тоны сердца (I — первый и II — второй тоны); Е — электрокардиограмма; 1 — закрытие атрио-вентрикулярных клапанов и начало сокращения желудочков; 2 — раскрытие аортальных клапанов; 3 — фаза изгнания крови; 4 — фаза заполнения кровью; 5 — поздняя диастолическая фаза



А



Б

5 Поперечный разрез сердца овцы через желудочки и предсердия:

А — во время диастолы; Б — во время систолы

крашается сердце. Это объясняется тем, что у мелких животных обмен веществ протекает на более высоком уровне, чем у крупных. Высокий уровень обмена веществ может обеспечиваться только очень интенсивной циркуляцией крови, а следовательно, более быстрым ритмом работы сердца. Частота сердечного ритма существенно меняется при физической работе. Например, у рысистых лошадей при легкой нагрузке частота сокращений сердца находится в пределах 77—83 ударов в минуту, при средней — 109—120 и при тяжелой — до 150. При резвых аллюрах у данных лошадей она увеличивается по сравнению с состоянием покоя в 6—7 раз (А. А. Челышев, 1977).

У сердца есть важный помощник — это так называемое «периферическое сердце», то есть совокупность механизмов сокращения сосудов мышц, по ним перекачивается кровь из артерий по прекапиллярам, капиллярам, посткапиллярам и венам в вены, а затем к правому предсердию. В процессе этой перекачки важную роль играют вибрационные микронасосы, которые приводятся в движение скелетными мышцами при их сокращении. Ске-

летную мышцу можно рассматривать как физиологический вибратор или самостоятельный эластический насос в системе кровообращения, причем микронасос не выключается даже тогда, когда мышца находится в состоянии покоя, то есть в тонусе слабого сокращения.

Таким образом, развитие кровообращения у млекопитающих пошло не по пути увеличения массы сердца, а по пути использования самих мышц в качестве многочисленных и эффективных «периферических сердец», помогающих сердцу в его работе.

Величина сердца животных зависит от массы тела. Так, у лошадей масса сердца составляет 0,6—1 %, у крупного рогатого скота — 0,4—0,6, свиней — 0,3—0,4, собак — 0,6—1 % массы тела.

Тоны сердца. Работа сердца сопровождается рядом механических, звуковых, электрических и некоторых других явлений, характеризующих динамику сокращений сердечной мышцы, кровенаполнения его полостей, звукам клапанов и др.

Звуковые явления, которыми сопровождается работа сердца, называют тонами сердца. Их легко прослушать, если приложить к грудной клетке ухо или специальный прибор — фонендоскоп. Для прослушивания сердечных звуков и отдельных структур сердца применяют и наиболее чувствительный ультра-

звуковой способ. Первый тон возникает в начале систолы желудочков (систолический), он более глухой, протяжный и низкий; второй тон слышен в начале диастолы желудочков (диастолический), он более короткий и резкий, напоминающий звук «дук». Происхождение первого тона связано с колебательными движениями натянутых створок атрио-вентрикулярных клапанов и сухожильных нитей, прикрепленных к ним, а также с сокращением всей массы мышечных волокон. Второй тон вызывается захлопыванием полулунных клапанов сердца в момент начинающейся диастолы желудочков, когда давление в них становится ниже, чем в аорте и легочной артерии.

Третий тон возникает вследствие вибрации стенок желудочков в начале фазы их наполнения кровью; четвертый тон — двухкомпонентный, образуется в результате расслабления предсердий и падения давления в них, когда кровь устремляется из желудочков в предсердия.

Исследование тонов сердца с помощью чувствительного микрофона, соединенного с осциллографом, дает возможность графически зарегистрировать оба тона сердца (фонокардиография). Этим способом удается уловить не только два первых тона, но также третий и четвертый тоны.

В результате изменения формы сердца (от эллипсоидной до круглой) возникает *сердечный толчок*. Плотность стенок желудочков резко возрастает, и стенка сердца ударяет и надавливает на грудную клетку. Сердечные толчки хорошо ощущаются рукой при прикладывании ладони или пальцев к груди в области расположения сердца. У всех сельскохозяйственных животных они определяются легко, но особенно сильные толчки сердца у слонов. Изменения контуров сердца и аорты хорошо видны на экране рентгеновского аппарата (рентгеноскопия).

10 Систолический и минутный объем кровотока. Количество крови, выбрасываемой желудочками сердца в минуту, называется минутным объемом кровотока, причем он одинаков для левого и правого желудочков, если животное находится в состоянии покоя. Минутный объем сердца у лошадей равен 20—30 л, у коров массой до 500 кг — 35 л, у овец — до 4, у собак — 1,5 л. Разделив минутный объем на число сокращений сердца в минуту, можно вычислить *систолический объем кровотока*. У лошади массой до 500 кг он достигает 850 мл, у крупного рогатого скота такой же массы — 580, у овец — 55, у собаки массой 10 кг — 14 мл.

При напряженной работе систолический и минутный объемы резко изменяются. Так, у лошади минутный объем может достигать 120—160 л; у тренированных рысаков увеличение минутного объема происходит в результате увеличения систолического объема сердца, а у нетренированных — вследствие увеличения частоты сердечных сокращений.

Объем выбрасываемой желудочками крови в момент систолы характеризует работу сердца как нагнетательного насоса. Его можно измерить способом И. П. Павлова. Для этого изолированное сердце животного питают через систему трубок из резервуара, наполненного кровью или питательной жидкостью, и определяют объем систолического выброса.

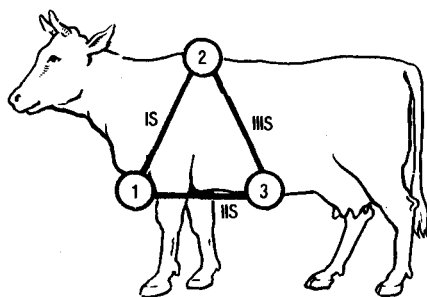
Биопотенциалы. Электрические явления в сердце возникают в результате разности потенциалов между возбужденным и невозбужденным участком органа. Их можно обнаружить, приложив металлические электроды (электрокардиография) к поверхности тела (область груди, сердце, конечности, хвост и др.), так как образующиеся силовые линии пронизывают ткани организма на всем протяжении. Этот метод используют в ветеринарии и зоотехнии для определения сердечной деятельности у животных в связи с их адап-

тацией (в комплексах), тренингом, возникновением болезней и изучением обмена веществ.

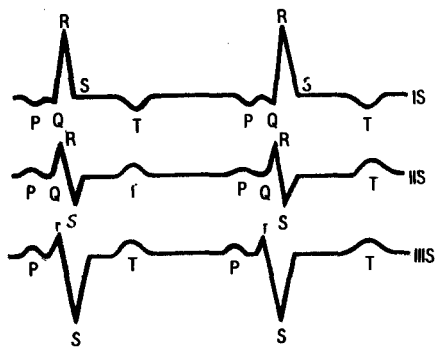
Для получения электрокардиограммы на бумажной ленте пользуются специальными приборами — электрокардиографами и ламповыми или полупроводниковыми усилителями. Разработаны и такие приборы, которые позволяют регистрировать электрокардиограмму на расстоянии с помощью телерадиопередачи. Такие приборы — телеэлектрокардиографы — применяют при регистрации деятельности сердца у лошадей в конном спорте и некоторых физиологических исследованиях.

Электрокардиограмма. ЭКГ здоровых животных состоит из отдельных зубцов и интервалов между ними, обозначаемых буквами латинского алфавита *P*, *Q*, *R*, *S*, *T* (рис. 6, 7). Небольшой зубец *P* отражает возбуждение правого и левого предсердий. У крупного рогатого скота и лошадей он нередко имеет раздвоенную вершину, что связано с неодновременным возбуждением предсердий. Комплекс зубцов *QRS* — наибольший по амплитуде, отражает процесс возбуждения желудочков в момент их систолы. Зубец *QRS* — волна возбуждения от основания к верхушке сердца, а зубец *T* — от верхушки к основанию. Интервал от начала *P* до начала зубца *Q* показывает время проведения возбуждения от предсердий к желудочкам. Интервал *Q—T* почти совпадает с длительностью механической систолы и характеризует время возбуждения желудочков в момент систолы (рис. 8). Поскольку величины зубцов и интервалов у здоровых животных установлены точно, то по отклонениям их размеров можно судить о нарушении проведения возбуждений в том или ином отделе сердца, особенно в синусном узле. Электрокардиография — незаменимый метод физиологических и клинических исследований.

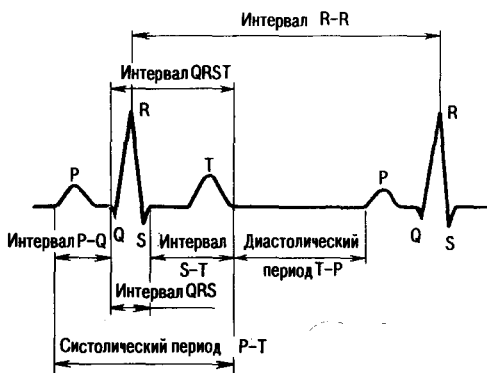
В электрофизиологии интервал



6 Схема записи электрокардиограмм в сагитальных отведениях (кружками обозначены места прикрепления электродов) (по М. П. Рошевскому)



7 Электрокардиограмма коров в сагитальных отведениях (IS, IIS, IIIS — сагитальные отведения)



8 Схема измерения интервалов ЭКГ:

петля *P* — возбуждение предсердий; *Q*, *R*, *S* — возбуждение желудочков; *R* — начальная и *T* — конечная фазы возбуждения желудочков

3. Амплитуда зубцов ЭКГ коров в сагиттальных отведениях, мВ (по А. Н. Голикову, Т. В. Ипполитовой, 1988)

Отведения	P	Q	R	S	T
	Пределы нормальных колебаний				
I	0,07—0,13	0,07—0,12	0,43—0,62	0,03—0,40 *	0,19—0,28
II	0,15—0,19	0,05—0,11	0,20—0,42	0,31—0,54	0,29—0,41
III	0,17—0,22	0,03—0,1 **	0,12—0,26	0,65—0,90	0,35—0,51

* Зубец S в I сагиттальном отведении отмечают лишь в коров 8—9-летнего возраста.

** Зубец Q в III сагиттальном отведении наблюдают у 10 % коров.

Q—T принято считать электрической систолой; механическая систола начинается несколько позже, чем электрическая. В электрокардиограмме здоровых коров интервал P—Q длится от 0,19 до 0,21 с; интервал QRS—от 0,07 до 0,08 с; интервал Q—T—от 0,35 до 0,39 с (табл. 3).

Ранее считали, что биотоки сердца плода крупных животных записать очень трудно, так как этому препятствуют околоплодные воды, имеющие значительное сопротивление.

На кафедре физиологии Московской ветеринарной академии разработана методика регистрации биотоков сердца внутриутробного плода коровы с применением отечественных электроэнцефалографов (А. П. Голиков, Р. С. Вершинина, 1974) (рис. 9). Были использованы пластинчатые электроды, которые приклеивали к коже брюшной стенки коровы с правой и левой сторон. Установлены также биоэлектрические характеристики сердечной деятельности плода и показатели его двигательной активности (И. А. Дарчиашвили, 1980).

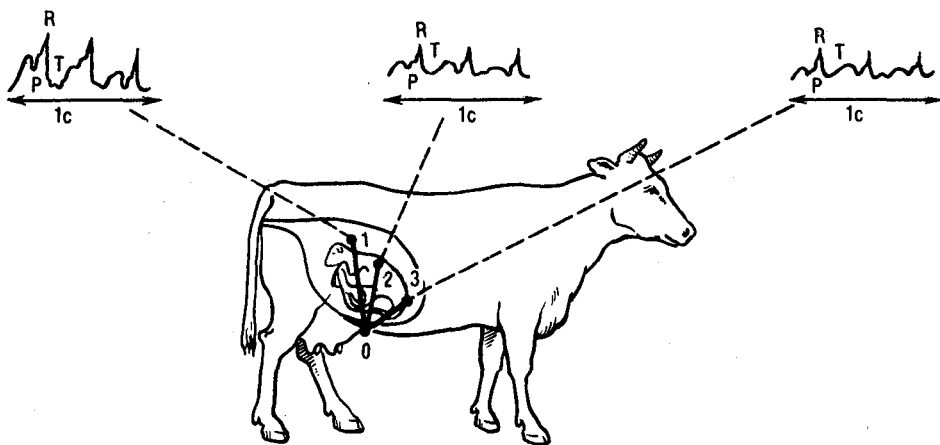
ЭКГ плода характеризуется полным комплексом зубцов, присущих взрослым животным. У 3-месячного плода хорошо различим комплекс QRS, у 4-месячного—появляется зубец P, а с 5—6-месячного возраста можно видеть все элементы электрокардиограммы. Исследование сердечной деятельности у овец и коров можно проводить с помощью фонокардиографии (Н. А. Уразаев, Т. П. Новошинов, 1973). Авторы сконструиро-

вали установку, позволяющую регистрировать тоны сердца плода и матери. В последние годы получил распространение ультразвуковой метод исследования сердца.

Вектор-электрокардиография. ВКГ характеризует векторную величину разности потенциалов, зависящую от ориентации электрического поля сердца. При возбуждении сердца в теле животного возникает электрическое поле. Образующееся поле можно представить как диполь, характеризующийся величиной и направлением результирующего вектора. Диполь сердца формируется на поверхности тела в различные моменты сердечного цикла и зависит от видовых особенностей возбуждения миокарда, а также связан с особенностями строения сердца и расположения его в грудной полости.

Таким образом, ВКГ является проекцией на плоскость двух отведений динамики результирующего вектора в течение сердечного цикла. При поражении миокарда результирующий вектор отклоняется в различных направлениях, что дает возможность диагностировать различные болезни сердца, причем этот метод имеет некоторые преимущества перед электрокардиографией.

Нормальная ВКГ состоит из трех петель (рис. 10). Петля P регистрирует динамику ЭДС предсердий. Петля QRS отражает возбуждение желудочков, петля T—угасание возбуждений (восстановление объема) желудочков. При анализе ВКГ не-



9 Схема расположения электродов для отведения биопотенциалов сердца плода:

0 — общая точка, лежащая на правой брюшной стенке; 1 — точка вентральнее маклока на 15—20 см; 2 — точка, расположенная за последним ребром на уровне линии лопатко-плечевого сустава; 3 — точка, лежащая за последним реберным хрящом по линии локтевого сустава; *вверху* — ЭКГ, соответствующая каждому отведению (*слева* — максимальная амплитуда, *справа* — минимальная амплитуда зубца, что обусловлено головным предлежанием плода) (по А. Н. Голикову и Р. С. Вершининой)

обходимо определить направление вращения луча, записывающего петлю QRS (вращение петли, направление записи ее), так как после этого можно обозначить начальное и конечное отклонение и правильно представить пространственную динамику моментального вектора. Кроме того, в норме характерны определенное направление записи петли QRS и ее величина, выраженная в миллиметрах или милливольтгах, а также наибольшая ширина, перпендикулярная максимальному вектору.

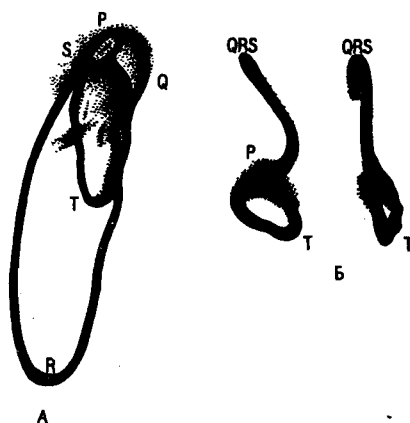
Записи делают в четырех отведениях, три из которых расположены в околосердечной области и одно — на спине. В ветеринарной практике применяют электроды-зажимы, которые надежно фиксируются и хорошо проводят биотоки сердца.

Кровоснабжение сердца. Более 10 % крови, проходящей через аорту,

поступает по коронарным сосудам в мышцы сердца. Сердечная мышца особенно чувствительна к недостатку кислорода.

Для нормальной деятельности сердца соотношение АТФ и АДФ должно быть равно 5:1. Гормоны щитовидной железы и надпочечников, а также витамины группы В поддерживают жизнедеятельность сердечной мышцы на оптимальном уровне.

Наиболее интенсивную нагрузку выполняет левый желудочек, обеспечивающий бесперебойное кровоснабжение всех органов.



10 Вектор-кардиограммы:

А — лошади и Б — коровы

Интенсивность кровотока в некоторых органах, мл в 1 мин в 100 г ткани

Надпочечник	700
Щитовидные железы	600
Почки	150
Мозг	140
Скелетная мускулатура во время работы	80—100
Скелетная мускулатура во время покоя	10—15
Кишечник	30—60
Печень	20—50

Коронарное кровообращение обеспечивается двумя сердечными артериями, отходящими от аорты в самом ее начале. Кровь поступает в сердце главным образом из левой коронарной артерии (до 80 %). Сосудистые капилляры образуют густую сеть. В сердечной мышце их в два раза больше, чем в скелетных мышцах, что указывает на исключительно интенсивный обмен веществ в сердце. Из капилляров кровь попадает в правое предсердие через венозный синус, а некоторая ее часть через сосуды Тебезия — многочисленные отверстия для венозной крови в предсердиях и желудочках. Сосуды Тебезия представляют собой систему, по которой осуществляется дополнительная циркуляция крови, питающая работающую мышцу сердца. В предсердиях человека они имеют строение вен, а в желудочках представлены в виде извитых ходов, глубоко проникающих в миокард. В случае большой физической нагрузки (у скаковых лошадей) сердце может дополнительно получать кровь через сосуды Тебезия непосредственно из желудочков. Сердечные ушки тоже имеют внутри полости, наполняющиеся кровью, что способствует кровенаполнению предсердий. Эти полости выполняют роль добавочных камер сердца.

Регуляция работы сердца. Сердце обладает в высшей степени совершенным механизмом приспособления к постоянно меняющимся условиям, в которых находится организм в данный отрезок времени. Быстрое и точное приспособление гемодинамики

к факторам среды и уровню обмена веществ в организме достигается благодаря сложным механизмам нейро-гуморальной регуляции.

Деятельность сердца регулируется нервными импульсами, поступающими к нему из центральной нервной системы по блуждающим и симпатическим нервам, а также гуморальным путем.

Между центрами блуждающего нерва и сердцем имеется двухнейронная связь. Первые нейроны расположены в продолговатом мозге, а их отростки — аксоны — в интрамуральных ганглиях сердца. Здесь образуются вторые нейроны, отростки которых идут к узлу Кис — Флека, мышечным волокнам предсердий и атрио-вентрикулярному узлу.

Симпатический нерв передает импульсы сердцу также по двухнейронной цепочке. Первые нейроны расположены в боковых рогах грудных отделов спинного мозга. Их отростки заканчиваются в шейных и грудных симпатических узлах. Особенно много нервных волокон отходит к сердцу от звездчатого ганглия, где расположены вторые нейроны.

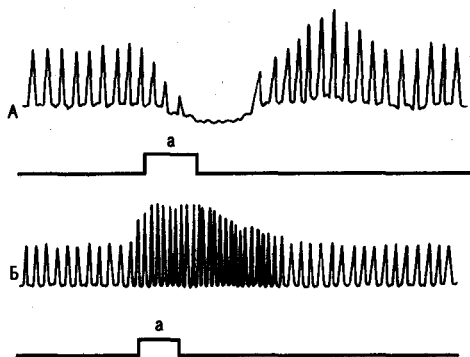
Раздражение блуждающего нерва вызывает замедление ритма биения сердца, или так называемый отрицательный *хронотропный эффект*. Одновременно уменьшается и сила сокращений (отрицательный *ионотропный эффект*), понижается возбудимость сердечной мышцы (отрицательный *батмотропный эффект*), уменьшается скорость проведения возбуждения в сердце (отрицательный *дромотропный эффект*). При сильном раздражении блуждающего нерва возможна полная остановка сердечной деятельности, однако прекратившееся вначале сокращение сердца постепенно может восстановиться, несмотря на продолжающееся раздражение. Такое явление называют *ускользанием сердца* из-под влияния блуждающего нерва. Действие блуждающего нерва на сердце

может быть подобным действию симпатических нервов, то есть ускорять ритм сердца. Это объясняется тем, что отдельные волокна блуждающего нерва, как и симпатического, по-разному действуют на работу сердца.

Влияние симпатических нервов на сердце противоположно действию блуждающих нервов. Раздражение симпатических нервов вызывает учащение биений сердца (положительный хронотропный эффект) (рис. 11). В составе симпатических нервов обнаружены специальные волокна, которые ускоряют ритм сердечных сокращений (ускорители сердца — *n.p. accelerantes Cordis*).

И. П. Павлов детально выяснил влияние симпатических нервов на сердце и доказал наличие нервных волокон, вызывающих усиление сердечных сокращений без заметного ускорения сердечного ритма. Эти нервные волокна служат усилителями сердечной деятельности (положительный ионотропный эффект). В то же время считают, что они являются и трофическими волокнами, то есть действуют на сердце путем стимуляции обмена веществ.

Трофическое действие усиливающего нерва сердца подтверждается опытами на собаках, лишенных симпатической иннервации. У таких животных сердце не способно длительное время сохранять постоянство своей массы, оно не может сберечь и восполнить запасы питательных веществ.



11 Сокращения сердца при раздражении блуждающего (А) и симпатического (Б) нервов; а — отметка раздражения

Раздражение симпатических нервов улучшает проведение возбуждений в сердце (положительный дромотропный эффект) и повышает возбудимость сердца (положительный батмотропный эффект). Эти процессы обеспечиваются спонтанной деполяризацией клеток водителя сердечного ритма, что и вызывает ускорение деятельности сердца. Одновременно увеличивается амплитуда потенциалов действия.

Влияние симпатических и блуждающих нервов на сердце имеет важное значение в приспособлении его к характеру работы, выполняемой животным. Так, если у лошади перерезать симпатический нерв, то сердце не может приспособиться к быстрому бегу. Ускорение сокращений отстает от физической нагрузки, выполняемой животными, и, как следствие, возникают серьезные нарушения в процессах кровообращения, дыхания и обмена веществ.

Гуморальная регуляция деятельности сердца осуществляется химическими активными веществами, выделяющимися в кровь и лимфу из желез внутренней секреции и при раздражении тех или других нервов. При раздражении блуждающих нервов в их окончаниях выделяется ацетилхолин, а при раздражении симпатических — норадреналин (симпатин). Из надпочечников в кровь поступает адреналин. Норадреналин и адреналин сходны по химическому составу и действию, они ускоряют и усиливают работу сердца, ацетилхолин — тормозит. Тироксин (гормон щитовидной железы) повышает чувствительность сердца к действию симпатических нервов.

Большую роль в обеспечении оптимального уровня сердечной деятельности играют электролиты крови. Повышенное содержание ионов калия угнетает деятельность сердца: уменьшается сила сокращений, замедляются ритм и проведение возбуждения по проводящей системе сердца, возможна остановка сердца

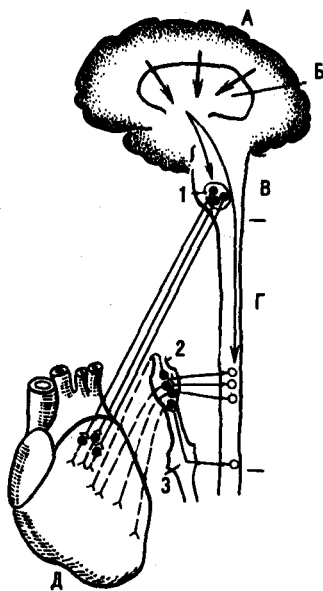
в диастоле. Ионы кальция повышают возбудимость и проводимость миокарда, усиливают сердечную деятельность.

В каждой мышечной клетке сердца постоянно работают механизмы регуляции белка, обеспечивающие сохранение ее структуры. При увеличении нагрузки на сердце, например при усиленной работе, ускоряется синтез сократительных белков миокарда, появляется гипертрофия миокарда (у спортивных лошадей). Вставочные диски, соединяющие между собой клетки миокарда, имеют различную структуру. Они обеспечивают транспорт необходимых веществ через мембрану миоцита, проводят возбуждение с клетки на клетку, выполняют механическую функцию, объединяя все клетки миокарда в функциональный синцитий. Подобный тип межклеточных взаимодействий получил название креаторных связей.

Внутриклеточные механизмы регуляции обеспечивают изменение интенсивности деятельности миокарда в соответствии с количеством крови, притекающей к сердцу. Этот механизм получил название «закон сердца» — сила сокращения миокарда пропорциональна степени исходной величины — длине мышечных волокон или степени растяжения их в момент диастолы, что обеспечивает наибольший приток крови к сердцу (*механизм Франка — Старлинга*).

Рефлекторная регуляция функций сердца обеспечивается центрами продолговатого и спинного мозга, корой полушарий (моторной и премоторной зоной), а также гипоталамической областью промежуточного мозга (рис. 12).

Ритм и сила сокращений сердца изменяются при эмоциональном возбуждении — ярости, страхе. Например, у рысаков наблюдают так называемое предстартовое состояние, проявляющееся учащением сердцебиения. Это связано с раздражением гипоталамо-гипофизарной системы



12 Рефлекторная регуляция сердца:

А — кора большого мозга; В — гипоталамус; В — продолговатый мозг; Г — спинной мозг; Д — сердце; 1 — ядра блуждающего нерва, идущего к сердцу в продолговатом мозге; 2 — звездчатый ганглий, к которому идут волокна симпатического нерва из спинного мозга; 3 — второй грудной симпатический ганглий; линии точками — постганглионарные волокна блуждающего нерва в сердце; линии пунктиром — постганглионарные симпатические волокна, идущие к сердцу; линии стрелками — влияние коры большого мозга на ядра блуждающего нерва и симпатические нервные волокна сердечной мышцы

и надпочечников, которые выделяют в кровь катехоламины.

Болевые раздражения, понижение или повышение температуры воздуха вызывают ускорение или замедление сердцебиений. Например, при механическом раздражении брюшины и кишечника остановка сердца происходит при сильных ударах по ventральной стенке живота (рефлекс Гольца); афферентные импульсы поступают по чревным нервам и через спинной мозг к ядрам блуждающих нервов, а отсюда по эфферентным путям идут к сердцу.

При усилении работы организма в условиях высокой температуры воздуха сердцебиение учащается бо-

лее резко, чем при такой же работе, но в условиях нормальной температуры. Охлаждение организма вызывает урежение ритма.

При надавливании пальцами на глазные яблоки наступает урежение сердцебиений на 10—20 ударов в минуту (рефлекс Ашнера), а если наложить лошади закрутку на правое ухо, то сердечный ритм ускоряется. Это связано с передачей возбуждения по лицевому нерву на центры симпатической нервной системы.

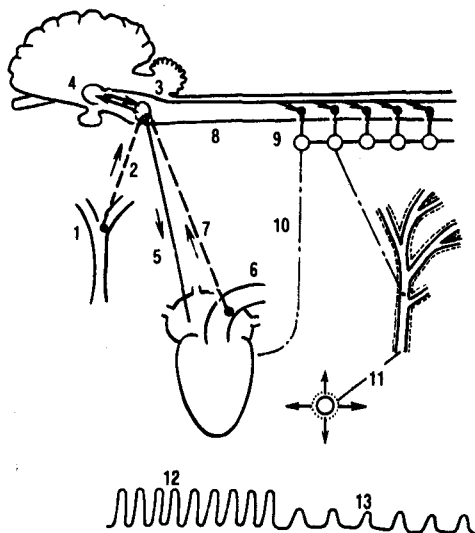
Важное значение в регуляции сердца имеют рецепторы, находящиеся в определенных участках крупных кровеносных сосудов (дуга аорты, сонные артерии, устья полых вен). Расположенные здесь барорецепторы (прессорецепторы) и хеморецепторы образуют так называемые сосудистые рефлексогенные зоны (рис. 13). Нервные окончания центrostремительных нервов, расположенные в сосудистой стенке указанных артерий и аорты, представляют собой прессорецепторы. Их естественным раздражителем является растяжение сосудистой стенки при повышении артериального давления. Возникающий в результате этого поток центrostремительных импульсов, исходящих от прессорецепторов, повышает тонус ядер блуждающих нервов, что и приводит к замедлению и ослаблению сердцебиений. Причем чем сильнее поток центrostремительных импульсов, тем больше тормозится деятельность сердца.

Гистологически доказано наличие рецепторов и в самом сердце — в миокарде, эндокарде. Их раздражение изменяет работу сердца и тонус кровеносных сосудов. В правом предсердии и у устья полых вен располагаются механорецепторы, реагирующие на растяжение, возникающее при повышении давления в полости предсердия или в полых венах. Центrostремительные импульсы от этих рецепторов обуславливают рефлекторное ускорение ритма сердца. Данные импульсы влияют и на ра-

боту других органов. Например, при повышении давления крови в левом предсердии выделение мочи почками возрастает в 2—5 раз, вследствие чего уменьшается объем циркулирующей крови, и поэтому наполнение кровью полостей сердца приходит в норму.

Хеморецепторы раздражаются гуморальным путем при изменении химического состава крови: избыток CO_2 , недостаток O_2 и ряда других веществ. В легочной артерии имеются рецепторные зоны, поэтому при повышении в ней кровяного давления сердечный ритм замедляется (*рефлекс Парина*).

В регуляции сердечного ритма имеют значение и сигналы от propriорецепторов скелетных мышц. При мышечной работе потоки био-



13 Схема рефлекторных влияний на тонус сосудов с рефлексогенных сосудистых зон:

1 — каротидный синус; 2 — каротидный нерв; 3 — центр блуждающего нерва; 4 — гипоталамус; 5 — волокна блуждающего нерва; 6 — дуга аорты; 7 — депрессорный нерв; 8 — спинной мозг; 9 — симпатическая цепочка; 10 — постганглионарные симпатические волокна; 11 — кровеносные сосуды (пунктирами и стрелками показано их расширение); 12 — график сокращений сердца до и 13 — после раздражения барорецепторов каротидного синуса и дуги аорты

токов усиливаются, что тормозит центры блуждающего нерва и ведет к учащению сердцебиений.

Влияние коры больших полушарий на деятельность сердца подтверждается многочисленными исследованиями с образованием условных рефлексов. Например, если звуковой раздражитель сочетать несколько раз с надавливанием на глазное яблоко, вызывающее замедление работы сердца, то затем этот раздражитель и без надавливания на глаз вызывает урежение сердцебиений.

СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Движение крови по кровеносным сосудам — неперемное условие жизни клеток, тканей и организма. Даже кратковременная остановка кровообращения, особенно в головном мозге, может вызвать гибель животного. Кровь циркулирует по замкнутой системе сосудов в направлении артерия — вена. При движении по сосудистой системе кровь проходит по сложному пути — большому и малому кругу кровообращения. *Большой круг кровообращения* начинается от левого желудочка сердца аортой, которая дает разветвления, переходящие в артериолы, капилляры и вены всего тела, и заканчивается двумя большими венами, впадающими в правое предсердие. *Малый круг кровообращения* начинается от правого желудочка легочной артерией, которая, разветвляясь, переходит в капилляры легких и заканчивается легочными венами, впадающими в левое предсердие (рис. 14).

При расслаблении предсердий, то есть во время диастолы, их полости наполняются кровью (левое — артериальной, а правое — венозной). В момент систолы предсердий кровь из них изгоняется в полости желудочков, а в момент систолы желудочков она поступает в аортальную систему: легочную артерию и аорту. Легочная артерия — единственная

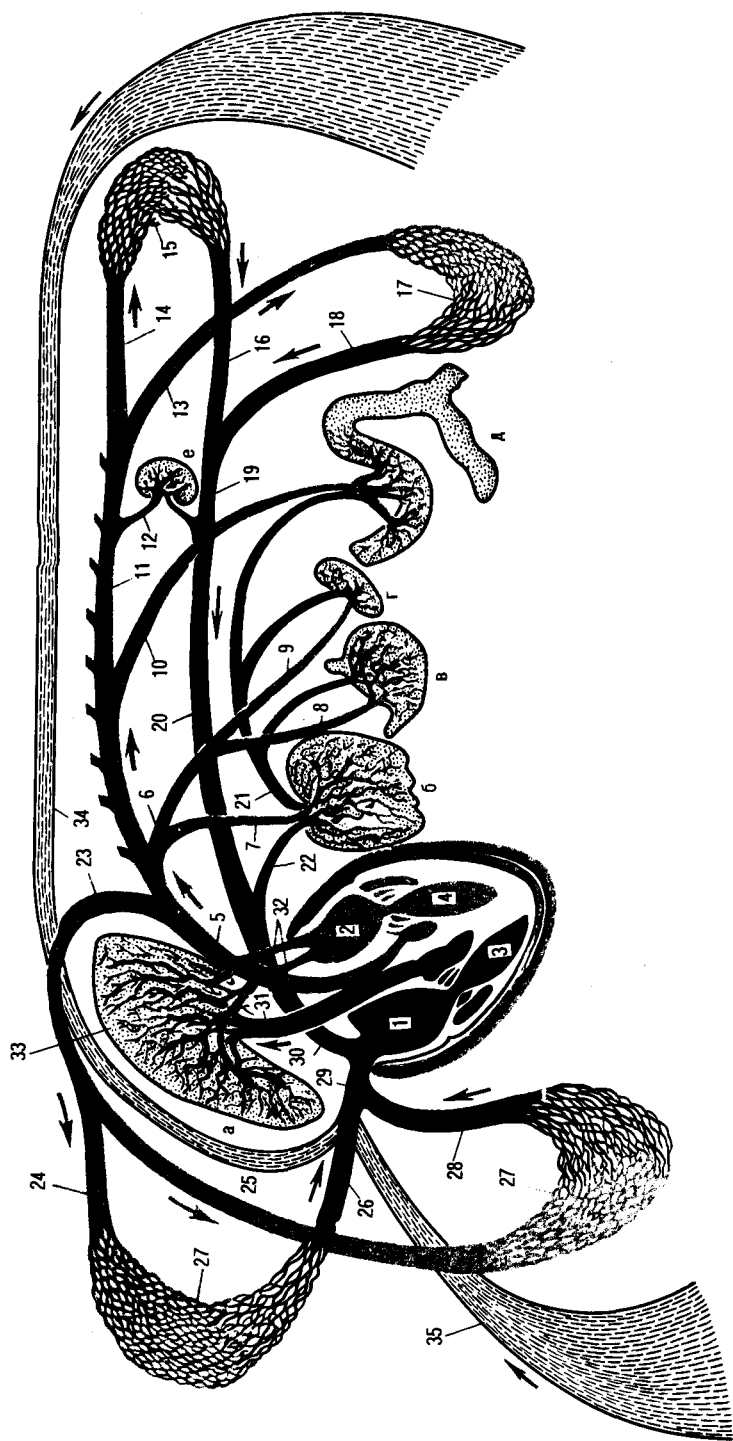
артерия в организме, по которой течет венозная кровь из правого желудочка в легкие, а легочная вена — единственная, по которой течет обогащенная кислородом артериальная кровь из легких в левое предсердие.

Кровеносные сосуды. Артерии подразделяют на два вида: артерии эластического типа (аорта, легочная артерия), у которых в средней оболочке преобладают эластические волокна, и артерии мышечного типа — все остальные артерии, обеспечивающие органы и ткани артериальной кровью. Вены по строению сходны с артериями, но их средняя оболочка значительно тоньше, и они имеют клапаны, препятствующие обратному току венозной крови. Стенки капилляров состоят из одного слоя эпителия и звездчатых клеток Руже, выполняющих сократительные функции.

Движение крови по кровеносным сосудам осуществляется в соответствии с законами гидравлики и гидродинамики. Учение о движении крови (гемодинамика) основано на физических явлениях движения жидкостей в замкнутых сосудах. Гемодинамика определяется двумя силами: давлением, под которым жидкость движется, и сопротивлением, которое испытывает жидкость вследствие своей вязкости, трения о стенки трубки и вихревых движений. Движущей силой крови служит разность давлений, возникающая в начале и в конце трубки. Отношение разности давлений к возникающему при этом сопротивлению определяет объем жидкости, протекающей по кровеносному сосуду в единицу времени. Эту зависимость можно выразить формулами

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

где Q — объем жидкости; $P_1 - P_2$ — разность давлений в начале и в конце трубки; R — сопротивление потоку.



14) Схема крово- и лимфообращения:

1 — правое и 2 — левое предсердия; 3 — правый и 4 — левый желудочки; 5 — аорта; 6 — чревная артерия; 7 — артерия печени; 8 — артерия желудка; 9 — артерия селезенки; 10 — передняя брюшная артерия; 11 — грудная и брюшная аорты; 12 — почечная артерия; 13 — артериальные сосуды задних конечностей; 14 — артерии половых органов, прямой кишки, крупа и хвоста;

15 — капилляры; 16 — венозные сосуды пищеварительных органов, прямой кишки, желудка и хвоста; 17 — капилляры и 18 — венозные сосуды задних конечностей; 19—20 — задняя полая вена; 21 — воротная вена; 22 — печеночные вены; 23 — артериальные сосуды головы, шеи и передних конечностей; 24 — артериальные сосуды головы и шеи; 25 — артериальные сосуды передних конечностей; 26 — вены головы и шеи; 27

капилляры; 28 — вены передних конечностей; 29 — передняя полая и 30 — задняя полая вены (большой круг кровообращения); 31 — легочная артерия; 32 — легочные вены; 33 — легочные артерии (малый круг кровообращения); 34 — грудной лимфатический проток; 35 — шейный отдел лимфатического протока; а — легкие; б — печень; в — желудок; г — селезенка; д — кишечник; е — почки

Эти уравнения позволяют сделать важные расчеты по гемодинамике. С их помощью можно определить периферическое сопротивление движению крови в кровеносных сосудах малого и большого круга кровообращения. Для этого нужно знать величины давления в начале и в конце каждого из кругов кровообращения и объем крови, которая поступила из желудочков сердца в сосудистую систему и возвратилась к предсердиям.

Объем крови, протекающей за единицу времени через аорту или полую вену и через легочную артерию или легочные вены, одинаков. Количество крови, оттекающей от сердца (в норме), соответствует притоку ее к сердцу (так называемый венозный возврат). Если нарушается один из клапанов (недостаточность митрального отверстия или клапанов аорты), то гемодинамика нарушается.

В движении крови имеет значение эластичность сосудистых стенок. Хорошо выраженные упругие свойства аорты и артерий обеспечивают непрерывный ток крови по всей сосудистой системе.

Во время систолы сердце развивает кинетическую энергию, которая расходуется на выброс крови и растяжение аорты и превращается в энергию эластического напряжения артериальных стенок. Сила эластического напряжения сосудов поддерживает кровоток во время диастолы.

Электрокинетические явления в движении крови обуславливают возникновение заряда между внутренней и наружной поверхностями сосуда. Эта разность потенциалов тем больше, чем выше скорость движения крови. Движение крови ускоряет проникновение положительно заряженных ионов, особенно кальция, из просвета сосуда в сосудистую стенку (В. А. Говырин).

Артериальный пульс. При сокращении желудочков возникают ритмические колебания артериальных

стенок, вызванные систолическим повышением давления в артериях. Эти ритмические колебания артериальных сосудов называют артериальным пульсом.

Пульсовая волна образуется в момент повышения давления в аорте, что по времени соответствует изгнанию крови из желудочков. Она распространяется со скоростью 5—8, а в периферических артериях — 6—12 м/с. Пульсацию артерий можно ощутить прикосновением к любой доступной артерии: у лошадей — к наружной подчелюстной, у коров — к лицевой, у мелких животных — к бедренной и пальцевой артериям. У крупного рогатого скота и лошадей пульс хорошо прощупывается на хвостовой артерии. На эту артерию легко наложить манжетку для исследования артериального давления.

Регистрацию пульса у животных осуществляют графически (сфигмография) или более точными электронными приборами — пульсотаксметрами, а также радиотелеметрическими способами. Пульсовая кривая характеризуется двумя основными коленами: подъемом кривой (анакрота) и ее спуском (катакрота). Подъем пульсовой волны обусловлен повышением артериального давления и соответствующим ему расширением сосудистой стенки. В момент спуска кривой появляется вторичный, или дикротический подъем и образуется так называемая инцизура, или выемка. Она возникает вследствие обратного тока крови по крупным артериям назад к левому желудочку, но полулунный клапан аорты в этот момент уже закрыт. Кровь отражается от него, вызывая вторичное растяжение сосудистой стенки.

Чем более растяжима стенка и чем выше вязкость крови, тем медленнее распространяется и тем быстрее ослабевает пульсовая волна. Так, у нижнего конца брюшной аорты уже нет дикротического подъема. Ско-

рость пульсовой волны возрастает при уменьшении растяжимости артерий (на почве гипертонии, склероза сосудов).

Венный пульс. Его регистрируют в крупных, близко расположенных к сердцу венах (полые и яремные вены). Он образуется вследствие затрудненного оттока крови из вен к сердцу во время систолы предсердий и желудочков. В момент систолы желудочков давление внутри вен повышается, и происходит колебание их стенок. Эти колебательные движения у крупных животных можно наблюдать и зарегистрировать (флебография).

На флебограмме отмечают три зубца. Один зубец возникает в результате систолы предсердий, другой — обусловлен толчком сонной артерии, лежащей рядом с яремной веной, пологий зубец связан с расширением стенки вены. **Венный пульс** имеет диагностическое значение при некоторых болезнях сердца.

Давление крови. В артериях оно зависит от объема крови, поступающей из сердца, и от сопротивления оттоку крови в мелких артериях, артериолах и капиллярах. При вливании животному крови в артерию кровяное давление будет постепенно увеличиваться, что связано с увеличением минутного объема крови, и наоборот, уменьшение данного объема, например при кровопотере, приведет к снижению артериального давления.

По мере удаления артерий от сердца давление в них снижается. Это объясняется тем, что часть энергии расходуется на преодоление сопротивления оттоку крови через всю сосудистую систему организма, причем по мере продвижения крови через артериолы и капилляры к вены капиллярам давление постепенно падает до 10—15 мм рт. ст.

Кровяное давление измеряют манометрами или кровяным способом (в эксперименте). Определение кровяного давления манометрами основано на исследовании пульса или выслушивании сосудистых тонов (звуковой

метод Н. С. Короткова), возникающих при наложении на предплечье манжетки, в которую накачивают воздух. В несдавленной артерии звуки обычно отсутствуют. Если сдавить ее с помощью накачанной манжетки, а затем постепенно выпускать воздух, то в момент, когда давление в манжетке станет чуть ниже систолического, появится дующий звук, что укажет на уровень максимального, или систолического, давления. Исчезновение звука будет соответствовать минимальному давлению. Давление можно измерить с помощью манжетки, наложенной у основания хвоста, прощупывая пульс ниже ее. Для этого из накачанной манжетки постепенно выпускают воздух; показания манометра в момент возникновения пульса ниже манжетки будут соответствовать величине систолического давления в артерии.

Более точные результаты получают при измерении давления крови прибором — электронным измерителем давления (ЭИД-1). Кровяное давление можно зарегистрировать и с помощью ртутного манометра с графической записью.

Подъем кровяного давления в артериях вследствие систолы желудочков характеризует *максимальное*, или *систолическое*, давление. Спад давления во время диастолы соответствует *диастолическому* давлению, или *минимальному*. Разность между систолическим и диастолическим давлением (амплитуда колебаний давления), называется *пульсовым давлением*. Оно пропорционально количеству крови, выбрасываемой при систоле, и характеризует величину систолического объема. Эти три величины — максимальное, минимальное и пульсовое давление крови — важные показатели физиологического состояния всей сердечно-сосудистой системы и деятельности сердца в данный период времени (табл. 4).

4. Средние показатели систолического и диастолического давления у животных, мм рт. ст.

Животные	Артерии	Виды давления		
		систолическое	диастолическое	пульсовое
Лошадь	Запястная	172	123	49
Собака	Бедренная	150	90	60
Корова	Хвостовая	98—128	69—99	29
Свинья	Запястная	139	99	40
Овца	Бедренная	151	114	37

Величина кровяного давления зависит от возраста. У коров 2—5 лет систолическое давление в хвостовой артерии составляет 107—120 мм рт. ст., в возрасте 8—12 лет при тех же условиях — 123—128 мм рт. ст. У стельных коров кровяное давление иногда повышается до 230 мм рт. ст., что неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности плода, который может родиться в состоянии асфиксии (Р. С. Вершинина, 1974).

У свиней в возрасте до 2 лет систолическое давление на хвостовой артерии составляет в среднем 133 мм рт. ст., у свиней 4—5 лет оно увеличивается до 153, а у более старых животных — до 164 мм рт. ст.

У мелких животных систолическое и диастолическое давление находится приблизительно в тех же параметрах, что и у крупных животных. Например, у канареек, крыс и голубей систолическое давление колеблется в пределах 135—220, а диастолическое — 154—138 мм рт. ст.

Падение артериального давления может произойти вследствие уменьшения возврата крови к сердцу и, следовательно, снижения минутного объема крови, выбрасываемой сердцем. Это происходит при расширении капиллярного и венозного русла и скоплении в них крови. Повышение содержания CO_2 в крови вызывает падение давления крови приблизительно на 20 мм рт. ст.

Физическая работа способствует увеличению артериального давления преимущественно за счет усиления работы сердца. Систематическая физическая тренировка приводит к устойчивому повышению артериального давления. Снижение температуры воздуха также сопровождается повышением артериального давления вследствие сужения сосудов кожи. Давление крови увеличивается с возрастом, что связано с потерей эластичности кровеносных сосудов.

Давление крови в венах, расположенных в грудной полости, почти равно атмосферному и зависит от

фазы дыхания. В венах, лежащих за пределами грудной полости, давление равно 3—10 мм рт. ст. У собак венозное давление в правой яремной вене составляет 0,1 мм рт. ст., а в левой — 0,5, в передней полых венах — 3, плечевой вене — 3,9, лицевой вене — 5,1, вене Сафена — 7,4 мм рт. ст. В больших венах оно на 2—6 мм рт. ст. ниже атмосферного давления (отрицательное давление).

Низкое давление в венах не может служить силой, обеспечивающей гемодинамику, поэтому здесь действуют другие факторы: присасывающее влияние грудной клетки, когда при вдохе расширяются легкие и одновременно крупные полые вены; сокращения мускулов, выжимающие кровь из вен; клапаны вен, способствующие одностороннему кровотоку к сердцу. Воздействие дыхательных движений на венозное кровообращение называют *дыхательным насосом*.

Скорость кровотока. В различных сосудах скорость кровотока неодинакова, что связано с суммой диаметров всех вен и артерий. *Линейная скорость кровотока* — путь, пройденный частицей крови в 1 с, — возрастает от периферии к сердцу. У лошади время полного кругооборота крови составляет 40 с, у свиней и коз — 13, у кроликов — 8 с. Скорость кровотока в капиллярах примерно в 2—3 раза ниже, чем в артериях, что связано с суммарной величиной диаметров всех капилляров. Общий их диаметр в 600—800 раз больше, чем аорты, поэтому скорость движения крови в капиллярах значительно меньше — до 0,3—0,5 мм/с. Суммарная величина диаметров всех вен приближается к диаметру аорты, в результате этого скорость движения крови в венах вновь возрастает.

Наряду с линейной скоростью нужно учитывать еще и объемную скорость кровотока, или *величину кровотока*. Она зависит от того, насколько развита сосудистая сеть в

данном органе, и от работы этого органа. Скорость кровотока можно определять с помощью веществ, непосредственно вводимых в кровь (цититон), или более точным ультразвуковым способом. Для этого к артерии на небольшом расстоянии прикладывают две маленькие металлические пластинки, которые преобразуют механические колебания в электрические, и наоборот — электрические в механические. Этим способом по показаниям прибора вычисляют скорость кровотока.

Скорость кровотока в периферических венах среднего калибра составляет 7—14 см/с, в полых венах несколько больше — 20 см/с. В артериях скорость кровотока больше, чем в венах, и составляет 30—44 см/с, в момент изгнания крови из сердца — 1, падая к концу диастолы до 0 см/с.

В организме сельскохозяйственных животных насчитывают много миллиардов капилляров. Длина каждого капилляра — 0,3—0,7 мм, диаметр — 6—8 мкм. Величина, форма и число капилляров в разных органах неодинаковы, что связано с особенностями структуры и функции органов. Чем выше уровень обмена веществ в ткани, тем больше в ней капилляров. В сером веществе мозга сеть капилляров более густая, чем в белом.

Капилляры подразделяют на две группы: первые — магистральные — образуют кратчайший путь между артериолами и венулами, вторые представляют собой боковые ответвления от магистральных капилляров и образуют капиллярные сети. Имеются также капилляры, которые содержат только плазму, — плазматические. Скорость кровотока в магистральных капиллярах выше, чем в капиллярной сети. Они выполняют важную роль в распределении крови в капиллярной сети, обеспечивая микроциркуляцию.

В покое в тканях кровь течет по всем капиллярам. Приблизитель-

но $\frac{1}{3}$ их полностью (временно) выключена из кровообращения. Во время интенсивной работы органов, например при сокращении мышц, секречии желез, вследствие усиления обмена веществ, число функционирующих капилляров возрастает.

В некоторых участках кожи, почках, легких имеются непосредственные соединения артериол и вен. Такие соединения называют *артерио-венозными анастомозами*. Они играют важную роль в регуляции капиллярного кровообращения. В обычных условиях артерио-венозные анастомозы закрыты и кровь течет через капиллярную сеть. При повышении или понижении внешней температуры артерио-венозные анастомозы открываются, в результате чего кровь непосредственно поступает из артериол в вену. Таким образом предотвращается перегревание или охлаждение организма.

Непрерывный кровоток в капиллярах обуславливает разницу в давлении в начале артериол и в конце их, при переходе в вены. На артериальном конце капилляров давление равно 30—35, а на венозном — 15 мм рт. ст. При расширении приводящих артерий давление в капиллярах повышается, а при их сужении — понижается.

Распределение циркулирующей крови и кровяное депо. В период физической нагрузки на ту или другую систему организма или при усилении физиологических функций органов происходит перераспределение крови. Оно возникает и при влиянии на организм высокой или низкой температуры воздуха. Например, в процессе пищеварения усиливается приток крови к внутренним органам и одновременно уменьшается кровообращение в мышцах и коже. При беременности усиливается плацентарное кровообращение. Физическая работа ведет к сужению сосудов пищеварительного тракта и к усилению притока крови к мышцам.

Значительная часть крови в орга-

низме (до 45—50 %) находится в так называемых кровяных депо — в печени, селезенке, легких, подкожных сосудистых сплетениях, где движение ее резко замедляется. Так, в печени она перемещается в 10—20 раз медленнее, чем в других сосудах, а в селезенке может быть почти полностью выключена из кровообращения. Резервуарная функция селезенки осуществляется с помощью специальной структуры сосудов, особенно венозных синусов, имеющих сфинктеры. При расслаблении последних кровь из них свободно переходит в вены. Кровь селезенки содержит больше эритроцитов и на 15—18 % больше гемоглобина, чем кровь других органов, поэтому поступление крови из селезенки способствует повышению транспорта кислорода.

Важную роль в качестве депо крови играет печень. В стенках крупных печеночных вен имеются сфинктеры, которые, сокращаясь, суживают устье вен, что препятствует току крови от печени. В результате этого кровь задерживается в печени. Кровь в этом случае не выключается из циркуляции, как в селезенке, но ее движение замедляется.

Регуляция кровообращения. Механизм регуляции кровообращения связан с изменением диаметра кровеносных сосудов. Тонус кровеносных сосудов постоянно регулируется вегетативной нервной системой. Артерии и артериолы имеют сосудосуживающие нервные волокна — *вазоконстрикторы*, относящиеся к симпатической нервной системе, и сосудорасширяющие — *вазодилататоры*, принадлежащие к парасимпатической нервной системе. Влияние симпатических нервов распространяется на сосуды внутренних органов, за исключением сердца.

Сосудосуживающее действие обусловлено тем, что по симпатическому нерву к кровеносным сосудам поступают нервные импульсы, которые поддерживают их стенки в состоянии

некоторого напряжения (тонуса). Если симпатический нерв перерезать, то поток импульсов прекратится и сосуды расширятся. У сельскохозяйственных животных расширение сосудов уха наблюдали в течение длительного времени (до двух лет), причем при болевых раздражениях оно усиливалось (А. Н. Голиков, 1961).

Расширение сосудов происходит при раздражении задних корешков спинного мозга, в которых проходят парасимпатические нервные волокна, однако вазодилататоры, по-видимому, играют второстепенную роль в регуляции тонуса сосудов.

Сосудодвигательные центры расположены в продолговатом мозге на дне IV мозгового желудочка. Центр имеет два отдела: прессорный и депрессорный. Раздражение первого отдела вызывает сужение артерий и подъем кровяного давления, раздражение второго — расширение артерий и соответственное падение давления. *Сосудодвигательный центр* находится в состоянии постоянного возбуждения, что обеспечивает тонус сосудистой системы в целом.

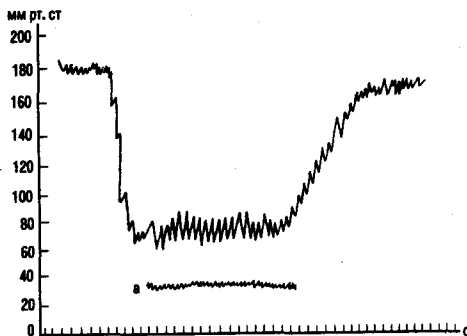
Функция сосудодвигательного центра осуществляется рефлекторным и гуморальным путем. Как уже упоминалось, артерии и артериолы находятся в состоянии определенного тонуса, обуславливающего степень их сужения. Этот артериальный тонус, в свою очередь, определяется тонусом сосудодвигательного центра, получающего импульсы с периферии от рецепторов, расположенных в различных органах и тканях, особенно в стенке дуги аорты, в сердце, сонных артериях и др. Важное значение имеют прессорбарорецепторы, расположенные в дуге аорты и в области разветвления сонной артерии на внутреннюю и наружную (каротидный синус). Места расположения прессорецепторов, регулирующих кровообращение и давление крови, называют *сосудистыми рефлексогенными зонами*. Посредством специальных нервов они связаны

с сосудодвигательным центром. Так, рецепторы аорты передают сигналы депрессорному нерву, проходящему в составе блуждающего нерва, рецепторы сонных артерий — синокаротидному нерву Геринга, вступающему в мозг в составе языкоглоточного нерва.

Раздражение *депрессорного нерва* вызывает рефлекторное повышение тонуса центра блуждающего нерва, одновременно снижается тонус сосудосуживающего центра, и кровяное давление падает, замедляется сердечная деятельность, расширяются сосуды внутренних органов.

Роль рефлексогенной зоны сонной артерии (каротидного синуса) в регуляции кровяного давления доказывает следующий опыт. Если пережать сонную артерию ниже места ее деления на наружную и внутреннюю, то произойдет быстрое ее кровенаполнение, вследствие чего возбуждятся рецепторы и сигнал поступит в сосудодвигательный центр. Ответная реакция центра выразится понижением артериального давления. Это обусловлено тем, что импульсы из рецепторного поля сонной артерии вызывают рефлекторное понижение тонуса сосудосуживающего центра и повышение тонуса ядра блуждающего нерва, вследствие этого сердечная деятельность замедляется, сосуды расширяются и артериальное давление быстро падает (депрессорный эффект) (рис. 15).

Обе указанные рефлексогенные зоны имеют важное значение в регуляции постоянства артериального давления, в нормальном состоянии они препятствуют его повышению. Это дало основание называть сосудистые рефлексогенные зоны «обуздывателями кровяного давления». Снижение артериального давления, например при кровопотере, слабости сердца, ведет к уменьшению раздражения прессорецепторов, поэтому ослабевает и «обуздывающее» действие сосудодвигательного центра. Наряду с сосудистыми барорецепторами



15 Резкое падение артериального давления при раздражении прессорецепторов каротидного синуса у собаки (депрессорный эффект):

а — отметка раздражения прессорецепторов

имеются еще хеморецепторы, чувствительные к изменениям химического состава крови. Они расположены в восходящей части аорты (аортальное тельце) и в сонных артериях (каротидное тельце), а также в сосудах сердца, селезенки, надпочечников, почек. Эти рецепторы высокочувствительны к изменениям CO_2 и кислорода в крови, окиси углерода, цианидам, никотину и другим веществам. Раздражение хеморецепторов передается сосудодвигательному центру, повышая его тонус. В результате этого быстро суживаются сосуды, повышается кровяное давление и возбуждается центр дыхания. Следовательно, раздражение хеморецепторов вызывает сосудистые рефлексы прессорного характера.

Сосудистые рефлексы могут возникать в результате воздействия разных раздражителей: электротока, холода и тепла, радиации и других физических факторов.

В функциональном отношении сосудодвигательный центр подчинен влиянию коры полушарий и других отделов головного мозга (сигмовидная извилина, премоторная зона). Это влияние можно видеть при эмоциональном возбуждении животных, сопровождающемся повышением артериального давления. Образование

условных рефлексов на изменение тонуса кровеносных сосудов подтверждает правильность выводов о влиянии коры полушарий мозга на функцию сосудодвигательного центра.

Некоторые биологически активные вещества (гормоны, медиаторы) обладают сосудосуживающим и сосудорасширяющим действием. Гормоны надпочечников адреналин и норадреналин, гормон задней доли гипофиза (АДГ) вызывают сужение артерий и артериол органов брюшной полости и легких. Однако сосуды мозга и сердца реагируют на эти вещества расширением, что способствует улучшению питания сердечной мышцы и тканей мозга. В слизистой оболочке кишечника, в мозге при распаде кровяных пластинок образуется серотонин, обладающий сосудосуживающим действием; он препятствует кровотечению в этих органах в случае повреждения ткани.

В почках вырабатывается особое сосудосуживающее вещество — ренин. Этот фермент самостоятельно не вызывает сужения сосудов, но, поступая в кровь, активирует глобулин плазмы — гипертензиноген, превращая его в активное сосудосуживающее вещество — гипертензин, который сужает сосуды, в результате чего давление крови повышается. При нормальном кровообращении в почках образуется сравнительно мало ренина, но при ограниченном притоке крови или падении кровяного давления вырабатывается значительное количество.

Способностью расширять сосуды обладают: гистамин, ацетилхолин, простагландины, аденозинтрифосфорная кислота, брадикинин и др. Брадикинин — очень активное сосудорасширяющее вещество, образующееся в тканях здорового организма. В состоянии физиологического покоя гормоны, расширяющие сосуды, циркулируют в крови в небольшом количестве, но, если необходимо снизить кровяное давление,

например при повышенной физической нагрузке, они в большом количестве поступают в кровь, вызывая депрессорный эффект.

Нервная и гуморальная регуляции кровообращения тесно связаны. Например, адреналин при раздражении симпатической нервной системы прекращает действие вследствие выделения в кровь аминоксидазы, разрушающей фермент.

ОСОБЕННОСТИ КРОВООБРАЩЕНИЯ В НЕКОТОРЫХ ОРГАНАХ

Кровообращение в сердце. Кровообращение в венечных сосудах сердца происходит преимущественно во время диастолы. В момент систолического напряжения желудочков сердечная мышца сдавливает расположенные в ней сосуды, поэтому кровоток ослабевает. При экспериментальном сужении просвета венечных артерий путем наложения лигатуры резко ослабевает сердечная деятельность, нарушается ритм, возможна даже внезапная остановка сердца. Закупорка только одной венечной артерии тромбом ведет к серьезным нарушениям кровоснабжения и питания миокарда (инфаркт).

Ток коронарного кровообращения может изменяться в зависимости от давления в аорте. Расширение артерий происходит при раздражении ветвей симпатического нерва, иннервирующих коронарные сосуды. Эмоции могут вызывать усиление или ослабление кровотока. Например, в эксперименте коронарное кровообращение у собаки значительно усиливалось при появлении кошки.

Кровообращение в мозге. Мозг получает кровь от артерий, радиально отходящих от мягкой оболочки мозга, в них кровь поступает от вализова круга. Между артериями и венами анастомозов нет, капилляры находятся в открытом состоянии. Оттекающая от мозга кровь поступает в вены, образующие синусы

в твердой мозговой оболочке. Особенность кровообращения в мозге — непрерывность кровотока, обеспечивающая постоянный транспорт кислорода к нейронам. Последние погибают уже через 5—6 мин при отсутствии поступления кислорода. Прекращение притока крови к мозгу вызывает постепенное исчезновение биоэлектрических колебаний коры полушарий, что свидетельствует о прекращении движения ионов Na^+ и K^+ через клеточные мембраны.

Легочное кровообращение. Циркуляция крови в легких обеспечивается как малым (через легочную артерию), так и большим (бронхиальные артерии) кругом кровообращения, но газообмен между венозной кровью и кислородом, поступающим в легкие, осуществляется только за счет малого круга. Эритроциты проходят через легкие приблизительно за 6 с, находясь в легочных капиллярах, где происходит газообмен, в течение 0,7 с. У взрослых животных количество крови, проходящей по бронхиальным сосудам, по сравнению с объемом крови в легочных артериях, очень невелико и составляет 1—2 % минутного объема кровотока. Емкость сосудистого русла легких может уменьшаться и увеличиваться, вследствие эластичности легочной ткани значительно растягиваться. Поэтому кровенаполнение легких изменяется в пределах 10—25 % к общему объему крови, легкие служат одним из кровяных депо организма.

Кровообращение в печени. Оно связано с процессами пищеварения и выполнения барьерной функции. Воротная вена печени распадается на сеть капилляров, которые, объединяясь и сливаясь, образуют печеночные вены, поэтому кровь, поступающая в печень через воротную вену, дважды проходит через капилляры. Такое строение капиллярной системы обеспечивает прохождение всей массы крови через печеночные клетки и освобождение ее от ядо-

витых продуктов обмена (индола, скатола, фенола). Если кровь из воротной вены направить непосредственно в полую вену (минуя печень), произойдет отравление организма со смертельным исходом. Такой опыт на собаках был впервые поставлен в 1877 г. Н. В. Экком.

Кровообращение в селезенке. На концевых веточках капилляров селезенки расположены кисточки, заканчивающиеся слепыми расширениями с отверстиями. Через эти отверстия кровь переходит в пульпу, а оттуда в синусы, имеющие отверстия в стенках. Селезенка, как губка, может впитывать большое количество крови. Кровь селезенки содержит больше эритроцитов и на 15 % больше гемоглобина, чем кровь, циркулирующая в сосудах, поэтому поступление крови из селезенки способствует повышению транспорта кислорода.

Последствия прекращения кровообращения. Нарушение функции, а затем и гибель ткани после прекращения кровообращения обусловлены прекращением притока кислорода и токсическим действием на ткани накапливающихся в них продуктов распада. Сократительная функция скелетных мышц исчезает через 20—30 мин после прекращения кровотока, но необратимые изменения в ткани начинаются значительно позднее — через 2 ч. Изолированное сердце можно оживить через 70—90 ч после смерти животного, если пропустить через сосуды или желудочки сердца теплый раствор Тироде или дефибринированную кровь.

Наиболее дифференцированные ткани сразу перестают функционировать при остром нарушении кровоснабжения (сетчатка глаза). Клетки мозговой коры при остановке кровообращения начинают гибнуть через 5—6 мин. Если у собак через 12—15 мин после прекращения кровообращения восстановить работу сердца, то функция спинного мозга восстанавливается, но их поведение

становится таким же, как у собак с удаленной корой полушарий мозга.

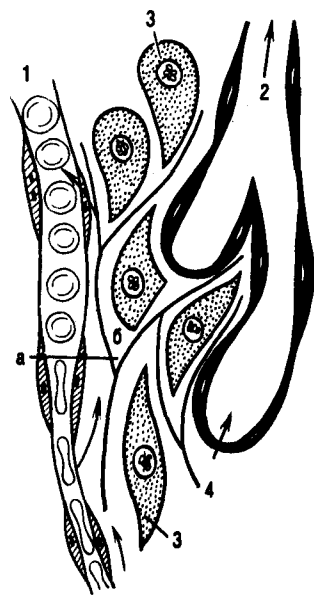
ЛИМФА И ЛИМФООБРАЩЕНИЕ

В организме наряду с кровеносными сосудами имеется еще система лимфатических сосудов, по которым возвращается в кровь тканевая жидкость (рис. 16). Всосавшаяся в лимфатические сосуды тканевая жидкость называется лимфой. Важнейшая функция ее — возврат белков из тканевых пространств в кровь, участие в перераспределении воды в организме, молокообразовании, пищеварении и обмене веществ.

Лимфатическая система. Она состоит из лимфатических сосудов, лимфатических узлов, грудного и шейного протоков. Грудной лимфатический проток — основной коллектор, доставляющий лимфу в венозное русло. На уровне 4—5-го грудных позвонков расположены боковые сети лимфатических сосудов, а его шейный отдел представлен несколькими стволами, сливающимися у крупного рогатого скота с наружной и внутренней яремными венами или с одной из них. Грудной отдел лимфатического протока имеет анастомозы с краниальными средостенными лимфатическими узлами (К. А. Петраков, 1983). Из межтканевых пространств лимфа собирается в лимфатические сосуды, затем проходит систему регионарных лимфатических узлов, поступает в грудной и шейный лимфатические протоки и наконец в полые вены, смешиваясь в правом предсердии с венозной кровью.

В тканях находится разветвленная сеть замкнутых лимфатических капилляров, стенки которых обладают очень высокой проницаемостью, через них могут проходить коллоидные растворы и взвеси. Лимфатические капилляры объединяются в мелкие лимфатические сосуды. Стенки их подобны стенкам мелких вен, но только более тонкие.

Крупные лимфатические сосуды



16 Схема связи кровеносных и лимфатических капилляров:

1 — кровеносный капилляр; а — б — переход артериального капилляра в венозный; 2 — лимфатический капилляр; 3 — клетки; 4 — волокна соединительной ткани (по Д. А. Жданову)

имеют клапаны и веточки симпатических нервов, раздражение последних вызывает сокращение сосудов. Лимфатические сосуды — это как бы дренажная система, удаляющая избыток тканевой, или интерстициальной, жидкости, находящейся в органах. Оттекающая от тканей лимфа поступает в биологические фильтры — лимфатические узлы, они задерживают и частично обезвреживают различные вещества и бактерии.

Чужеродные частицы поступают в лимфатическую, а не в кровеносную систему, потому что лимфатические капилляры имеют более проницаемые стенки. Фильтрация в лимфатических узлах осуществляется как механически, так и благодаря фагоцитарной активности их ретикулоэндотелиальных клеток. В легочных лимфатических сосудах, например у животных, живущих в больших городах, а также у лошадей, работающих на пыль-

ных дорогах или в каменоломнях, обнаруживают большое количество частиц пыли («пыльные легкие»). Лимфатические узлы служат местом образования лимфоцитов, и лимфа, выходящая из узлов, обогащается данными форменными элементами.

Состав и свойства лимфы. Лимфа образуется из крови, поэтому ее химический состав близок к составу плазмы крови, но в разных отделах лимфатической системы он неодинаков (табл. 5).

5. Состав лимфы, %

Вещества	Плазма крови	Лимфа шейного ствола	Лимфа грудного протока
Белок	8	2	4
Натрий	0,32	0,33	0,33
Калий	0,02	0,023	0,024
Глюкоза	0,12	0,12	0,13
Небелковый азот	0,032	0,034	0,029
Фибриноген	0,4	—	0,04

Лимфа, взятая из лимфатических протоков во время голодания или после приема нежирной пищи, бесцветная, почти прозрачная, с плотностью около 1,015. В ней содержатся белки, небелковые азотистые вещества, глюкоза, соли, гормоны, ферменты, витамины и антитела. Состав белков такой же, как в плазме крови, но количество их меньше. Наиболее низкое содержание белков в лимфе, оттекающей от конечностей (1—2 %), кожи, мышц. Стенки лимфатических капилляров в них менее проницаемы. Наибольшим содержанием белков отличается лимфа печени (в среднем 5,3 %).

Вследствие меньшего содержания белков в лимфе вязкость и плотность ее ниже, чем плазмы крови. Лимфа имеет несколько более высокую концентрацию хлоридов и бикарбонатов, чем плазма крови. Реакция ее щелочная, рН немного выше, чем у плазмы крови.

Состав лимфы в органах зависит от их функционального состояния. Так, лимфа сосудов кишечника, а

также лимфатического грудного протока после приема корма, богатого жиром, становится непрозрачной, молочно-белого цвета в связи с тем, что в ней содержится взвесь капелек жира, всосавшегося из кишечника. В лимфе обычно нет эритроцитов. Количество лимфоцитов после прохождения лимфатических узлов возрастает и в грудном протоке составляет около 5—20 тыс. мм³. Кроме лимфоцитов, в лимфе имеется небольшое количество моноцитов и гранулоцитов. В лимфе нет кровяных пластинок, но она свертывается, так как содержит фибриноген и ряд факторов свертывания. После свертывания лимфы образуется рыхлый желтоватый сгусток и выступает жидкость, называемая сывороткой. В лимфе и крови обнаружены факторы гуморального иммунитета — комплемент, пропердин, лизоцим. Их количество и бактерицидная активность в лимфе достоверно ниже, чем в крови.

Количество лимфы, содержащейся в различных органах, зависит от их функции. Наиболее интенсивно она образуется в печени, что имеет большое значение для эвакуации образующихся белков. Например, на 1 кг живой массы ее приходится: в печени — 21—36 мл, в сердце — 5—18, в селезенке — 3—12, в мускулатуре конечностей — 2—3 мл. По грудному протоку в кровь поступает около 2 мл лимфы на 1 кг живой массы в час. У коровы массой 500 кг в кровоток поступает около 24 л лимфы в сутки.

Роль лимфатических узлов. Каждый лимфатический узел контролирует определенный участок лимфатической системы. При попадании в организм микробов или трансплантации чужеродной ткани ближайший к этому месту лимфатический узел уже через несколько часов начинает увеличиваться в размерах, лимфоидные клетки его интенсивно делятся и образуют огромное количество малых лимфоцитов. Функция малых

лимфоцитов — организация специфической самозащиты организма (иммунной реакции) от чужеродных агентов — антигенов. Малые лимфоциты образуются из стволовых клеток костного мозга. В лимфатических узлах различают долгоживущие тимусзависимые (Т-лимфоциты), которые прошли стадии развития в тимусе, и недолговечные В-лимфоциты, которые не были в тимусе, а прямо из костного мозга попали в лимфатические узлы.

Макрофаги первыми атакуют попавшие в организм антигены. Т-лимфоциты вырабатывают особое вещество (гуморальный фактор), которое уменьшает подвижность макрофагов, благодаря чему антигены концентрируются в лимфатических узлах. Там на них обрушивается вся мощь иммунной защиты. Один тип Т-лимфоцитов (клетки-убийцы) непосредственно уничтожает антигены, другой тип Т-лимфоцитов (клетки памяти) после первого внедрения чужеродного агента сохраняет память о нем на всю жизнь и обеспечивают более активную реакцию на вторичное вторжение. Т-лимфоциты вместе с макрофагами «преподносят» антиген в таком виде, что это стимулирует В-лимфоциты к превращению сначала в большие лимфоциты, а затем в плазматические клетки, производящие антитела против данного антигена.

Таким образом, лимфатические узлы играют важную роль как в инфекционном, так и трансплантационном иммунитете.

Механизм образования и движения лимфы. В 50-х годах прошлого века К. Людвиг предложил фильтрационную теорию образования тканевой жидкости и лимфы. Согласно этой теории, лимфообразование происходит в результате разницы гидростатического давления в кровеносных капиллярах и тканевой жидкости. В дальнейшем данную теорию дополнил Э. Старлинг. Он отметил, что, кроме разницы гидроста-

тического давления в кровеносных капиллярах и тканях, важную роль играет также разница онкотического давления в крови и тканях.

Увеличение гидростатического давления крови в капиллярах способствует образованию лимфы, а повышение онкотического давления препятствует. Фильтрация жидкости из крови происходит в начальном артериальном конце капилляра, а возвращается она в кровь в венозном конце. Это обусловлено большей величиной кровяного давления в артериальном участке (30 мм рт. ст.) и меньшей — в венозном (15 мм рт. ст.) и некоторым повышением онкотического давления в венозном конце капилляра. При уменьшении в плазме крови онкотического давления начинается усиленный переход жидкости из крови в ткани. Повышение осмотического давления тканевой жидкости и лимфы также усиливает образование лимфы. Это отмечают в тех случаях, когда в этих жидкостях накапливается большое количество низкомолекулярных конечных продуктов обмена веществ, например при усиленной мышечной работе.

Стенка капилляров обладает избирательной способностью к различным веществам. Повышение лимфообразования происходит под действием некоторых веществ, получивших название лимфогенных (пептоны, гистамин, экстракты из пиваков).

Лимфатические капилляры высокопроницаемы для многих клеток и веществ. Так, эритроциты, лимфоциты, хиломикроны, макромолекулы легко проникают в лимфатические капилляры, поэтому лимфа выполняет не только транспортные, но и защитные функции.

В механизме перемещения лимфы важную роль играют ритмические сокращения стенок некоторых лимфатических сосудов. Особенно четко способность к постоянной ритмической активности выражена у самого крупного лимфатического сосуда —

грудного протока. Благодаря сильным ритмическим сокращениям стенок грудного протока облегчается поступление лимфы в этот проток и ее перекачивание небольшими порциями в венозную систему. Поэтому грудной лимфатический проток называют вторым сердцем — лимфатическим. Объем лимфы, поступающей через грудной проток в кровь за сутки, приблизительно равен объему всей плазмы.

Движению лимфы по организму, как и венозной крови, способствуют сокращения мускулов, сгибание и разгибание конечностей, массаж тела.

В движении лимфы большое значение имеет отрицательное давление в плевральной полости. Во время вдоха оно способствует расширению грудного лимфатического протока и присасыванию в него лимфы из периферических лимфатических сосудов, особенно из дистальных звеньев конечностей. Скорость движения лимфы значительно меньше, чем крови. В шейном лимфатическом протоке лошади за 1 мин проходит 240—300 мм лимфы. Давление лимфы в лимфатических сосудах составляет 8—10 мм водн. ст., а у места впадения грудного протока в полые вены — 4 мм водн. ст. Эта разница в давлении крови и лимфы обеспе-

чивает ее движение по системе лимфатических сосудов и капилляров.

В сложной системе регуляции лимфообращения и лимфообразования большую роль играют циркадные ритмы активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, определяющие уровень циркулирующих биогенных аминов. Этот фактор рассматривают как регулятор метаболизма белков, липидов и углеводов, ответственных за транспорт всех биологических жидкостей (Р. С. Орлов, 1987). Движение лимфы осуществляется за счет работы лимфангиомов, представляющих собой цепочки лимфатических сосудов и подчиненных адренергическому возбуждающему влиянию.

Для выяснения состава лимфы и механизма лимфообразования применяется методика получения лимфы из грудного протока крупного рогатого скота (Б. З. Иткин, 1967).

Контрольные вопросы

1. Объясните, какими свойствами обладает сердечная мышца.
2. Дайте характеристику сердечного цикла у разных животных.
3. Как обеспечивается регуляция работы сердца и кровообращения?
4. Какие особенности кровообращения в разных органах?
5. Как образуется лимфа и в чем заключается ее физиологическое значение?
6. Объясните значение лимфатических узлов.