

В.А. Леках

# Ключ

---

К ПОНИМАНИЮ  
ФИЗИОЛОГИИ



УРСС

Москва • 2002

**Леках Виктор Аронович**

**Ключ к пониманию физиологии: Учебное пособие. — М.: Едиториал УРСС, 2002. — 360 с.**

**ISBN 5-354-00132-3**

Материал по физиологии человека и животных в книге изложен нетрадиционным образом. Здесь представлено более 700 задач с подробными решениями по разным темам физиологии. В первой (методической) части книги приведен ряд общих положений для выработки двух важнейших навыков — умения мыслить физиологически и умения мыслить системно. Эти навыки будут способствовать усвоению материала задачника.

Важной особенностью является то, что для успешного решения задач применяется несколько специально разработанных правил, основанных на использовании системного подхода. Ознакомление с методикой решения и последующее ее применение в ходе самостоятельной работы призваны обеспечить глубокое понимание сущности изучаемых физиологических процессов.


Книга предназначена для студентов медицинских и биологических специальностей при изучении курса физиологии. Может использоваться учителями средней школы, абитуриентами и старшеклассниками.

Издательство «Едиториал УРСС». 117312, г. Москва, пр-т 60-летия Октября, д. 9.

Лицензия ИД № 05175 от 25.06.2001 г. Подписано к печати 01.05.2002 г.

Формат 60×84/16. Тираж 3000 экз. Печ. л. 22,5. Зак. № 8.

Отпечатано в типографии ООО «Рохос». 117312, г. Москва, пр-т 60-летия Октября, 9.

	<b>ИЗДАТЕЛЬСТВО</b>	<b>УРСС</b>
	НАУЧНОЙ И УЧЕБНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	
	E-mail: <a href="mailto:urss@urss.ru">urss@urss.ru</a>	
	Каталог изданий в Internet: <a href="http://urss.ru">http://urss.ru</a>	
	Тел./факс: 7 (095) 135-44-23 Тел./факс: 7 (095) 135-42-46	

**ISBN 5-354-00132-3**

© В. А. Леках, 2002  
© Едиториал УРСС, 2002

# Оглавление

---

<i>Введение</i> . . . . .	5
<b>Часть I. Общие положения</b>	<b>9</b>
<b>Глава 1.</b> <i>Решение задач — критерий овладения предметом</i> . . . . .	<b>10</b>
<b>Глава 2.</b> <i>Основные принципы физиологического мышления, или мыслить физиологически — что это значит</i> . . . . .	<b>16</b>
2.1. Макро- и микроуровни . . . . .	16
2.2. Принцип целесообразности . . . . .	19
2.3. Эволюционный принцип . . . . .	23
2.4. Принцип регуляции физиологических функций . . . . .	25
2.5. Принцип адаптивности . . . . .	36
2.6. Термодинамический подход в физиологии . . . . .	39
<b>Глава 3.</b> <i>Системный подход и его значение</i> . . . . .	<b>46</b>
<b>Глава 4.</b> <i>Как самостоятельно решать задачи по правилам</i> . . . . .	<b>54</b>
4.1. Анализ системы структурный (правило АСС) . . . . .	57
4.2. Анализ системы функциональный (правило АСФ) . . . . .	59
4.3. Сравнительный анализ систем (правило САС) . . . . .	63
4.4. Анализ различных результатов взаимодействия систем (правило АРР-ВС) . . . . .	66
<b>Глава 5.</b> <i>Графическое отображение результатов физиологических исследований</i> . . . . .	<b>74</b>
<b>Часть II. Задачи с решениями</b>	<b>83</b>
<b>Глава 6.</b> <i>Основные принципы физиологического мышления</i> . . . . .	<b>85</b>
6.1. Принцип целесообразности . . . . .	85
6.2. Эволюционный принцип . . . . .	93
6.3. Регуляция физиологических функций . . . . .	102
6.4. Принцип адаптивности . . . . .	117
6.5. Термодинамический подход в физиологии . . . . .	126

<b>Глава 7. Системы возбудимых тканей</b> . . . . .	<b>133</b>
7.1. Возбудимость и возбуждение . . . . .	133
7.2. Биопотенциалы . . . . .	142
7.3. Законы раздражения . . . . .	154
7.4. Проведение возбуждения в нерве . . . . .	161
7.5. Мионевральная передача . . . . .	171
7.6. Мышцы . . . . .	175
<b>Глава 8. Системы регуляции физиологических функций</b> . . . . .	<b>184</b>
8.1. Свойства нервных центров . . . . .	184
8.2. Возбуждение и торможение в ЦНС . . . . .	190
8.3. Функции спинного мозга . . . . .	196
8.4. Функции заднего и среднего мозга и мозжечка . . . . .	202
8.5. Ретикулярная формация и промежуточный мозг . . . . .	209
8.6. Базальные ганглии и кора больших полушарий . . . . .	214
8.7. Вегетативная нервная система . . . . .	216
<b>Глава 9. Системы, участвующие в поддержании постоянства внутренней среды</b> . . . . .	<b>226</b>
9.1. Кровь . . . . .	226
9.2. Сердечно-сосудистая система . . . . .	234
9.3. Дыхание . . . . .	243
9.4. Пищеварение . . . . .	251
9.5. Обмен веществ и энергии . . . . .	262
9.6. Терморегуляция . . . . .	268
9.7. Выделение . . . . .	274
9.8. Внутренняя секреция . . . . .	281
<b>Глава 10. Системы, обеспечивающие взаимодействие организма с внешней средой</b> . . . . .	<b>291</b>
10.1. Сенсорные системы . . . . .	291
10.2. Высшая нервная деятельность . . . . .	304
<b>Глава 11. Недостаточность и избыточность информации</b> . . . . .	<b>324</b>
11.1. Недостаточность информации . . . . .	324
11.2. Избыточность информации . . . . .	332
<b>Глава 12. Физиологическая графика</b> . . . . .	<b>342</b>
<b>Приложение 1. Распределение задач по правилам, используемым при решении</b> . . . . .	<b>357</b>
<b>Приложение 2. Список сокращений в тексте</b> . . . . .	<b>358</b>



## Введение

---

Уважаемый читатель!

Перед Вами не совсем обычная книга, хотя она и выполняет функции учебного пособия.

Из собственного опыта Вы знаете, что учебник — это большое количество так называемого фактического материала. Работа над таким учебником направлена прежде всего на то, чтобы побольше и получше запомнить. В данном пособии фактических сведений немного. При необходимости Вы сможете найти их в учебной литературе. Но тогда у Вас может возникнуть закономерный вопрос — для чего же предназначена книга, чему можно научиться, работая с ней?

Еще в XIX веке известный философ Г. Спенсер сказал, что величайшая цель образования не знание, а действие. И это совершенно справедливо! Высококвалифицированный специалист должен не просто много знать. Главное — уметь эффективно использовать свои знания. Именно в этом заключается высшая цель настоящего образования — научиться успешно действовать в сфере своей профессии, опираясь на полученные знания.

Что означает успешно действовать, в общем понятно. Поставить правильный диагноз, вылечить больного, повысить продуктивность скота, разработать оптимальный режим спортивных тренировок — все это примеры успешных профессиональных действий. Но для этого совершенно недостаточно просто запомнить множество фактов, цифр и рецептов. Необходимо глубокое *понимание физиологии*. Именно физиология является теоретической основой и медицины, и ветеринарии, и животноводства, и спортивных дисциплин, и вообще любых ситуаций, в которых требуется не только знание процессов, протекающих в организме, но и умение изменять их в желаемом направлении. Научиться же понимать физиологию можно и нужно в ходе ее изучения. Именно для этого и написано данное пособие. Оно призвано помочь Вам не запоминать факты (для этого имеются обычные учебники), а понимать сущность многих явлений.

В том, что понимание достигнуто, можно убедиться только путем решения задач. Задачи — это точильный камень, который придает лезвию мысли необходимую остроту. Особенность настоящего пособия

не только в том, что в нем собрано около семисот учебных задач. Главное — это ориентиры, которые должны помогать Вам уверенно двигаться к цели. Их всего два — умение мыслить физиологически и умение мыслить системно. Что это означает, будет сказано позже. А овладеть таким мышлением Вы должны в ходе самостоятельной работы. Другого пути нет, подобно тому как нельзя научиться плавать, пока сам не погрузишься в воду. Задача эта не из легких. Но у Вас будет надежный помощник — книга, которую Вы держите в руках. Затраченные же усилия, как Вы сможете убедиться, окупятся сторицею.

Автор старался построить книгу так, чтобы работа с ней вызывала у Вас положительные эмоции. Насколько это удалось, судить читателям. Во всяком случае доказано, что усвоение любого материала происходит более успешно на положительном эмоциональном фоне. Попросту говоря, обучение должно доставлять удовольствие. Об этом еще в прошлом веке образно сказал французский писатель Анатоль Франс — чтобы переварить знание, нужно поглощать его с аппетитом. Так что — приятного Вам аппетита!

\* \* \*

Как же построена книга? Она состоит из двух частей. В первой части подробно описаны ориентиры, которые должны помочь Вам научиться эффективно думать. Именно эффективное мышление — основа глубокого понимания предмета. Первый ориентир — это несколько основных принципов (положений) физиологии, освоение которых позволит Вам достаточно уверенно разбираться в различных физиологических ситуациях. Изложению этих принципов посвящена глава 2. Постарайтесь хорошенько ее проработать. Данная глава занимает особое положение, потому что поставленные в ней вопросы в традиционных учебниках физиологии не рассматриваются. По крайней мере в том аспекте, как это сделано в главе 2.

Второй ориентир — это системный подход — важнейший метод, который окажет Вам неоценимую помощь не только при изучении физиологии, но и во многих других сферах деятельности. Системный подход подробно рассмотрен в главе 3.

Очень важная особенность книги состоит в том, что в ней впервые сформулированы четыре специальных правила. Они помогут Вам не только использовать системный подход при решении задач, что само по себе эффективно. Вы научитесь действовать не классическим, но изживающим себя методом проб и ошибок, не методом случайного поиска, не гаданием типа «а может так?», а по определенной системе,

опираясь на соответствующие четкие правила. И тогда окажется, что многие задачи совсем не столь сложны, как это могло представляться сначала. Подробное рассмотрение правил, примеры их использования и необходимые комментарии — все это составляет содержание главы 4.

После освоения материала первой части Вы переходите к практическому его использованию. Для этого предназначена вторая часть книги. В ней собрано около 700 учебных задач с их решениями. В каждый параграф всех глав части II входят:

- тренировочные задачи;
- задачи для самоконтроля;
- решение задач для самоконтроля.

Таким образом, задачи разбиты на две группы:

Задачи первой группы — тренировочные. Решение приводится сразу же после условия задачи. От Вас требуется только внимательно ознакомиться с условием задачи, а затем столь же внимательно проанализировать ход решения и его логику.

Задачи второй группы играют решающую роль. Они предназначены для самоконтроля. Используя уже известные Вам положения и правила, Вы должны получить нужный результат на этот раз без подсказки. Собственно говоря, подсказки (подробные решения) имеются и здесь. Они приводятся в конце каждого параграфа. Но не торопитесь сразу же в них заглядывать. Все равно они никуда от Вас не денутся. Интересно проверить самостоятельно, приобретен ли необходимый навык, и только после этого сравнить то, что получено, с так сказать, официальным решением.

Задачи главы 6 предназначены для проверки освоения рассмотренных ранее некоторых принципов физиологии — умения мыслить физиологически. Эта глава занимает, как и глава 2, с которой она непосредственно связана, особое положение. Главы 7–11 построены соответственно учебному курсу физиологии. Работая над ними, Вы должны приобрести очень ценный навык, о чем уже говорилось — не просто знать что-то, но и уметь использовать свои знания для получения необходимого результата, в частности, решения учебных задач.

Особняком стоят главы 5 и 12. Они посвящены физиологической графике — изображению результатов физиологических экспериментов в виде рисунков. Как показывает обширная педагогическая практика, далеко не у всех студентов дела в этих вопросах обстоят благополучно.

Решение любой задачи возможно при выполнении двух требований. Во-первых, необходимо иметь нужную информацию. Допустим,

знать фазы сердечного цикла. Во-вторых, и это главное — уметь использовать эти знания в практической деятельности. Основная задача данного пособия — выполнить именно второе требование — научить Вас эффективно использовать имеющуюся информацию. Это далеко не просто.

Что касается так называемого фактического материала, то его нетрудно найти в обширной учебной литературе по физиологии. Ниже приводится перечень основных учебников и учебных пособий.

1. Физиология человека: Учебник для студентов медицинских институтов / Под ред. проф. Е. Б. Бабского. М., 1972.
2. Нормальная физиология: Учебник для студентов медицинских факультетов университетов / Под ред. проф. А. В. Коробкова. М., 1980.
3. Основы физиологии / Под ред. П. Стерки. М., 1984.
4. Физиология человека и животных: Учебник для студентов университетов (специальность «биология») / Под ред. проф. А. Б. Когана. М., 1984.
5. Физиология человека: Учебник для студентов медицинских институтов / Под ред. проф. Г. И. Косицкого. М., 1985. (К сожалению, этот учебник имеет много недостатков.)
6. Физиология человека: В 4 т. / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М., 1985. (Имеется более позднее издание в 3 кн. М., 1996.)
7. Общий курс физиологии человека и животных: Учебник для студентов биологических и медицинских специальностей / Под ред. проф. А. Д. Ноздрачева. М., 1991.
8. *Эккерт Р., Рэндолл Д., Огастин Дж.* Физиология животных: В 2 кн. М., 1991.
9. *Фомин Н. А.* Физиология человека: Учебник для студентов и преподавателей физической культуры. М., 1995.
10. Физиология человека: Учебник для медицинских институтов: В 3 т. / Под ред. проф. Б. И. Ткаченко и проф. В. Ф. Пятина. СПб., 1996.
11. Физиология человека: Учебник для медицинских институтов: В 2 т. / Под ред. проф. В. М. Покровского и проф. Г. Ф. Коротько. М., 1997.
12. *Агаджанян Н. А. и др.* Физиология человека: Курс лекций. СПб., 1998.
13. *Андрианов В. В. и др.* Нормальная физиология: Учебное пособие. М., 1999.

А теперь, когда Вы уже в достаточной степени представляете, что Вас ожидает впереди, счастливого Вам пути по совершенно новой, но зато очень интересной дороге! А дорогу, как гласит народная мудрость, осилит идущий!

*ЧАСТЬ I*

**ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ**

---

---

---

# Глава 1

---

## *Решение задач — критерий овладения предметом*

---

Мы очень часто произносим слова «учеба», «обучение», «учиться». Для чего же человек учится, получает образование? Обычно говорят, что цель обучения приобретение знаний. Но знания, как и вообще любая информация, нужны и важны, если их используют для достижения каких-то полезных результатов. В противном случае неиспользуемые знания уподобляются библиотеке, в которую никто никогда не заходит.

Использование знаний состоит в том, чтобы, опираясь на них, решать многочисленные задачи, которые ставит перед нами жизнь и, в частности, профессиональная деятельность — врача, инженера, педагога и т. д. Чем успешнее решает человек возникающие задачи, тем лучше он использует свои знания.

**Внимание!** Если в ходе рассуждений употребляется какой-либо термин, то необходимо обеспечить однозначное его понимание. В данном случае нужно сразу же договориться, что мы будем понимать под словом «задача».

Задача — это возникшая в естественных условиях или искусственно сформулированная ситуация, в которой требуется получить определенный полезный результат. Решение задачи заранее неизвестно, поэтому его поиск связан с преодолением каких-то трудностей.

Задачи могут быть самыми разными. В сущности любая деятельность человека так или иначе сопровождается постоянным решением задач. Например, генерал решает задачи, связанные с проведением наступательных или оборонительных операций. Врач, ставящий диагноз и приступающий к лечению больного, также должен решать соответствующие задачи. Хозяйка, которая готовит праздничный пирог, опять-таки решает задачу, теперь уже кулинарную и, как мы знаем, не всегда решение оказывается успешным, а пирог вкусным. Количество подобных примеров в любой сфере деятельности людей поистине бесконечно.

Теперь мы можем уточнить цель данного пособия. Оно должно помочь Вам научиться глубокому пониманию физиологии в ходе решения многочисленных учебных задач. При этом сущность решения будет становиться все более понятной по мере того как Вы будете овладевать умением, во-первых, мыслить физиологически и, во-вторых, мыслить системно.

Естественно, нас будут интересовать не любые задачи, а задачи учебные. В чем сущность учебной задачи? Если в клинике нужно обследовать реального больного и поставить диагноз, то это врачебная задача. Если же Вам на занятиях предлагают искусственно подобранный набор симптомов, по которому нужно обосновать диагноз и определить тактику лечения, то это уже учебная задача. Такая задача представляет собой как бы модель реальной ситуации, это нечто вроде тренажера, на котором отрабатываются, тренируются определенные умения, связанные с мыслительной деятельностью. (В этой книге речь будет идти только о мыслительных умениях. Для врача, в частности, очень важны и мануальные навыки — уметь сделать инъекцию, желудочное зондирование, переливание крови и т. д., но это уже другая сфера, где используются иные принципы обучения.)

В чем же состоят особенности учебных задач в области теоретических наук, в частности, физиологии? Это можно понять, если сравнить учебные задачи с так называемыми контрольными вопросами, с которыми Вам часто приходится встречаться.

Контрольный вопрос требует простого воспроизведения какой-то порции известной Вам информации. Например, «что такое мембранный потенциал? Как он возникает?» Если Вы откроете учебник, прочитаете соответствующий раздел и запомните прочитанное, то ответ готов. При решении же задачи, в отличие от контрольного вопроса, недостаточно просто вспомнить требуемые фактические сведения. Необходимо, и это главное, уметь сопоставлять и связывать их таким образом, чтобы прийти к правильному выводу. Например, «как изменится возбудимость нервной клетки при гиперполяризации ее мембраны?» Для решения этой задачи нужно знать, что такое поляризация мембраны и гиперполяризация ее, что такое мембранный потенциал, критический уровень деполяризации, пороговый потенциал. Затем необходимо понять зависимость между возбудимостью и величиной порогового потенциала, между гиперполяризацией мембраны и величиной порогового потенциала. Только после этого можно ответить на основной вопрос задачи и тем самым решить ее.

Можно запомнить ответ на этот вопрос чисто механически, поскольку он очень краток — возбудимость понизится. Но, если при

этом останется непонятой приведенная выше последовательность рассуждений, то подобное механическое знание окажется мертвым. Оно никак не сможет помочь Вам в дальнейшем, если условия других задач на эту же тему будут как-то изменены.

Из приведенного примера следует важный вывод. Для решения задачи, конечно, необходимо знать определенные факты, иметь четкое представление об используемых понятиях. Но самое главное — уметь связать все это воедино. Образно говоря, нужно не только знать свои пять пальцев, но и уметь сжимать их в кулак.

Наиболее эффективным решение задач становится в том случае, когда при этом используют какие-то общие принципы. О них речь пойдет дальше.

Известна притча о мудреце, которому предложили выбор между истиной и дорогой к истине. Мудрец выбрал дорогу. В этом заключен глубокий смысл, потому что именно умение находить дорогу к истине помогает решать самые различные задачи, делает наши знания эффективными.

Если Вы самостоятельно находите решение задачи, то тем самым каждый раз делаете для себя маленькое научное открытие. Неважно, что Ваш вывод уже известен науке. Это отнюдь не умаляет Ваших достижений. Более того, когда Вы убеждаетесь, что Ваше решение правильное, что так оно и есть на самом деле, естественно, должно возникать чувство удовлетворения, та самая положительная эмоция, которая делает обучение не утомительной нагрузкой, а интересной работой. Возникает уверенность в своих силах, столь необходимая в любом деле.

Автору очень хотелось, чтобы работая над этой книгой, Вы постоянно убеждались, что можете больше, значительно больше, чем сами о себе думаете. Для этого нужно научиться правильно организовывать свою умственную работу, дисциплинировать процесс мышления, думать не хаотически, а по определенным правилам.

**Внимание!** Появилось очень важное слово — правила. Вот первое из них.

***Правило 1.** Для успешного решения задачи нужно, во-первых, обладать необходимой информацией, во-вторых, уметь эффективно ее использовать.*

Остановимся на этом правиле более подробно. Для решения любой задачи требуется строго определенная информация. Она имеется далеко не всегда. В таких случаях решение должно начинаться с поиска и получения необходимой информации. Однако в учебных задачах ситуация



другая. Здесь главное — научиться использовать уже имеющуюся информацию. Поэтому в большинстве учебных задач, приведенных в этой книге, дается необходимая и достаточная для решения информация. И только в самом конце, после того как Вы приобретете необходимые навыки и уверенность в решении таких задач, мы остановимся на более сложных ситуациях. В них намеренно будет содержаться или недостаточная или избыточная информация. Здесь Вам придется работать на весьма высоком уровне, определяя, в чем заключается недостаточность или избыточность.

Что касается эффективного использования уже имеющейся информации, то, как говорилось выше, Вы будете учиться этому в ходе работы над пособием. А сейчас обратите внимание на два следствия, которые вытекают из правила 1.

*1а. Информация, которая никак не используется для решения постоянно возникающих задач, превращается в мертвый груз, а труд, затраченный на получение этой информации, оказывается в конечном счете бесполезным.*

*1б. Ценность информации определяется не ее количеством (чем больше, тем лучше) а тем, насколько необходимой она оказывается при решении той или иной задачи.*

А если так, то посмотрим на ситуацию с точки зрения студента. За время обучения он должен прочитать несколько десятков учебников, не говоря уже о дополнительной литературе. Приходится запоминать огромное количество фактического материала и удерживать его в голове хотя бы до сдачи экзамена. При этом, к сожалению, весьма часто остается непонятым, неосмысленным и неусвоенным главное: какая же информация является ведущей, а какая второстепенной. Именно поэтому знания многих студентов, в том числе и добросовестно работающих, зачастую оказываются формальными. Такой студент, прекрасно изложив материал, относящийся к тому или иному вопросу, может оказаться беспомощным, когда приходится от простого воспроизведения выученного текста перейти к использованию полученных знаний в ситуации, требующей не вспоминать, а размышлять. Поэтому, чтобы научиться уверенно решать задачи, необходимо уметь организовывать свое мышление в процессе решения. Рассмотрим некоторые общие правила, способствующие такой организации.

*Правило 2. Чтобы эффективно использовать полученные знания при решении задач, необходимо научиться видеть, находить, выявлять связи между теми явлениями, процессами, свойствами, которые Вы изучаете.*

Есть шуточный афоризм — «Образование — это то, что остается, когда все выученное забыто». В этой шутке заключен большой смысл. Действительно, разве может что-то остаться, если человек забыл какие-то фактические сведения? Оказывается, чрезвычайно важно сохранить понимание связей между элементами знания.

Связи, связи и еще раз связи!

Допустим, Вы забыли, при какой частоте раздражения мышцы лягушки возникает зубчатый тетанус, а при какой гладкий. Можно начать мучительно вспоминать нужные цифры. А можно пойти другим путем. Если Вы четко представляете связь между частотой раздражения и характером сокращения мышцы, если Вам понятно, что более редкие раздражители будут заставлять мышцу в фазе расслабления, а более частые в фазе укорочения, то нет ничего страшного, если забыты конкретные цифры. Вы найдете их в учебнике или в другом источнике информации. Более того, на подобный вопрос нетрудно ответить по догадке. Для этого нужно только сообразить, как можно компенсировать забытые сведения теми, которые сохранились. Если Вы помните (или Вам подскажут), что продолжительность фазы укорочения данной мышцы составляет 0,05 с, то не составит труда рассчитать, что гладкий тетанус получится при частоте раздражений, превышающей 20 Гц, а зубчатый — при меньшей частоте, потому что интервал между раздражениями будет соответственно меньше или больше, чем 0,05 с. Приведенный простой пример показывает, как понимание связей между явлениями помогает прийти к правильному выводу и при этом компенсировать недостающие знания.

***Правило 3.** Если в условии задачи используются какие-то специальные термины, а Вы не убеждены в том, что правильно понимаете сущность этих терминов, то приступать к решению абсолютно бесполезно.*

Это простое и понятное правило, но практика показывает, что, к сожалению, оно часто нарушается. Из боязни получить плохую оценку студент отвечает на вопрос, не поняв его и не пытаясь устранить непонимание. Лишь бы не молчать. Положение усугубляется тем, что многие преподаватели не устраняют этот страх, а поддерживают его.

Данное пособие предназначено для *самостоятельной работы*. Поэтому нужно твердо запомнить — решение любой задачи начинается с ответа на вопрос: «Уверен(а) ли я, что правильно понимаю сущность всех терминов, упоминаемых в условии задачи?» Если такой уверенности нет, то обязательно нужно заглянуть в «Словарь физиологических терминов» или в любой учебник физиологии.

**Правило 4.** Для успешного решения задач необходимо выработать умение мыслить строго последовательно, связывая каждое очередное рассуждение с предыдущим.

Подумайте, всегда ли Вы ясно представляете, с чего нужно начать ответ на вопрос. Есть ли у Вас для этого четкие ориентиры, или выработалась привычка отвечать, выхватывая из вопроса какую-то его часть, знакомый термин, а то и просто наугад?

Последовательность — ценнейшее свойство любой деятельности. Особенно важную роль оно играет при решении задач. Нужно научиться выбирать отправную точку рассуждений и двигаться от нее к поставленной цели шаг за шагом, а не прыгая в разные стороны. В дальнейшем мы остановимся на этом более подробно, когда Вы будете учиться думать последовательно, используя для этого опять-таки определенные правила. С ними Вы встретитесь в последующем изложении.

Итак, Вы ознакомились с несколькими общими положениями, которые должны помочь Вам рационально организовать свою мыслительную деятельность при решении задач. Учиться применять эти положения Вы будете, разбирая многочисленные примеры того, как следует решать учебные задачи, а затем используя этот опыт при самостоятельном решении. Главное — понять логику рассуждений. В этом важнейшее условие овладения умением мыслить последовательно. Приведенные выше правила применимы в равной степени при изучении различных наук. Что касается физиологии, то, как уже говорилось, одна из двух основных целей этой книги — помочь Вам научиться мыслить физиологически. Здесь также следует опираться на несколько общих принципов, к подробному рассмотрению которых мы сейчас и переходим.

## Глава 2

---

### ***Основные принципы физиологического мышления, или мыслить физиологически — что это значит***

---

Наверно, первое, что делает студент, взяв в руки новый учебник — смотрит, сколько в нем страниц. Действительно, приходится осваивать и усваивать очень большое количество учебного материала.

Как же облегчить свой труд? Как разгрузить память и в то же время не заблудиться в джунглях информации? Ответ приходит, если продолжить аналогию.

Уверенно идти по лесу можно, когда есть компас. Так и при изучении любой науки необходима прежде всего компасная информация, которая позволяет ориентироваться в многочисленных частных вопросах. К сожалению, учебники, написанные в традиционной манере, не выделяют такую информацию. Поэтому студенту трудно отличить главное от второстепенного, трудно увидеть связи между казалось бы совсем разными вещами, понять значение и назначение того или иного процесса в изучаемой системе.

Для успешного освоения любой науки решающим является умение видеть за деревьями лес, т. е., понимать общие основы, сердцевинную суть, стараться увидеть их в каждом конкретном случае. В данной главе речь пойдет именно о таких основах. Она призвана выполнить роль прожектора, освещающего лежащую впереди дорогу. Напомним, к чему Вы должны прийти в конце этой дороги — к умению мыслить физиологически.

А теперь двинемся в путь с твердой верой в конечный успех.

### **2.1. Макро- и микроуровни**

Реакции, протекающие в организме, можно рассматривать на макро и микроуровнях. Необходимо понимать взаимосвязь этих уровней и в то же время уметь четко разграничивать их.

На макроуровне мы говорим о физиологических реакциях, связанных с деятельностью соответствующих систем или органов как таковых. Например, сокращение мышцы, выделение слюны, выбрасывание крови сердцем, глотание, вдох и выдох, сужение и расширение сосудов, переваривание пищи и т. д.

Если мы определяем, с какой силой сократилась мышца, сколько крови выбросило сердце за одну систолу или минуту, какова частота дыхания и т. д., то при этом рассматриваем физиологический процесс как таковой, и во многих ситуациях этого оказывается достаточно. Так, например, если требуется получить общую оценку влияния физической нагрузки на сердце, то можно измерить степень увеличения частоты пульса и количества потребляемого организмом кислорода и на основании полученных результатов сделать необходимый вывод.

Работа на макроуровне может потребовать дополнительно конкретизации. Допустим, мы установили, что у человека изменился минутный объем дыхания. В одной ситуации этого может быть достаточно. В другой потребуется уточнить — за счет чего возникло обнаруженное явление. Возможно, изменилась частота дыхания, глубина его или и то, и другое. В свою очередь причиной этому могли послужить изменения в работе дыхательного центра, в подвижности грудной клетки и т. д. Необходимые уточнения производятся опять-таки на макроуровне, то есть, на уровне физиологических процессов, только более конкретизированных.

Однако следует помнить, что в основе любого физиологического процесса лежат химические и физические реакции, протекающие на уровне молекул и ионов. Это уже не макро-, а микроуровень.

Если мы хотим детально разобраться в причинах нарушений сократительной деятельности миокарда, если необходимо создать препарат, снижающий повышенную возбудимость нервных центров или препарат, блокирующий проведение возбуждения в синапсах, если требуется установить, почему железа синтезирует недостаточное количество гормона и т. п., то здесь не обойтись без перехода на микроуровень. Мы не сможем получить ответ на поставленные вопросы, если не разберемся в особенностях физических и химических реакций, которые определяют протекание соответствующих физиологических процессов.

При решении задач Вам в ряде случаев потребуется прежде всего подумать о том, на каком уровне — макро- или микро- следует искать ответ. Поясним это примерами.

**Пример 2.1.** Почему при беге учащается дыхание?

**Ответ.** Речь идет о дыхании как таковом. Следовательно, имеем дело с макроуровнем. При физической нагрузке образуется избыточное количество углекислого газа, который является специфическим раздражителем дыхательного центра. ▷

**Пример 2.2.** Существуют заболевания, связанные с нарушением диффузии кислорода через альвеоларно-капиллярную мембрану. Однако по отношению к диффузии углекислого газа такие заболевания неизвестны. В чем причина этого?

**Ответ.** Условие задачи (диффузия молекул) прямо подсказывает, что решение находится на микроуровне. Углекислый газ значительно лучше, чем кислород, растворяется в липидах, которые составляют значительную часть мембраны. Поэтому молекулы углекислого газа диффундируют через мембрану в 20–25 раз быстрее, чем молекулы кислорода. Некоторое замедление диффузии углекислого газа не приводит к патологическим изменениям в организме в отличие от сдвигов значительно более медленной диффузии кислорода. ▷

**Пример 2.3.** Преступник сжег окровавленную одежду жертвы. Как следствию установить, была ли на одежде кровь?

**Ответ.** Поскольку анализировать приходится пепел, то очевидно, что работать будем на микроуровне. Пепел содержит только неорганические остатки. Наличие какого элемента является специфическим для крови? Это железо, которое входит в состав гемоглобина. Избыточное содержание железа в пепле подтверждает присутствие крови на сожженной одежде. ▷

**Пример 2.4.** Если мы хотим установить зависимость характера сокращения мышцы от частоты раздражения, то здесь достаточно макроуровня. Нас в этом случае интересует сокращение как таковое, а не его механизм. А вот чтобы объяснить, почему предварительно растянутая (но не чрезмерно) мышца сокращается при раздражении сильнее, чем нерастянутая, придется перейти на микроуровень и подумать о работе поперечных миозиновых мостиков и образовании комплексов актинмиозин.

Таким образом своевременный переход с одного уровня на другой является важным условием выработки умения мыслить физиологически.

## 2.2. Принцип целесообразности

Любая физиологическая реакция целесообразна. Это означает, что она направлена на достижение какого-то полезного для организма результата в данных условиях. Если Вас спрашивают: «В чем состоит физиологический смысл такой-то реакции?» — нужно подумать, чем она полезна.

***Пример 2.5.** После прекращения длительной задержки дыхания оно на некоторое время становится учащенным. Это способствует выведению избытка накопившегося углекислого газа и, следовательно, полезно для организма. Механизм же этой реакции заключается в том, что избыточное количество углекислого газа более сильно раздражает дыхательный центр.*

***Пример 2.6.** В условиях высокой температуры среды кровеносные сосуды кожи расширяются и по ним протекает большое количество крови. Благодаря этому увеличивается отдача тепла в окружающую среду, что защищает организм от перегревания. И эта реакция, несомненно, полезна.*

***Пример 2.7.** При поступлении в сердце избыточного количества крови оно расширяется более обычного. Волокна миокарда испытывают дополнительное растяжение. Это вызывает более сильное сокращение сердца, что способствует выбрасыванию большего, чем обычно, количества крови. В результате сердце предохраняется от переполнения кровью, что полезно для организма.*

Подобных примеров можно привести очень много. В каждом случае следует помнить, что для достижения полезного результата существуют специальные механизмы.

Принцип целесообразности является ведущим для выработки умения мыслить физиологически. Необходимо учиться именно с этих позиций анализировать любую физиологическую реакцию. Необходимо понимать, что в организме не могут совершаться бесполезные для него процессы. Такие организмы не смогли бы выжить в процессе эволюции. Можно сказать, что живая природа за миллионы лет выстрадала целесообразность протекающих в организмах реакций.

Обратите внимание на то, как нельзя отвечать на вопросы, связанные с проблемой целесообразности. Не следует говорить «такая-то реакция возникает потому что это полезно для организма». Тогда польза превращается из результата в причину, что совершенно неверно. Правильный ответ должен звучать так: «Данная реакция возникает потому

что работает такой-то механизм. Этот механизм образовался и закрепился в ходе эволюции, так как он оказался полезным для организма». Всегда помните, что главным судьей, который определял полезность той или иной реакции, оказывался естественный отбор.

Проблема целесообразности в физиологии весьма сложна. Она имеет не только биологическое, но и методологическое, философское значение. Рассмотрим несколько ситуаций, которые могут вызвать у Вас затруднения.

**2.1** Принцип целесообразности нельзя применять механически к любой реакции. Он справедлив только на макроуровне, только по отношению к физиологическим процессам.

Например, диффузия ионов через клеточную мембрану сама по себе еще не имеет полезного значения для организма. Поэтому здесь нельзя говорить о целесообразности, о физиологическом смысле процесса, поскольку он является чисто физическим. Но, когда в результате взаимодействия определенных ионных потоков возникает потенциал действия, распространяющийся вдоль нервного волокна, то это уже физиологический процесс, обеспечивающий передачу необходимой информации и потому безусловно полезный для организма.

Процессы, протекающие на микроуровне, важны лишь постольку, поскольку они обеспечивают реакции макроуровня. Именно по отношению к последним и следует говорить об их целесообразности.

**2.2** В отличие от животных человек является существом не только биологическим, но и социальным. Воздействие социальных факторов может маскировать и даже извращать целесообразность физиологических реакций.

Например, при столкновении двух животных у них происходит сильное возбуждение симпатической нервной системы, что способствует мобилизации ресурсов организма (учащение работы сердца и дыхания, повышение артериального давления, увеличение количества циркулирующей крови и т. д.). Все это физиологически целесообразно, так как подготавливает организм к последующей усиленной мышечной деятельности. Действительно, столкновение животных обычно заканчивается или дракой, или бегством и преследованием.

Человек же в аналогичных ситуациях, подчиняясь социальным требованиям, часто вынужден сдерживаться, подавлять бушующие в нем эмоции. В результате мобилизация ресурсов организма (целесообразная сама по себе) не получает соответствующей биологической реализации. Это может привести к нежелательным последствиям, вплоть до возникновения патологических состояний. Особенно уязвимым в таких



ситуациях оказывается сердце. В связи с этим значительно возрастает роль психотерапии, аутотренинга, помогающих человеку учиться управлять своими чувствами.

*Пример Н. М. Амосова. При появлении сильных болей в области сердца у больного может возникнуть страх смерти. Эмоция страха приводит к возбуждению симпатической нервной системы. При этом сердце испытывает повышенную нагрузку, что способствует усилению болей. Возникает порочный круг, который врач должен разорвать, применив обезболивающие средства.*

**2.3** На организм могут воздействовать факторы, требующие противоположных реакций со стороны соответствующих систем. В этой противоречивой ситуации побеждает биологически более сильная система. Здесь опять-таки каждая система действует по своей физиологически целесообразной программе. Но в силу неудачного стечения обстоятельств отдаленный результат может оказаться неблагоприятным.

Например, при голодании организм может переходить на экономный путь расходования энергии, уменьшая неизбежно происходящий при этом распад собственных веществ. Это полезно. Но, если к голоданию присоединится воздействие холода, то включается более сильная система терморегуляции, требующая повысить выработку тепла. Начинается усиленный распад веществ (повышение теплопродукции), что само по себе целесообразно, но в условиях голодания может ухудшить состояние организма. Он срочно защищается от действия холода, но при этом ухудшается защита от более длительно действующего фактора — голодания.

Другой пример. При воздействии высокой температуры среды организму необходимо увеличить теплоотдачу, чтобы предотвратить перегревание. В связи с этим расширяются сосуды кожи. Однако резкое расширение большого количества сосудов приводит к падению артериального давления. В ответ происходит сужение сосудов мышц и внутренних органов, что позволяет удержать давление на нужном уровне. Если в этих условиях человек начнет интенсивно работать, то возникнет потребность в усилении кровоснабжения работающих мышц. Их сосуды расширяются, что само по себе опять-таки полезно. Но в данной ситуации расширение сосудов мышц приводит к повторному падению артериального давления, которое организм уже не в состоянии компенсировать. Возникает коллапс, потеря сознания.

Таким образом, мы должны уметь не только видеть целесообразность протекающих в организме реакций, но и понимать всю сложность

их взаимодействия, особенно в тех случаях, когда организм попадает в условия, предъявляющие к нему противоречивые требования.

**Внимание!** Обязательно запомните следующее очень существенное замечание. В любой ситуации организм реагирует прежде всего на действие того фактора, который в данной ситуации является биологически наиболее важным, представляет наибольшую, первоочередную опасность. В этих условиях ответная реакция может в свою очередь вызвать новые сдвиги в организме, что также потребует компенсации и т. д. В результате возникает достаточно длинная цепочка, все звенья которой связаны между собой определенными физиологическими законами.

Непонимание этого может приводить к весьма печальным последствиям. Рассмотрим наглядный пример, показывающий важность умения мыслить физиологически. Проследите внимательно за последовательностью рассуждений.

1. Почки — жизненно важный орган. Если они перестанут работать, организм погибнет из-за отравления продуктами метаболизма.
2. Первый этап образования мочи состоит в фильтрации плазмы крови в капиллярах почечных клубочков.
3. В сосудах почек кровяное давление повышено, что способствует фильтрации.
4. Падение давления в сосудах почек и соответственно уменьшение кровотока в них представляет прямую угрозу жизни, так как это может привести к прекращению образования мочи и отравлению организма.
5. В этой ситуации организм реагирует немедленно — в почках образуется ренин, который затем превращается в ангиотензин-2 — мощный фактор, повышающий давление.
6. Если же недостаточность кровоснабжения почек приобретает хронический характер, то в крови постоянно содержатся высокие концентрации ангиотензина-2.
7. Это, в конце концов, приводит к возникновению гипертонической болезни — стойкому повышению артериального давления.

Как видно из вышесказанного, причина болезни в данном случае не в сердечно-сосудистой системе, а в почках.

Такова физиологическая логика событий. И тем не менее до сих пор в печати появляются сообщения об очень печальных, иногда даже трагических случаях, когда врачи упорно лечат больных «от давления», а у пациентов в это время постепенно погибают почки. Так что умение

мыслить физиологически это не просто приятное качество. Иногда — это залог спасения жизни больного. Вспомните правило 2 — учитесь искать связи между явлениями!

В некоторых случаях целесообразность той или иной физиологической реакции оказывается замаскированной. Но она становится понятной, если использовать следующий принцип физиологического мышления.

### 2.3. Эволюционный принцип

Для понимания смысла многих физиологических реакций важно уметь рассматривать их с эволюционных позиций. Все эти реакции сложились в ходе эволюции, происходившей миллионы лет. В результате полезные физиологические механизмы закрепились генетически.

В тех случаях, когда трудно понять целесообразность той или иной реакции, нужно применить один из следующих двух подходов.

А. Реакция сложилась в ходе эволюции, в условиях, когда она была биологически целесообразной и поэтому закрепилась генетически. Теперь же эта реакция может проявляться в ситуациях, где ее физиологический смысл неочевиден.

*Пример 2.8.* Известно явление болевой анурии. Суть его в том, что при сильной боли работа почек может временно затормозиться вплоть до полного прекращения образования мочи. Казалось бы, какая от этого польза организму?

Но посмотрим вглубь веков. Когда животное испытывало боль? При драке, при различных травмах и т. д. При этом возникала опасность кровопотери с тяжелыми для жизни последствиями. В процессе эволюции выработалось защитное приспособление — почки временно прекращают образование мочи и организм сохраняет жидкость перед угрозой потери части ее. Это полезно и такой механизм закрепился, хотя сущность его замаскирована, особенно применительно к человеку. Разумеется, болевая анурия не может быть слишком длительной.

В. Если организм оказывается в искусственно созданных условиях, то принцип целесообразности может проявиться с результатами далеко не полезными.

Понять, в чем тут дело помогает опять-таки эволюционный подход.

*Пример 2.9.* Классический пример — пересадка сердца, когда организм вместо того чтобы сказать «спасибо» отторгает пересаженный орган

*и тем убивает себя. Где же здесь целесообразность и польза для организма? Но система иммунитета, вызывающая отторжение, сложилась в ходе эволюции для выполнения жизненно важной функции — выявления и удаления из организма чужеродных ему макромолекул. Соответствующие механизмы закреплены генетически. Они безусловно полезны. Иначе мы были бы беззащитны против любой инфекции, образующихся в организме мутантных клеток и т. д. Об этом всегда нужно помнить, если мы изменяем естественные условия. Поэтому в подобных ситуациях врачам приходится временно подавлять защитные силы организма. В данном случае иммунные реакции. Однако за это приходится платить. Пересадка органа спасает жизнь больного. Но искусственное ослабление иммунитета повышает вероятность возникновения в последующем опухолевых заболеваний.*

**Пример 2.10.** *Если у собаки перерезать оба депрессорных нерва, то кровяное давление резко повышается. Но целесообразна ли эта реакция? Ведь организму такое повышение совсем не нужно!*

Применим второй вариант эволюционного подхода. Если мы нарушаем естественные взаимоотношения в организме, то он «не знает», что это сделано искусственным путем. И поэтому включает механизмы, которые всегда реагировали на подобные изменения, происходившие в естественных условиях.

По депрессорным нервам от рецепторов дуги аорты передается информация о величине кровяного давления. После перерезки нервов эти импульсы, разумеется, в нервные центры больше не поступают. В естественных условиях это могло бы произойти только при сильнейшем падении кровяного давления. Поэтому центры, как им и положено, дают команду на ответное резкое повышение давления.

Может быть, дочитав до этого места и продолжая размышлять о целесообразности протекающих в организме реакций, Вы остановились и подумали — «а болезнь»? Если так, то Вас можно поздравить с первым успехом. Вы начинаете по-настоящему мыслить физиологически.

Действительно, болезнь, как это ни покажется для некоторых странным, тоже является приспособлением организма к изменившимся в нем самим условиям. Дальше мы остановимся на этом более подробно. Болезнь — это неприятно, может быть даже очень неприятно. Но если бы не было болезни, как состояния, с которым жить все-таки можно, то любое нарушение в организме приводило бы к быстрой смерти.

Итак, если целесообразность какой-либо физиологической реакции для нас не очевидна, следует попытаться рассмотреть эту реакцию в эволюционном плане.

Ибо все физиологические реакции возникли задолго до появления человека. И наш организм принял их, так сказать, по наследству.

Теперь мы можем перейти к следующему принципу. Если целесообразность (физиологический смысл) — это достижение полезного для организма результата, то должны существовать механизмы, обеспечивающие получение такого результата. Все эти механизмы объединяются кардинальным понятием физиологии, которое составляет самую глубокую его сущность. Это понятие — регуляция.

## 2.4. Принцип регуляции физиологических функций

Физиологическая регуляция — это совокупность изменений, которые происходят в организме в ответ на воздействие факторов внешней и внутренней среды, осуществляются специальными механизмами и приводят к приспособительному, полезному для организма результату.

Самые разнообразные показатели — артериальное давление, осмотическое давление крови, температура тела, количество сахара в крови, число лейкоцитов и соотношение их форм и т. д. поддерживаются на необходимом в данный момент уровне и переходят с одного уровня на другой только благодаря процессам регуляции.

Если сравнить организм с совершенным, сложно устроенным автомобилем, то регуляция — это водитель, который уверенно ведет свою машину по любым дорогам и в любую погоду.

Чтобы понимать организм, нужно уметь анализировать протекающие в нем регуляторные процессы. Приступая к изучению любой физиологической системы, нужно прежде всего спросить «что делает эта система, на поддержание каких параметров направлена ее деятельность, каким образом она поддерживает эти параметры, как она при этом взаимодействует с другими системами»? Для мыслящего физиологически специалиста оптимальная стратегия состоит в том, чтобы искусственным путем изменить в нужном направлении происходящие в организме процессы. Поэтому необходимо понимать, как осуществляется регуляция этих процессов.

Рассмотрим общие процессы регуляции и ее конкретные механизмы. Одна из особенностей системы, в которой происходят процессы регуляции (говорят также регулирование, управление), состоит в том, что

в ней можно выделить части, называемые входом и выходом. Выход — это та часть системы, которая должна находиться в определенном состоянии. Охарактеризовать данное состояние можно каким-то численным параметром. Такой параметр называется выходная переменная. Примеры выходных переменных — артериальное давление, температура тела, количество сахара в крови и т. д. Вход — это та часть (части) системы, которая влияет на состояние выхода. Параметры, характеризующие состояние элементов входа, называются входные переменные. Например, для выходной переменной «артериальное давление» входами будут работа сердца и сопротивление сосудов, а входными переменными — сила сердечных сокращений (ударный объем), частота сердечных сокращений, просвет сосудов, скорость кровотока, вязкость крови и т. д.

Для того чтобы поддерживать выходные переменные на необходимом уровне, должны протекать определенные процессы. Например, поддержание в нужных пределах температуры тела осуществляется благодаря взаимодействию процессов теплопродукции и теплоотдачи. В свою очередь, интенсивность теплопродукции зависит от сократительной деятельности скелетных мышц (произвольные сокращения и дрожь) и образования тепла во внутренних органах (в первую очередь в печени и кишечнике). Теплоотдача связана с двумя основными процессами — испарением пота и кровообращением в коже, от интенсивности которого зависит количество приносимого с кровью тепла и его отдача с поверхности кожи. Таким образом, схематически систему регуляции температуры тела можно представить следующей схемой (рис. 2.1). При необходимости систему можно дополнительно детали-



Рис. 2.1. Система «регуляция температуры тела»

зировать, например, указать механизмы, обеспечивающие образование тепла в тканях, условия, влияющие на процесс испарения пота и т. д. Но для наших целей пока достаточно представить систему в общем виде.

Мы приходим к следующему важному выводу. При работе с живыми объектами наша основная задача с физиологической точки зрения — помочь организму установить величины своих выходных переменных на оптимальном для данных условий уровне. А для этого нужно знать, как воздействовать на вход системы, каким образом следует изменить входные переменные, чтобы получить желаемый результат на выходе. Если мы хотим изменить состояние той или иной физиологической системы в нужном направлении, мы должны понимать, каким образом ее входные переменные связаны с выходной. Все процессы регуляции в конечном счете преследуют две цели: или удерживать выходные переменные (константы организма) на определенном уровне, или перевести их на другой, более выгодный в данных условиях уровень. Сохранение постоянства констант организма, поддержание функционирования систем организма в определенных пределах называется гомеостаз. Изменение уровня гомеостаза носит название гомеокинез. Обратите внимание на то, что гомеокинез — это не просто любое изменение, а переход от одного стабильного уровня гомеостаза к другому. Когда мы говорим о гомеостазе и гомеокинезе, следует иметь в виду, что константы гомеостаза могут быть жесткими и нежесткими (пластичными). Жесткие константы — это физико-химические показатели, которые в нормально функционирующем организме могут изменяться лишь в очень небольших пределах. Например, величина рН крови. Значительные сдвиги жестких констант опасны для жизни. Нежесткие константы — это физиологические показатели. В зависимости от условий, в которых находится организм, эти константы могут устанавливаться на более высоких или более низких уровнях в относительно широких пределах. Процессы гомеокинеза связаны прежде всего именно с такими переходами.

Рассмотрим пример. Основной обмен — это минимальные энергетические затраты, которые осуществляются в организме в условиях полного физического и эмоционального покоя, то есть, при отсутствии каких-либо воздействий, повышающих интенсивность энергетических процессов в организме.

В обычных условиях величина основного обмена у каждого индивидуума находится на определенном уровне. Если же человек, живущий в средней полосе, переезжает на Крайний Север, то основной обмен у него постепенно увеличивается. Физиологический смысл (целесообразность) этого сдвига понятна. В условиях холода в организме

усиливаются энергетические процессы, что приводит к выработке большого количества тепла. Процессы, способствующие сохранению постоянной величины основного обмена, являются гомеостатическими, а процессы, обеспечивающие переход к другому, в данном случае повышенному уровню основного обмена — гомеокинетическими. В обоих случаях мы имеем дело с разными проявлениями регуляции в организме.

Процессы гомеокинеза могут протекать и весьма медленно, как в приведенном примере, и достаточно быстро. Например, в покое частота пульса у здорового человека составляет 60–70 уд/мин. Если же он побежит, то через несколько минут, а может быть и быстрее, установится новый уровень ЧСС. У одних людей он достигнет, скажем, 120–130 уд/мин, у других 170–180 уд/мин и т. д. В организме встречаются и еще более быстрые гомеокинетические процессы.

Какие же механизмы лежат в основе различных регуляторных реакций? Законы управления (регулирования) в различных системах изучает кибернетика. Ее общие положения можно использовать и в физиологии. При этом следует исходить из того, что в кибернетическом плане любая система регулирования состоит из нескольких основных элементов. Процесс управления заключается в том, что одни элементы системы изменяют свое состояние под влиянием других. Такое взаимодействие направлено на то, чтобы система в целом находилась в необходимом для данных условий состоянии.

Та часть системы, которая меняет свое состояние под влиянием поступающей в нее информации, называется объектом управления. Например, скелетная мышца, сердечная мышца, железа, сосуды в различных участках тела и т. д. Ту часть системы, которая посылает информацию в объект управления, будем называть управляющим элементом. Это, например, те нервные центры головного мозга, от которых идут сигналы к мышцам. Передача сигналов от управляющего элемента к объекту управления называется прямой связью. В данном случае прямая связь осуществляется посредством двигательных нервов, несущих информацию от нервных центров к мышцам, или к каким-либо другим исполнительным органам.

Чтобы управляющий элемент мог посылать информацию в объект управления, он должен ее откуда-то получить. Информация, которая зафиксирована на каком-то носителе и с него поступает в управляющий элемент, называется программой. Она может быть жестко зафиксированной как, например, генетическая программа, или как-то изменяться в ходе деятельности системы.

Передача информации от программы к управляющему элементу тоже входит в прямую связь. Например, программой может быть



закодированная в определенных нервных клетках информация о последовательности движений, которые нужно совершить при выполнении гимнастического упражнения.

Более сложные системы содержат помимо прямой связи и обратную. Обратная связь — это передача в управляющий элемент информации о состоянии объекта управления в каждый данный момент. Для того, чтобы определить состояние объекта, необходимо измерить какие-то его параметры. В нашем примере это может быть степень растяжения мышцы, напряженность ее волокон и т. д. Параметры, характеризующие состояние объекта, определяются измерительным элементом. В данном случае — это рецепторы, заложенные в мышце и реагирующие на ее растяжение.

Таким образом, в управляющий элемент поступают сигналы из программы по прямой связи и из измерительного элемента по обратной связи. В управляющем элементе имеется блок сравнения. Он сравнивает информацию, поступающую как по обратной связи, так и из программы, и на основании сравнения вырабатывает и посылает в объект управления новый управляющий сигнал. Скажем, если мышца сократилась не столь сильно, как требовалось, то блок сравнения обеспечит выдачу откорректированного сигнала, который усилит сокращение мышцы до требуемого уровня.

Из сказанного вытекает важное положение. Между элементами системы управления существуют только информационные связи. А поступающая по ним информация приводит к изменениям энергетических и пластических процессов, которые происходят в системе. Такова общая кибернетическая схема любой системы управления, в том числе и физиологической.

Из приведенной схемы следует, что изменить работу системы можно путем воздействия на любой из ее элементов (программа, управляющий элемент, объект управления, измерительный элемент, линия связи). Применительно к медицине из этого вытекает, что лечение должно начинаться с выявления именно того элемента, в работе которого произошли изменения.

Какие же физиологические механизмы обеспечивают работу систем управления? Существуют два пути осуществления регуляторных процессов — нервный и гуморальный. Поэтому можно говорить о нервной и гуморальной регуляции. В процессе нервной регуляции управляющая информация передается при помощи импульсов возбуждения, которые распространяются по нервным волокнам к объектам управления. При гуморальной регуляции носителями информации являются молекулы тех или иных веществ, поступающие в кровь и через нее действующие

на органы, являющиеся объектами управления. Нервную и гуморальную регуляцию нельзя рассматривать в отрыве друг от друга. Между ними существует взаимодействие. Например, нервные импульсы могут активировать эндокринные железы, выделяющие гормоны — важнейшие факторы гуморальной регуляции. В свою очередь гормоны могут влиять на состояние нервных клеток. Количество подобных примеров достаточно велико и с ними Вы встретитесь в последующем изложении.

И нервная, и гуморальная регуляция взяты как в отдельности, так и во взаимодействии, направлены на достижение одной и той же цели — обеспечить изменение деятельности органов и систем, носящее полезный, приспособительный в данных условиях характер.

Остановимся более подробно на роли обратных связей в осуществлении процессов регуляции. В теории регулирования связью называется передача информации. Прямая связь — это передача команды на исполнение. Например, из мозга поступают сигналы к мышце, и она сокращается. По блуждающему нерву поступают импульсы в сердце, и оно останавливается. По обратной же связи доставляется информация о состоянии исполнительного органа. В процессах регуляции прямая и обратная связи неразрывно связаны. Приведем пример из военной области. Если войска не получают приказы от командования, то они вынуждены бездействовать (нет прямой связи). Но, если командование в свою очередь не получает информации о состоянии войск, об их передвижении, потерях и т. д., то оно не сможет отдавать новые приказы (нет обратной связи).

Сущность регуляции в организме состоит в том, что нервные центры получают информацию о состоянии различных органов и систем от соответствующих рецепторов и, обработав эту информацию, посылают нужные команды в исполнительные органы. Таким образом в ходе регуляции происходит постоянное взаимодействие прямой и обратной связи. Обратные связи позволяют реагировать на возникающие в организме отклонения. Например, повышение или понижение артериального давления, изменения уровня сахара в крови, повышение температуры тела и т. д.

Если необходимо вернуть систему в исходное состояние, иначе говоря, уменьшить возникшее отклонение, свести его к нулю, то такая связь называется отрицательной обратной связью (она «отрицает» возникшее отклонение, устраняет его и тем самым способствует возврату системы в состояние, от которого она отклонилась). Однако иногда возникают такие ситуации, когда необходим быстрый, скачкообразный переход в новое состояние. В этом случае возникшее отклонение нужно

не уменьшать, а наоборот, еще более увеличивать. Такая обратная связь называется положительной.

Можно сказать, что обратная отрицательная связь действует по принципу «если больше, то меньше, если меньше, то больше», а положительная обратная связь — «если меньше, то еще меньше, если больше, то еще больше».

Таким образом, отрицательная обратная связь обеспечивает механизм самоограничения, когда та или иная система удерживает себя на определенном уровне, а положительная обратная связь работает в механизмах самостимуляции, когда система быстро, скачкообразно переходит на новый уровень. Во многих случаях отрицательная и положительная обратные связи взаимодействуют, что обеспечивает эффективное осуществление регуляторного процесса. Рассмотрим пример, который иллюстрирует такое взаимодействие. Разбирая его, следите за ходом рассуждений. Моча образуется в почках непрерывно и по мочеточникам поступает в мочевой пузырь. Из пузыря моча выводится наружу периодически. Произведем физиологический анализ этого процесса.

Прежде всего, целесообразно ли наличие мочевого пузыря как такового? Безусловно, ибо в противном случае моча выводилась бы наружу непрерывно, что биологически невыгодно многим организмам. Исключение составляют птицы, у которых отсутствие мочевого пузыря связано с полетом. У других же организмов наличие мочевого пузыря позволяет выводить мочу периодически, порциями. Пузырь в рассматриваемой ситуации является объектом управления. Целесообразно ли, чтобы моча выводилась маленькими порциями? Очевидно, нет, иначе моча выделялась бы слишком часто. Целесообразно ли, чтобы порции были очень большими? Тоже нет, так как возникла бы угроза перерастяжения и травмирования мочевого пузыря. Следовательно, должен существовать определенный, не слишком большой уровень растяжения пузыря скопившейся мочой. При достижении этого уровня мышечный сфинктер, находящийся в шейке мочевого пузыря, должен расслабляться, а гладкие мышцы пузыря сокращаться, что приводит к выбрасыванию мочи через мочеиспускательный канал наружу. В действительности так и происходит. При накоплении в пузыре определенного количества мочи он соответственно растягивается. Степень этого растяжения улавливается рецепторами (измерительный элемент), находящимися в стенках мочевого пузыря. Возбуждение от рецепторов передается в крестцовый отдел спинного мозга, где находится центр (управляющий элемент) рефлекса мочеиспускания, и, если не происходит произвольное (сознательное) торможение рефлекса (которое

тоже имеет свои границы), то сфинктер расслабляется и начинается сокращение гладких мышц пузыря. В этом проявляется действие отрицательной обратной связи — она не позволяет пузырю растягиваться сверх определенного уровня.

Если Вы внимательно анализируете данный пример, то возможно задумаетесь над тем, почему же опорожнение пузыря не прекращается, как только растяжение его стенок уменьшится после выхода первой же порции мочи? Действительно, отрицательная обратная связь способствует удержанию регулируемой величины на определенном уровне. В некоторых случаях этого достаточно. Например, при поддержании постоянства артериального давления, температуры тела, осмотического давления крови и т. д. Но в нашем случае, если бы в процессе регуляции работы мочевого пузыря участвовала только отрицательная обратная связь, это привело бы к тому, что пузырь был все время наполнен определенным количеством мочи. При увеличении этого количества избыток выбрасывался бы за счет сокращения мышц пузыря, но оно сразу же прекращалось, как только растяжение стенок уменьшится до заданного уровня. Таким образом, ситуация оказывается более сложной. Отрицательная обратная связь предупреждает перерастяжение пузыря, но не может обеспечить быстрый переход в новое состояние — полное опорожнение. Вы, очевидно, уже догадались, что здесь необходима положительная обратная связь, которая как раз и обеспечивает быстрый переход системы в новое состояние. Посмотрим как это происходит.

Когда моча попадает в мочеиспускательный канал, он растягивается и раздражаются заложенные в его стенках рецепторы. Возникающие импульсы стимулируют центр мочеиспускания, который заставляет мышцы мочевого пузыря продолжать сокращаться. Таким образом, прохождение мочи по мочеиспускательному каналу приводит к сокращению мышц пузыря, а это в свою очередь способствует дальнейшему выбросу мочи в канал и продолжению растяжения его стенок. Обратите внимание на типичную для положительной обратной связи картину. Сокращение мышц мочевого пузыря приводит к прохождению мочи по мочеиспускательному каналу и растяжению его стенок. А растяжение стенок канала стимулирует дальнейшее сокращение мышц пузыря. Система сама себя возбуждает.

Рецепторы, образующие рецептивное поле рефлекса мочеиспускания, реагируют не на любое раздражение, а на специфическое, в данном случае — растяжение стенок. На изменение давления рецепторы не реагируют. В чем физиологический смысл этой особенности? Гладкие мышцы обладают свойством пластичности. При растяжении их напряжение меняется незначительно, в отличие от скелетных мышц,

которые сопротивляются растяжению. Это свойство гладких мышц физиологически целесообразно, так как благодаря ему в полости пузыря не возникает большое давление, что было бы нежелательно. Но если так, то изменения давления внутри мочевого пузыря не будут давать точную информацию о количестве находящейся в нем мочи. Значительно точнее информация, основанная на степени растяжения стенок пузыря. Именно об этом и сообщают его рецепторы. Подведем итоги. Без прямой связи нервная система не может «командовать» исполнительными органами, без обратной связи «не знает», как командовать, не получая информации о состоянии этих органов. Без отрицательной обратной связи система не сможет компенсировать отклонение от заданного состояния, без положительной обратной связи не сможет быстро переходить в новое состояние, когда это потребуется. Положительная обратная связь в отличие от отрицательной должна действовать в течение относительно короткого времени. В противном случае в системе могут возникнуть нарушения, вплоть до выхода ее из строя и саморазрушения.

Будущему врачу очень важно понимать, что многие патологические состояния связаны с нарушением именно информационных процессов в той или иной физиологической регуляторной системе. Например, при блокаде проводящей системы сердца возбуждение из синусного узла (управляющий элемент) не доходит до мышечных волокон миокарда (объект управления). Сердце не может нормально сокращаться, так как не получает необходимых команд (сигналов, несущих информацию). Для спасения жизни больного необходимо вводить в сердце искусственную информацию (оживить в него электрический стимулятор). Если же выключить рецепторы, заложенные в оболочках сердца, то оно сохранит способность к сокращениям, но не сможет адекватно изменять свою работу при каких-либо изменениях в самом сердце, так как не будет доставляться информация о характере и величине этих нарушений.

Для того, чтобы в системе возникли регуляторные процессы, необходима информация об изменениях, которые произошли в ней или вне нее. В зависимости от характера этих изменений различают несколько типов регулирования, а именно: по отклонению (рассогласованию) и по возмущению, а также по параметру и по производной.

Регулирование по отклонению состоит в том, что система реагирует на любое отклонение выходной переменной от заданного уровня (рассогласование). Например, если организм подвергается действию холода, это может привести к понижению температуры крови. Рецепторы, находящиеся в гипоталамусе, воспринимают это воздействие и передают соответствующую информацию в центр терморегуляции. Там происходит сравнение реальной температуры с заданной (определяется ошибка

рассогласования) и посылаются сигналы в мышцы, в которых возникают произвольные сокращения — дрожь. В результате выделяется дополнительное количество тепла и температура тела повышается. Аналогичным образом при перегревании организма терморепцепторы раздражаются кровью, имеющей повышенную температуру, и теперь центр терморегуляции активирует потовые железы. Выделившийся пот испаряется, что способствует отдаче избытка тепла и охлаждению организма.

Регуляция по отклонению надежно компенсирует сдвиги, которые могут возникать в состоянии физиологических систем. Однако при этом имеет место запаздывание. Пока отклонение достигнет достаточной величины, пока сработают все элементы системы управления, может пройти относительно большое время. Этого недостатка лишена регуляция по возмущению.

При регуляции по возмущению система реагирует на сигналы, которые сообщают не о том, что отклонение уже произошло, а о том, что оно может произойти в будущем. Это регуляция с опережением, а информацию, которая при этом поступает, называют опережающей. Обратимся к рассмотренному выше примеру.

Если человек подвергается действию холодного ветра, то раздражаются рецепторы кожи. При этом охлаждения крови еще не происходит. Однако, если действие ветра будет продолжаться, такое охлаждение неминуемо наступит. Поскольку в системе имеются элементы, осуществляющие регулирование по возмущению, мышечная дрожь возникает уже при охлаждении кожи, но еще до того, как произойдет понижение температуры «ядра», то есть, внутренних отделов организма.

Регулирование по возмущению позволяет предупредить возникновение отклонения. Однако в системах, работающих только по возмущению, отсутствуют обратные связи. Поэтому такие системы будут реагировать на возмущение до тех пор, пока оно не прекратится, независимо от величины выходной переменной. Оптимальным вариантом будет комбинированная система, которая может работать и по отклонению, и по возмущению. Именно такими являются физиологические системы организма.

Системы регулирования в своей деятельности могут использовать и другие принципы, например, регулирование по параметру и по производной. Система, работающая по параметру, реагирует на возникшее в ней отклонение тем сильнее, чем больше величина этого отклонения. Так, например, в опытах на козах было показано, что чем сильнее охлаждают кровь животного, тем больше интенсивность возникающей мышечной дрожи. Таким образом, система работающая по параметру, реагирует на величину отклонения.

Система, работающая по производной, реагирует на скорость возникающего отклонения. Воспользуемся рассмотренным выше примером о механизме мочеиспускательного рефлекса. При достаточно сильном растяжении мочевого пузыря возбуждаются заложенные в его стенках рецепторы, посылающие импульсы в центры, находящиеся в крестцовом отделе спинного мозга. Установлено, что чем быстрее происходит растяжение, тем интенсивней этот поток импульсов.

Физиологический смысл регулирования по производной понятен. Чем быстрее нарастает отклонение в системе, тем больше опасность, что оно может достичь слишком большого уровня. Поэтому система начинает заранее противодействовать нарастанию, пользуясь информацией о большой его скорости.

С регуляторными процессами в организме связан еще один важный физиологический принцип. Его можно назвать «система — антисистема» или принцип страховки. Он тоже сложился в ходе эволюции и его приспособительное значение очевидно, хотя не всегда о нем помнят. Устойчивость этого принципа становится понятной из примеров.

*Пример 2.11.* Система свертывания крови останавливает кровотечение из поврежденных сосудов. Это полезно. Но, если в работе этой системы произойдет сбой, то может начаться свертывание крови в неповрежденных сосудах, что очень опасно. Не случайно поэтому в ходе эволюции возникла не только свертывающая, но и антисвертывающая система, которые совместно и управляют процессами гомеостаза.

*Пример 2.12.* Специальные группы лейкоцитов обеспечивают устранение чужеродных для организма веществ и клеток. Но, если эти лейкоциты слишком «распоясаются», то в дело вступают лейкоциты-супрессоры, которые следят за тем, чтобы активность противоположной системы находилась в допустимых пределах и не причинила вред собственному организму, атакуя нормальные клетки.

*Пример 2.13.* Пепсин желудочного сока переваривает белки пищи. Но чтобы он не мог переваривать стенки протоков желез и самого желудка, природа предприняла защитные меры. Фермент выделяется в неактивном состоянии и активируется только в желудке, стенки которого в свою очередь защищены слоем слизи.

*Пример 2.14.* В организме существует ноцицептивная система, обеспечивающая возникновение ощущения боли. Одновременно имеется и антиноцицептивная система, способствующая ограничению болевых ощущений при нормальном состоянии организма.

Таким образом при выработке умения мыслить физиологически очень важно в каждом конкретном случае понимать, в частности, как

протекает регуляция той или иной функции, с чем связаны изменения регуляторных процессов, как они соотносятся с принципом целесообразности. Физиологические механизмы регуляции мы рассмотрим при решении соответствующих задач.

Если организм достаточно часто подвергается действию каких-либо факторов, он начинает к ним приспосабливаться. При этом происходит перестройка регуляторных механизмов, направленная на уменьшение сдвигов, первоначально вызываемых действующим фактором. Иначе говоря, организм стремится уменьшить цену, которую он вынужден платить в ходе противодействия данному фактору. С этим связано важнейшее свойство всех живых систем — адаптивность или приспособляемость.

## 2.5. Принцип адаптивности

Адаптация — это приспособление живой системы к постоянно или достаточно часто действующему фактору. В результате организм отвечает на воздействие этого фактора все менее значительными сдвигами и соответственно затрачивает при этом все меньше энергии. Адаптации могут быть как генетическими, возникшими в филогенезе и присущими всему виду, так и индивидуальными, которые появляются у данной отдельной особи в течение ее жизни.

Адаптация развивается двухфазно. Сначала на макроуровне — физиологическая адаптация. Она возникает более быстро, но менее экономична. Вторая фаза протекает на микроуровне — биохимическая адаптация. Она появляется не сразу, но зато является более экономичной. Например, при воздействии на человека тепла сначала образуется все больше пота и потоотделение включается все быстрее. По мере развития адаптационного процесса пота образуется меньше, но зато изменяется его качественный состав. Это способствует более эффективному испарению, при котором отнимается больше тепла.

При охлаждении возникают произвольные мышечные сокращения — дрожь.

Это приводит к значительным затратам энергии, часть которой превращается в тепло. Если же холод действует длительно (множественно), постепенно развивается несократительный термогенез — биохимическая перестройка, в ходе которой выделяется большое количество тепла в несокращающихся мышцах.

При физической тренировке нагрузка сначала вызывает значительное учащение сердечных сокращений, но затем начинаются адаптивные изменения на микроуровне, т. е., опять-таки биохимическом, благода-



ря чему сердце работает более эффективно. Оно сокращается сильнее, ударный объем возрастает, а ЧСС уменьшается.

Способность к адаптации — универсальное свойство всего живого. Благодаря ему организмы могут существовать в самых разнообразных условиях при воздействии самых различных факторов. Более того, болезнь, как уже говорилось выше, тоже является формой приспособления к неблагоприятным для данного организма условиям. К сожалению, для многих врачей такая мысль представляется дикой. А между тем еще И. П. Павлов сказал «понимаемые в глубоком смысле физиология и медицина неотделимы». Нашему великому физиологу принадлежат и слова о том, что многие изменения, которые происходят в организме при какой-либо патологии, представляют собой «физиологическую меру против болезни». Поэтому врач, умеющий мыслить физиологически, способен видеть корни и сущность болезни гораздо лучше, чем тот, кто подходит к лечению чисто механически по принципу «раз у больного изменился какой-то показатель, нужно воздействовать на организм так, чтобы вернуть этот показатель к нормальным величинам». Понятие «нормализация» у таких врачей по сути своей антифизиологично. Рассмотрим в связи с этим наглядный пример.

***Пример 2.15.** Если в крови у человека обнаружено повышенное количество эритроцитов, то здесь возможны три принципиально различных ситуации. Соответственно и тактика врача должна быть адекватной этим ситуациям.*

А. Наш пациент длительное время живет в горах на большой высоте. Тогда увеличение количества эритроцитов не имеет никакого отношения к патологии. Это приспособительная физиологическая реакция в ответ на воздействие пониженного содержания кислорода в атмосфере.

В. Если такой же сдвиг обнаружен у человека, живущего на равнине, то мы имеем дело с физиологической мерой против гипоксии, возникшей в организме в связи с какими-то нарушениями в нем самом. Борьбаться с этим сдвигом, как таковым, бессмысленно, потому что и здесь он носит приспособительный характер. Необходимо найти и попытаться устранить причину возникновения данного сдвига. И тогда организм сам поставит все на место.

С. Наконец, возможна и третья ситуация. В результате какого-то патологического воздействия (новообразование, токсические вещества и т. п.) происходит постоянное раздражение тканей, которые прямо или косвенно участвуют в образовании эритроцитов. В этом случае

ответная реакция не только свидетельствует о наличии патологического процесса, но и не имеет приспособительного значения. ▷

Таким образом понимание принципа адаптивности в работе организма помогает усвоить и положение о том, что патология — это измененная физиология. В больном организме протекают те же реакции, что и в здоровом, но на других уровнях, с другими количественными характеристиками. Борясь с возникшими нарушениями, организм использует уже имеющиеся у него механизмы. Ничего другого создать он не может, потому что эти другие механизмы не записаны в его генах. Поэтому очень важно уметь правильно оценивать работу физиологических систем в условиях функциональной нагрузки, требующей адаптивной, приспособительной реакции.

В связи со всем сказанным необходимо еще раз напомнить приведенное ранее принципиальное соображение. Организм не может реагировать сразу на все падающие на него раздражения. Он выбирает из них то, которое в данной ситуации является наиболее важным и отвечает прежде всего на него. При этом могут произойти такие изменения, которые потребуют для их компенсации принять дополнительные физиологические меры. Это в свою очередь может вызвать необходимость новых изменений и т. д. Такая цепочка иногда оказывается весьма длинной и на любом из ее этапов может наступить и абсолютная компенсация, и относительная компенсация и, что хуже всего, истощение, срыв адаптационных возможностей организма.

Умение распознавать приспособительный характер возникающих в организме реакций приходит далеко не сразу. Но, если удастся его выработать, то такой врач безусловно, сможет мыслить физиологически и будет успешно лечить своих больных, потому что для него станет ясной основная задача «настоящего» врача — искусственным путем помогать организму оптимально использовать собственные защитные механизмы. Поясним это еще одним примером.

***Пример 2.16.** У человека обнаружено увеличение границ сердца или, говоря житейским языком, расширение сердца. Как трактовать это явление? Если наш пациент испытывает большие физические нагрузки и в связи с этим в сердце усилились процессы синтеза белка, масса сердца увеличилась и оно стало сокращаться с большей силой, то это — приспособительная реакция, носящая оптимальный характер. Остается только сказать — сердце расширилось и на здоровье. Произошла так называемая рабочая гипертрофия сердца.*

Однако возможна и другая ситуация. Расширение сердца и здесь носит приспособительный характер, но эта реакция уже не оптималь-

ная. В данном случае организм не мог увеличить массу сердца, так как оно было ослабленным. При физических нагрузках такое сердце не может справиться с увеличенным притоком крови путем усиления сокращений и в силу этого начинает растягиваться, грубо говоря, как резиновая камера. В соответствии с законом Франка—Старлинга при дополнительном растяжении волокон миокарда они сокращаются сильнее. Именно в этом и состоит адаптивный характер растяжения сердца. Но, как уже говорилось, такая реакция не оптимальна. При дальнейшем растяжении может быть достигнут предел, после которого сокращения сердца станут ослабевать. Этот переход от положительного эффекта к отрицательному нужно объяснять уже на микроуровне.

Таким образом благодаря способности к адаптации любая живая система может приспособливаться к действию самых разнообразных факторов. Приспособливаться всегда, в любых условиях, даже из последних сил. Но, как мы видели, чем меньше остается сил, тем менее эффективным становится приспособление.

Рассмотренные принципы физиологического мышления тесно связаны между собой. Так, адаптивность физиологических реакций, безусловно, носит целесообразный характер, что обусловлено естественным отбором. А объединяет эти положения принцип регуляции, который конкретизирует их реализацию.

Нам осталось рассмотреть еще один принцип. Он стоит несколько особняком но также играет важную роль при выработке умения мыслить физиологически.

## 2.6. Термодинамический подход в физиологии

Многие физиологические явления можно понять и объяснить, если использовать при этом термодинамический подход. Он основан на положениях, составляющих первый и второй законы термодинамики.

В популярном изложении эти законы весьма просты. Первый закон постулирует невозможность как возникновения энергии из ничего, так и бесследного ее исчезновения. Все энергетические процессы представляют собой превращения одного вида энергии в другой. Если при этом совершается какая-то работа, то часть энергии теряется в виде тепла, которое рассеивается в пространстве. Поэтому в соответствии с первым законом термодинамики невозможен не только вечный двигатель первого рода т. е., машина, которая постоянно работала бы только за счет энергии, извлекаемой из самой себя, но и двигатель с КПД 100 %. Если эти закономерности понятны, то не составит труда ответить на следующий вопрос.

**Пример 2.17.** При сокращении сердца оно выбрасывает в аорту порцию крови, сообщив ей при этом некоторую энергию. В покое 95–97 % этой энергии расходуется на преодоление сопротивления сосудистой системы, что находит отражение в возникновении кровяного давления. В аорте оно составляет 120–130 мм рт. ст. В полых венах давление падает до нуля. Куда же девалась полученная кровью энергия?

**Ответ.** Энергия была потрачена на преодоление сил трения, возникающих при течении крови по сосудам, и превратилась в тепло. Отсюда можно сделать существенный практический вывод, ответив на следующий вопрос. Как определить затраты энергии в целом организме, например, за сутки? Ответ очевиден. В конечном счете все виды энергии в организме превращаются в тепло. Поэтому достаточно измерить количество тепла, выделенное человеком или животным за определенное время. ▶

**Примечание.** Вам должно быть понятно, какие условия следует соблюдать, чтобы получить правильный ответ. Во-первых, в ходе исследования человек не должен производить механическую работу. Если, например, он будет поднимать штангу, то часть энергии уйдет на перемещение груза и не будет учтена. Мы сможем уловить только ту долю этой энергии, которая превратится в тепло, поскольку мышца, как и любой другой двигатель, не может работать с КПД 100 %. Во-вторых, за время опыта не должна изменяться масса тела. Если человек толстеет, то часть энергии уйдет на синтез дополнительных веществ. Если худеет, выделится дополнительная энергия за счет распада собственных веществ организма.

Термодинамический подход может понадобиться и при решении чисто медицинских вопросов. Вот один из многих возможных примеров.

**Пример 2.18.** Даже мало искушенные в медицине люди имеют представление о том, что инфаркт миокарда возникает из-за нарушения кровоснабжения сердца, например, при образовании тромбов в коронарных сосудах или сильном их спазме. Но как объяснить не столь уж редкие случаи инфаркта, когда кровоснабжение сердечной мышцы не испытывает столь серьезных нарушений? В литературе описан такой случай. Человек, перенесший инфаркт миокарда, стал после выздоровления заниматься оздоровительным бегом. К сожалению, он или не знал, или забыл важное правило, которое обязательно следовало соблюдать, а именно — бежать в достаточно медленном темпе и ни в коем случае не поддаваться искушению посоревноваться с кем-нибудь. В самом конце дистанции бегуна обогнала группа молодежи. Поскольку оставалось пробежать каких-то 100 метров, он решил ускорить бег и догнать молодых. И, действительно, догнал. И тут же упал замертво.

Этот трагический исход вполне понятен при термодинамическом подходе.

Сердце не сможет работать, если оно не будет получать ровно столько энергии, сколько будет расходовать. А у больного сердца возможности в этом отношении ограничены. Поэтому ускорение бега оказалось фатальным.

Если первый закон термодинамики говорит о количественных соотношениях при превращениях энергии, то второй закон определяет направление процесса. Состояние любой системы можно охарактеризовать двумя термодинамическими параметрами — свободная энергия и энтропия. Свободная энергия — это та часть общей энергии, которая может быть превращена в работу. Энтропия — мера неупорядоченности системы, хаотичности ее состояния.

Если в клетке происходит синтез белковых молекул, то упорядоченность повышается, молекулы становятся более сложными, неоднородными в разных направлениях. Соответственно энтропия клетки понижается, а свободная энергия повышается. При распаде молекул картина обратная и энтропия повышается, а свободная энергия понижается.

Второй закон термодинамики утверждает, что при самопроизвольных процессах (т. е., без какого-либо вмешательства извне) свободная энергия системы всегда уменьшается вплоть до нуля, а энтропия возрастает до максимума.

Житейские иллюстрации второго закона общеизвестны. Нагретые тела самопроизвольно остывают, но не наоборот. Сжатые газы стремятся расшириться, а не сжаться еще больше. Молекулы сахара после растворения в воде постепенно равномерно распределяются во всем ее объеме, а не собираются в одном месте. Заряженный конденсатор из-за утечки в конце концов полностью разрядится. Фактор времени здесь никакой роли не играет. Важно лишь, что рано или поздно, через 10 или 100 лет это неминуемо произойдет. Но даже за тысячи лет разряженный конденсатор не сможет самопроизвольно зарядиться. Все это простые и понятные примеры. Сложнее обстоит дело с живыми организмами.

***Пример 2.19.** Синтез белковой молекулы начинается с построения ее первичной структуры. Для этого необходимы весьма значительные затраты энергии, а также получение информации, которая передается с помощью нуклеиновых кислот. А вот образование третичной структуры происходит самопроизвольно. Молекула «сама» свертывается в клубок, причем строго специфично для каждого белка. Почему?*

**Ответ.** Если процесс идет самопроизвольно, значит, при этом свободная энергия системы уменьшается. Как же обстоит дело в данном случае? Аминокислоты, входящие в состав белковой молекулы, могут

быть гидрофильными или гидрофобными. Для удержания гидрофобных групп в воде требуется дополнительная энергия. Но в соответствии с вторым законом термодинамики любая система стремится уменьшить запас свободной энергии. Поэтому молекула самопроизвольно свертывается таким образом, что гидрофобные группы «прячутся» внутри нее, так сказать, подальше от воды. А поскольку первичные структуры индивидуальных белков различаются, в частности, по расположению гидрофобных групп, то и свертывание каждой молекулы происходит строго индивидуально. ▷

Очень важным для понимания многих вопросов является понятие градиента.

Если скорость — это изменение какой-либо величины во времени, то градиент — изменение величины в пространстве. Например, в кровеносной системе существует градиент давления — оно постепенно уменьшается от аорты до полых вен. В любом помещении имеется градиент температуры — чем ближе к потолку, тем воздух теплее. В месте впадения в океан очень больших рек можно обнаружить весьма значительный градиент солености воды — чем ближе к устью, тем вода менее соленая.

Все процессы в организме могут идти в одном из двух направлений — или по градиенту, или *против* градиента. По градиенту — значит, от большего к меньшему. Против — от меньшего к большему. Исходя из второго закона термодинамики, можно утверждать, что, если процесс идет против градиента, то для этого обязательно требуются затраты энергии. По градиенту же процесс идет самопроизвольно. Здесь можно провести аналогию с деньгами. Чтобы их накопить, надо работать, затрачивать энергию. А чтобы потратить накопленное, особого труда не требуется.

При анализе различных физиологических процессов термодинамический подход сразу же позволяет установить, на каких этапах необходимо затрачивать энергию, а когда процесс может идти самопроизвольно.

*Пример 2.20.* Для образования и выделения пота необходима энергия, которая обеспечивает работу потовых желез. После того как пот выделился, он будет испаряться с поверхности кожи самопроизвольно без затраты энергии организмом. Однако для этого необходимо наличие градиента давления паров воды между поверхностью кожи и окружающим воздухом. Поэтому в бане пот практически не испаряется, а стекает по коже. В нормальных условиях пот будет испаряться быстрее, если дополнительно нагреть кожу. Но здесь уже организму придется потратить энергию, чтобы увеличить приток к коже нагретой крови.

Процессы, которые идут с затратой энергии (против градиента), называются активными, а без расхода энергии, самопроизвольно (по градиенту) — пассивными. Умение различать пассивные и активные процессы необходимо при решении некоторых задач. Таких как, например, эта.

*Задача.* При раздражении мышцы одиночными ударами электрического тока она каждый раз сокращается и расслабляется. Затем мышцу охлаждают и продолжают раздражать. В этих условиях она работает более медленно. Теперь надо ответить на два вопроса

1. Почему замедляется работа мышцы?
2. Что замедлится в большей степени — сокращение или расслабление?

Накопленный Вами опыт должен подсказать, что задачу нужно решать сразу на микроуровне.

*Ответ.* Мышца, как и любой другой орган, работает за счет химической энергии, которая непрерывно освобождается в клетках. Главный носитель энергии — АТФ. Постоянный ее распад требует быстрого ресинтеза за счет соответствующих химических реакций. Известно, что охлаждение замедляет скорость химических реакций. Отсюда ясен ответ на первый вопрос. Сложнее обстоит дело со вторым. С ним может справиться только тот, кто хотя бы в общих чертах представляет себе механизм мышечного сокращения и поэтому сможет работать на микроуровне. >

Если такое представление имеется, то остается только уточнить, какие процессы являются активными, а какие пассивными. Ключевую роль здесь играют ионы кальция. Они обеспечивают электромеханическое сопряжение т. е., переход электрического процесса (потенциал действия) в механический (укорочение мышечных волокон). Ионы кальция в большом количестве находятся в саркоплазматическом ретикулуме. При деполяризации его мембраны потенциалом действия ионы кальция выходят по градиенту и способствуют соединению актима с миозином — поперечные мостики толстых протофибрилл присоединяются к тонкой протофибрилле и смещают ее «на один шаг». Далее каждый мостик должен отсоединиться и затем взаимодействовать со следующим участком тонкой протофибриллы и т. д. Но чтобы мостики могли отщепиться, ионы кальция должны возвратиться «домой» — в саркоплазматический ретикулум — против градиента. Это уже активный процесс, который требует затраты энергии АТФ для работы так называемого кальциевого насоса. Теперь понятно, что основная энергия в мышце тратится не на сокращение, а на расслабление. Поэтому при охлаждении мышцы в большей степени замедлится фаза расслабления.

Такая же картина может наблюдаться при утомлении мышцы. Здесь тоже имеет место недостаток АТФ. Когда мы говорим, что «затекла» рука или нога — это проявляется нарушение нормального расслабления мышц. Вернемся к тому, что энтропия любой системы всегда стремится к увеличению. Дотошный читатель может задать каверзный вопрос — а как же тогда объяснить существование жизни на Земле? Ведь жизнь — это высокоупорядоченное состояние и, следовательно, она определяет низкий уровень энтропии, которая вопреки второму закону термодинамики не желает повышаться уже сотни миллионов лет.

Действительно, если рассматривать Землю изолированно, то получаются большие неприятности. Но все дело в том, что жизнь на Земле существует только потому, что она использует энергию, поступающую от Солнца. В общей системе Земля—Солнце понижение энтропии, связанное с существованием на Земле живых существ, сопровождается огромным увеличением энтропии на Солнце (потеря им энергии и массы). Поэтому в этой общей системе в целом энтропия повышается. Так что со вторым законом и здесь все в порядке.

Наверно, Вы еще не забыли о больном, перенесшем инфаркт миокарда и погибшем при попытке ускорить бег. В связи с этим нужно хотя бы кратко остановиться на важнейшем для биологии и медицины термодинамическом понятии. Это — стационарное состояние. В очень упрощенной форме его можно определить как способность системы уравнивать расход и поступление энергии. При любых воздействиях на живую систему происходят изменения энергетических потоков. Но затем они обязательно должны уравновеситься. В результате стационарное состояние системы или вернется к исходному уровню, или установится на новом.

Приведем простой пример. В покое у большинства здоровых людей ЧСС составляет 60–70 уд/мин. Если человек побежит, ЧСС начнет возрастать — 90–110–130–140 уд/мин и т. д. Но через какое-то время неизбежно установится новое стационарное состояние. Допустим, ЧСС достигнет 160–170 уд/мин и стабилизируется на этом уровне, так как теперь работа сердца будет удовлетворять возросшие потребности организма.

Из сказанного вытекает важнейший вывод. Если живая система в условиях функциональной нагрузки окажется неспособной установить новое стационарное состояние, то она неминуемо погибнет из-за нехватки энергии. Именно это и произошло с больным, о котором шла речь.

В заключение попытайтесь самостоятельно решить задачу, которая носит скорее развлекательный характер, так как можно предложить



только идею решения, но тем не менее в научном отношении она вполне обоснована и лежит на стыке биологии и термодинамики.

***Задача.** Как известно, в Мировом океане находится огромное количество золота. Но оно растворено в еще более огромном количестве воды и пытаться извлечь его при помощи каких-то технических средств бессмысленно. Потребуются финансовые затраты, которые намного превысят стоимость добываемого драгоценного металла.*

*Предложите теоретически такой способ извлечения золота из морской воды, который, если бы его удалось осуществить, позволит вести добычу с минимальными затратами.*

Подведем предварительные итоги. Мы разобрали некоторые положения, которые должны помочь Вам осваивать умение мыслить физиологически. Однако даже при наличии такого умения его реализация, например, при решении задач может натолкнуться на трудности. В частности, остается неясным, как ответить на главный вопрос, который должен ставиться (но, увы, далеко не всегда это происходит при решении самых различных задач). Это поистине коронный вопрос. *С чего начать?*

Рассмотрим следующий пример.

***Пример 2.21.** Представьте, что Вам дают список из нескольких десятков различных факторов (тепло, холод, избыток углекислого газа, физическая нагрузка, действие адреналина, кровопотеря и т. д). Требуется ответить, как каждый из этих факторов повлияет на величину кровяного давления. В физиологии имеются всего два варианта ответа на подобные вопросы. При воздействии любого агента физиологические показатели могут или увеличиваться или уменьшаться. Но пытаться механически запоминать, как изменится тот или иной показатель при действии какого-либо фактора трудно да и мало эффективно. Хотя, к сожалению, многие привыкают действовать именно таким образом. Работа пойдет гораздо продуктивней, если научиться в каждом конкретном случае находить элемент системы, в первую очередь реагирующий на данное воздействие, а затем определять, как при этом изменяется состояние всей системы. Для этого нужно уметь, во-первых, четко представить систему в целом, во-вторых, разбить ее на элементы и, в-третьих, рассмотреть взаимодействие между элементами.*

Вот мы и подошли к понятиям, которые должны сыграть ключевую роль при освоении методики решения учебных (и не только учебных) задач. Это понятия *система* и соответственно *системный анализ*. Ввиду особой важности они заслуживают рассмотрения в специальной главе.

## Глава 3

---

### **Системный подход и его значение**

---

Системный подход (иногда говорят системный анализ) основан на том, что все изучаемые объекты рассматриваются, как системы. При этом значительно повышается эффективность решения задач в любой сфере деятельности. Чтобы понять, почему это происходит, начнем с определения системы. Таких определений существует несколько десятков. Остановимся на том, которое в наибольшей степени отвечает нашим целям.

Система — это совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих элементов. В результате их взаимодействия достигается определенный полезный результат.

Все живые объекты — организмы, органы, клетки отвечают именно такому определению. Его мы и будем использовать во всей последующей работе. Однако в некоторых случаях нам потребуются более широкий подход. Дело в том, что живые системы могут взаимодействовать не только друг с другом, но и с внешними факторами — техническими и природными. Например, если человек попал в метель, то на него действуют ветер, холод, летящие снежинки. Это — элементы внешней среды. Но в отличие от истинной системы эти элементы взаимодействуют между собой не закономерным, а чисто случайным образом и это взаимодействие не направлено на получение какого-либо полезного результата. Несколько позже мы рассмотрим ситуацию с так называемой «собачьей пещерой». Человек или животное, оказавшиеся в этой пещере, подвергаются воздействию ряда факторов, которые влияют на живые организмы, но между собой могут вообще не взаимодействовать. Таким образом внешняя среда из нескольких признаков, позволяющих называть тот или иной объект системой, обладает только одним — совокупностью каких-то элементов. Поэтому во всех случаях, когда имеет место взаимодействие живых систем с внешними факторами, по отношению к последним более точным будет термин «квасисистема» (т. е., не истинная система). Однако детальное рассмотрение системного анализа

не входит в нашу задачу. И в дальнейшем для облегчения Вашей работы мы будем называть системами как истинные системы (живые), так и квазисистемы (внешние факторы, действующие на организм).

Итак, главное в системном подходе — это то, что объект рассматривается целостно, как совокупность элементов. Именно свойства этих элементов, особенности их взаимодействия помогают проникнуть в сущность изучаемого явления. При традиционном же подходе мы обычно полностью сосредотачиваемся только на объекте непосредственного изучения, упуская при этом из вида его многочисленные связи с другими объектами, точнее, с другими элементами системы, в которую данный объект входит.

Особенно важен системный подход, когда мы рассматриваем взаимодействие систем, с чем приходится постоянно сталкиваться в любом виде практической деятельности.

Итак, любая система состоит из элементов, т. е., из каких-то мелких частей. В качестве элементов мы будем рассматривать как структуры, так и процессы. И те, и другие обладают какими-то свойствами и особенностями. Как Вы убедитесь в дальнейшем, именно они часто играют определяющую роль, когда мы применяем системный подход для решения той или иной задачи.

Например, элемент «потова железа» — это структура. Элемент «пот» тоже будем считать структурой. Элемент «выделение пота» — процесс. «Испарение пота» также процесс. Поверхностное натяжение пота — свойство этого элемента, которое, в частности, влияет на скорость испарения пота. Установить такую зависимость при исследовании системы «потоотделение» помогает именно системный анализ.

Очень важно отметить следующую особенность. Существуют системы разных порядков. При этом система более низкого порядка выступает как элемент системы более высокого порядка. Получается нечто подобное матрешкам. Так, например, если мы рассмотрим систему «человечество», то отдельный человек является элементом этой системы. В свою очередь, человеческий организм — это тоже система, в которой такой орган, как скажем сердце, представляет собой элемент. Идя дальше, можно рассматривать систему «сердце», одним из элементов которой является синусный узел, а клетки, из которых он состоит — это элементы системы «синусный узел» и т. д. В каждом конкретном случае нужно сначала определить, что мы будем считать системой, что подсистемой (часть системы), а что — элементом.

В приведенном выше примере в зависимости от решаемой задачи сердце можно рассматривать как самостоятельную систему, как подсистему (или элемент) системы «кровообращение» и как элемент системы

«организм». Применительно к каждой конкретной системе элементом мы можем считать любую ее часть при одном условии — дальнейшее дробление этой части в условиях изучаемой системы невозможно, ибо после этого система не сможет работать.

Для системы «сердце» мы можем рассматривать кардиомиоциты как ее элементы. Действительно, они обеспечивают сокращение сердца. Но для системы «организм» элементом может быть только целое сердце. Дробить его на более мелкие части в данном случае нельзя, потому что без целостного элемента «сердце» не сможет существовать система «организм».

Пожалуйста, задержитесь на изложенном материале подольше, чтобы лучше его усвоить.

При изучении физиологии и при решении задач часто бывает необходимо определить, на уровне какой системы следует вести рассмотрение. Приведем простой пример, который должен помочь Вам понять это весьма важное положение. Он потребует немного фантазии.

*Пример 3.1. Итак, предположим, что на какой-то планете живут мыслящие существа. Они знают, что на Земле тоже есть мыслящие существа — люди, но строение человеческого тела им совершенно неизвестно. Обитатели планеты узнали, что у людей есть элемент тела, который называется большой палец правой руки. Его утрата приводит к потере 50 % трудоспособности. (Это официальные медицинские данные применительно к ряду профессий). Заинтересовавшись столь важным органом, ученые планеты как-то добывают его и начинают самым тщательным образом изучать. И что же? А ровным счетом ничего. Даже разложив палец на отдельные атомы, они ничуть не приблизятся к пониманию его роли в организме. Причина этого — отсутствие системного подхода.*

Нужно сообщить братьям по разуму, что в теле человека есть такая система, как рука, посредством которой мы можем удерживать и перемещать в пространстве разные предметы, в том числе и орудия труда. Далее сообщим, что элементом руки, который непосредственно удерживает эти орудия, является кисть. И, наконец, опишем строение кисти, разобьем ее на элементы, и подчеркнем роль большого пальца, который противопоставлен остальным четырем и тем самым обеспечивает работу кисти в целом. Попробуйте поработать любым инструментом — ножом, молотком, плоскогубцами, ножницами, не используя большой палец! Вот теперь особое его значение, как важнейшего элемента (но только элемента) системы «кисть» — становится полностью ясным.

А теперь посмотрите, что получится, если мы будем анализировать значение элемента «большой палец» на уровне систем. «организм», «опорно — двигательный аппарат» и даже «рука». Мы неминуемо запутаемся, потому что в этих системах много элементов, не имеющих непосредственного отношения к работе большого пальца. Например, детально изучив функции плечевого сустава, мы поймем его важную роль для руки в целом, но никак не для большого пальца. А вот на уровне системы «кисть» сразу становится понятным, насколько важен большой палец. Постарайтесь самостоятельно рассмотреть несколько любых систем и, разбив их на элементы, подумать, на уровне какой системы (подсистемы) наиболее целесообразно анализировать значение того или иного конкретного элемента.

Для того чтобы уверенно работать с любыми системами, их нужно обязательно изображать графически. Держать в памяти все элементы достаточно большой системы и связи между ними совершенно ни к чему. Всегда есть опасность упустить что-нибудь из виду. И наоборот, если все перед глазами, то образно говоря, можно играть на элементах системы, как на клавишах рояля.

Чтобы убедиться в этом, вернемся к примеру 2.21 с кровяным давлением, на которое могут действовать десятки, а то и сотни факторов, и попробуем применить системный подход. Итак, с чего начать? Ответ уже известен — с построения системы. Но какой? Мы помним, что элементы, образующие систему, взаимодействуют между собой для достижения какого-то полезного результата. Именно ради этого они временно или постоянно объединяются в ту или иную систему.

Поэтому академик П. К. Анохин предложил называть результат, ради достижения которого работает система, системообразующим фактором. В таком случае для чего различные элементы объединяются в систему «кровообращение»? Ответ типа «для поддержания жизни» неконкретен, а ответы «для питания тканей» или «для снабжения органов кровью» близки к истине, но не содержат количественного показателя, позволяющего производить последующий анализ.

Тогда определим системообразующий фактор таким образом. Система кровообращения работает для того, чтобы обеспечивать оптимальную величину объемной скорости кровотока, или, что то же самое, для того, чтобы в каждый орган в каждый данный момент поступало нужное количество крови.

А вот для обеспечения определенной объемной скорости кровотока необходима соответствующая величина кровяного давления. Понятно, что ни в одной гидродинамической системе жидкость не будет течь, если в системе не создано давление. Следовательно, мы должны построить

систему «кровеное давление.» Ее элементы должны показывать, от каких факторов зависит возникновение кровяного давления и изменения его величины. Такими факторами в конечном счете (обратите внимание — именно в конечном) являются работа сердца и сопротивление сосудов. По отношению к системе «кровеное давление» эти факторы можно рассматривать, как подсистемы, которые в свою очередь состоят из ряда элементов. Определим, каким образом связаны между собой все части системы, и в результате получим такое ее графическое изображение (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Система «кровеное давление»

Теперь Вы должны убедиться, насколько легче, проще и эффективней пойдет работа по выяснению влияния самых различных факторов на величину кровяного давления, если иметь перед глазами построенную нами схему.

Итак, начнем. Рассмотрим несколько простых примеров.

**Пример 3.2.** Как изменится величина кровяного давления при воздействии холода или тепла?

**Ответ.** Последовательность рассуждений такова. Под действием холода сосуды сузятся, линейная скорость кровотока возрастет, трение увеличится. Это приведет к увеличению сопротивления и давление увеличится. При действии тепла — обратная картина — сосуды расширятся, линейная скорость кровотока уменьшится, трение снизится и величина давления упадет. В результате снизится приток крови

к сердцу. Если сердце не в состоянии усилить свою работу так, чтобы компенсировать эти сдвиги и поднять давление, то человек может почувствовать себя плохо, вплоть до обморока, что и происходит иногда в сауне или в горячей ванне. ▷

*Пример 3.3. Почему больным гипертонической болезнью назначают мочегонные средства или ставят пиявки?*

**Ответ.** И то, и другое приводит к уменьшению количества крови и к снижению давления (проследите по схеме). ▷

*Пример 3.4. Почему большая кровопотеря опасна для жизни?*

**Ответ.** Здесь ситуация обратная. Количество крови значительно уменьшается, давление соответственно падает вплоть до критического уровня. Опять-таки резко снижается приток крови к сердцу, нарушается кровоснабжение тканей и может наступить смерть. ▷

*Пример 3.5. Почему во время сна величина кровяного давления снижается?*

**Ответ.** Ночью сердце работает реже и слабее и (проследите по схеме) в результате этого давление снижается. Понятно, что, например, при физической нагрузке сдвиги будут обратными. ▷

*Пример 3.6. В чем состоит причина гистаминного шока?*

**Ответ.** Один из главных признаков шока — резкое снижение кровяного давления. Большая доза гистамина вызывает сильное расширение множества капилляров. Суммарный просвет их значительно увеличивается. Происходит так называемое «кровоизлияние в собственные капилляры». В результате (проследите по схеме) давление резко падает. ▷

Точно так же можно анализировать действие на величину кровяного давления любых других факторов. Вы смогли убедиться, какую большую помощь при этом оказывает графическое изображение системы. Поэтому, когда Вы перейдете к самостоятельному решению задач, нужно прибегать к такому построению во всех случаях, которые покажутся Вам достаточно сложными.

Отметим еще одну особенность использования системного подхода. Она заключается в том, что один и тот же элемент может входить в состав различных систем, в зависимости от того, какой фактор является системообразующим.

Например, кровь играет роль как в доставке кислорода в ткани, так и в процессах теплоотдачи. Следовательно, кровь можно рассматривать в качестве элемента и системы поддержания постоянства газового состава внутренней среды, и системы поддержания постоянства температуры

тела. Но, если в свою очередь разбить подсистему «кровь» на элементы и взять такой из них, как эритроциты, то окажется, что этот элемент играет важнейшую роль в работе первой из перечисленных систем, но не нужен для выполнения функций системы терморегуляции.

Все процессы, происходящие в системах, из которых состоит организм, можно разбить на три группы — пластические, энергетические, информационные. Соответственно этому и связи, существующие между элементами системы, относятся к одной из этих трех групп.

Пластические процессы связаны с обменом веществ. Например, в клетку поступают аминокислоты, которые потом используются для синтеза белка. В теле клетки синтезируется медиатор, затем он транспортируется по аксону к нервным окончаниям и из них выделяется в синаптическую щель и т. п.

Энергетические процессы в организме заключаются в том, что богатые энергией питательные вещества в результате химических реакций преобразуются в продукты с более низким содержанием энергии. При этом освобождается часть энергии, которую организм использует для совершения различных видов работы и для синтеза необходимых ему веществ. Например, за счет окислительных процессов в сердечной мышце извлекается энергия, необходимая для сокращения миокарда. В свою очередь энергия сокращающегося миокарда передается крови, что позволяет ей течь по сосудам. За счет сил трения механическая энергия движущейся крови превращается в тепло, которое рассеивается в пространстве. Но в организме протекают и другие, не менее важные процессы, при которых указанная зависимость отсутствует. Это информационные процессы. Так, для того, чтобы мышца сократилась, в нее должны поступить импульсы возбуждения. Эти импульсы имеют электрическую природу и представляют собой потенциалы действия. Их возникновение и распространение по нерву требуют затрат энергии. Однако эти затраты неизмеримо меньше того количества энергии, которое расходуется при сокращении мышцы. Дело в том, что потенциалы действия доставляют в мышцу не энергию, а информацию. Это какие-то сведения, получив которые система изменяет свое состояние. Информация переносится при помощи сигналов. В нашем случае это потенциалы действия. Сигналы могут быть электрическими, звуковыми, световыми и т. д. Для переноса сигнала требуется очень малое количество энергии. Но зато сам по себе сигнал за счет заключенной в нем информации может привести, как мы видели, к освобождению больших количеств энергии, запасенной в системе. Рассмотрим еще один пример.

Студент, вызванный преподавателем, поднимается с места. Совершенно ясно, что не энергия голоса преподавателя использовалась при



сокращения мышц разгибателей студента. Звуковые колебания воздуха доставили информацию, которая привела в действие механизм сокращения мышц. В организме информация многократно перекодируется из одних систем сигналов в другие. Важнейшую роль в этом играет нервная система.

Анализируя процессы, протекающие как в здоровом, так и в больном организме, необходимо в каждом случае четко дифференцировать, имеем ли мы дело с пластическим, энергетическим или информационным процессом. Это решающим образом определяет наши действия. Так, при кислородном голодании, например, сердца нарушаются окислительные процессы и уменьшается освобождение энергии, что приводит к ослаблению сердечных сокращений. Следовательно, мы должны искать пути, позволяющие как-то устранить или компенсировать недостаток энергии. Но, если из-за дефекта в проводящей системе сердца перестают (полностью или частично) поступать импульсы возбуждения в миокард, то сколько бы ни снабжать сердце энергией, больного мы не спасем. В данном случае отсутствует не энергия, а информация, нет команды, заставляющей сердце сокращаться. Отсюда ясен и путь лечения. Если нет естественной информации, заменим ее искусственной. В тело больного вживляют электростимулятор, который вырабатывает ритмические импульсы и подает их на электроды, закрепленные на сердце. Итак, без энергии живые объекты вообще не могут работать, а без информации не знают, что делать и поэтому бездействуют.

Таким образом, когда мы проводим системный анализ какой-либо системы, нужно последовательно рассмотреть три ее компонента. Во-первых, элементы входящие в данную систему (при этом обязательно учитывать, какой фактор является системообразующим). Во-вторых, связи между этими элементами, в-третьих, характер каждой связи — пластический, энергетический или информационный.

Приведенных сведений достаточно, чтобы Вы могли приступить к решению задач, используя при этом два поистине золотых ключика. Первый — это умение мыслить физиологически. Второй — умение применять системный подход. Эти умения будут вырабатываться постепенно и не беда, если вначале не все будет получаться.

Народная мудрость недаром говорит — дорогу осилит идущий.

В следующей главе Вы познакомитесь с несколькими простыми правилами, которые необходимо использовать при работе над большинством задач с применением системного подхода. Главное при этом — не торопиться, действовать последовательно и помнить, что Ваша уверенность в своих силах будет возрастать по мере продвижения вперед.

## Глава 4

---

### **Как самостоятельно решать задачи по правилам**

---

Уточним, что следует понимать под самостоятельной работой. Вернее, какой она должна быть, чтобы приносить пользу. Такая работа обязательно предполагает преодоление каких-то трудностей. Именно в этом проявляется самостоятельность работающего. Вы можете пользоваться любыми консультациями, справочной литературой и т. д., но все это будет необходимо для главного — научиться самостоятельно решать ставящиеся в ходе работы задачи.

Одна из основных целей данного пособия состоит в том, чтобы показать Вам как правильная организация мышления позволяет двигаться вперед значительно быстрее, чем при «стихийном» методе решения. Существуют общие закономерности, позволяющие подходить к различным задачам с одинаковых позиций. При «стихийном» же подходе такие закономерности не улавливаются и каждый раз решение приходится начинать как бы заново.

**Внимание!** Вот общие правила, которые нужно использовать при решении задач.

1. Прежде чем начинать решение, тщательно ознакомьтесь с условием задачи. Ни в коем случае нельзя просматривать условие бегло, даже если Вами движет вполне понятное желание поскорее приступить к делу.
2. Нельзя начинать «прикидывать» варианты решения по ходу ознакомления с условием задачи. Последовательность — залог успеха. Прежде всего убедитесь в том, что условие полностью понято. Только после этого можно переходить к собственно решению.
3. Особое внимание обратите на специальные термины, содержащиеся в условии задачи. Если у Вас нет уверенности в правильном их понимании, проверьте себя по «Словарю физиологических терминов» или по любому учебнику.

4. Задачи второй части относятся к определенным разделам физиологии. В случае необходимости ознакомьтесь с соответствующим разделом по учебнику. Список учебников, которыми можно пользоваться, приведен в конце введения.

Ко всем задачам приводятся решения. Те, что помещены сразу после условия задачи, выполняют тренирующую функцию. С ними нужно обстоятельно ознакомиться, чтобы понять логику решения. В тех случаях, когда решения приводятся в конце параграфа, не торопитесь сразу же в них заглядывать. Иначе эффективность Вашего обучения резко снизится. Эти решения приводятся прежде всего для проверки. Ведь к этому времени у Вас уже будет некоторый опыт. Поэтому не отступайте и старайтесь все-таки решить задачу самостоятельно. И только после этого проверьте себя. Как уже говорилось выше, данное пособие сообщает минимум фактических сведений. Оно учит решать задачи, опираясь на факты. Но опираться-то нужно! Поэтому всякий раз, когда решение задачи вызовет у Вас затруднения, Вы должны четко представлять их причину — незнание каких-то фактов или неумение использовать имеющиеся знания.

После того как Вы проделали подготовительную работу в соответствии с вышеприведенными правилами, можно отправляться в путь. Чтобы пройти его успешно, большую роль должен сыграть системный подход, о котором говорилось в предыдущей главе. В этой же главе Вы познакомитесь с несколькими конкретными правилами, позволяющими использовать системный подход при решении многочисленных задач, приведенных в данной книге. Прежде чем перейти к рассмотрению этих правил, познакомьтесь еще с одним положением. Для того чтобы задача выполняла свою обучающую функцию, ее условие должно быть составлено корректно. Это означает следующее. Во-первых, в условии задачи должна содержаться вся информация, необходимая для решения. Во-вторых, в условии не должно быть лишней информации, не используемой при решении. В-третьих, в условии не следует использовать формулировки, допускающие различное толкование. Остановимся на данном положении более подробно.

В реальной жизни мы, к сожалению, далеко не всегда сталкиваемся с корректно сформулированными задачами. Зачастую в этом нет нашей вины. В таких случаях приходится устанавливать, какой именно информации недостает для решения задачи, как можно получить эту информацию, или попытаться каким-то образом компенсировать ее отсутствие. Возможна обратная ситуация — информации слишком много. Тогда нужно установить, какая информация ничего не дает для

решения задачи и просто отбросить ее. Проще обстоит дело с формулировками, допускающими различные толкования. Такие формулировки нужно дополнительно уточнить, чтобы их понимание стало однозначным. Наконец, встречаются задачи, в условии которых содержится противоречивая информация — одно исключает другое.

(Такая ситуация нередко возникает, например, при постановке диагноза). Это противоречие может быть истинным и ложным. В первом случае скорее всего имеет место ошибка при получении какой-то части информации, искажение ее. Во втором — информация неправильно истолковывается. Но, повторим еще раз — все сказанное относится к реально возникающим задачам. Работая же с данным пособием, Вы будете учиться решать только учебные задачи. Подавляющее большинство этих задач имеет корректные условия. И только в самом конце, когда Вы выйдете на финишную прямую, будет приведено некоторое количество задач на недостаточность и избыточность информации. Эти особенности будут специально оговорены.

**Внимание!** Из сказанного выше вытекает, что, решая задачу, Вы должны использовать всю содержащуюся в ней информацию. Если какая-то часть информации не участвует в решении, значит, в Ваших рассуждениях допущена ошибка. В противном же случае (если решение оказалось правильным), придется признать, что Вам удалось доказать некоторую некорректность условия задачи.

А теперь перейдем к нашим путеводным правилам. Они позволят Вам добиться главного — решать задачи не путем утомительного перебора вариантов, а используя некоторые общие принципы. Главный из них состоит в том, что все изучаемые объекты мы будем рассматривать как системы. Из этого следует, что для решения задачи потребуются проанализировать особенности элементов, из которых состоит та или иная система, и особенности взаимодействия этих элементов.

Самые различные физиологические ситуации (задачи) можно разбить на две большие группы.

1. Для решения задачи требуется проанализировать структурные или функциональные особенности той или иной системы. По условию эта система не взаимодействует с какими-либо другими системами.
2. Необходимо рассмотреть взаимодействие систем и объяснить или предсказать результат этого взаимодействия.

Для решения задач, входящих в любую из этих групп, мы будем использовать четыре правила. Вот они.

- Правило АСС — анализ системы структурный.
- Правило АСФ — анализ системы функциональный.
- Правило САС — сравнительный анализ систем.
- Правило АРР-ВС — анализ различных результатов взаимодействия систем.

Рассмотрим конкретные примеры применения этих правил.

## 4.1. Анализ системы структурный (правило АСС)

Для объяснения каких-то особенностей (свойств) системы, в первую очередь особенностей протекающих в ней процессов, необходимо найти тот ее структурный элемент, который определяет данную особенность (свойство) системы. Следовательно, нужно установить связь между особенностями этого элемента и свойствами системы в целом. Иногда такой элемент упоминается в условии задачи. Тогда начинать нужно с него.

В простейших ситуациях элементы системы можно представить мысленно. В более сложных случаях необходимо графическое изображение.

*Пример 4.1. Почему в мякотных и безмякотных нервах возбуждение подчиняется закону изолированного проведения т. е., не переходит с одного волокна на другое?*

**Ответ.** Один элемент упомянут. Мякотные нервы — это такие, в которых каждое волокно покрыто миелиновой оболочкой. А миелин в электрическом отношении — хороший изолятор. Здесь ответ ясен. Но для дополнительной тренировки построим последовательность рассуждений. Она такова.

1. Возбуждение в нерве — это поток нервных импульсов.
2. Нервные импульсы — это потенциалы действия.
3. Чтобы потенциал действия волокна не мог вызвать возбуждение в соседнем волокне, между ними должен находиться какой-то элемент, свойства которого и определяли бы невозможность такого перехода возбуждения.
4. В мякотных нервах таким элементом является миелин — хороший изолятор. А как же быть с безмякотными волокнами, где нет миелина?
5. Элемент, находящийся между безмякотными волокнами, — это межклеточная жидкость.

6. Эта жидкость не может быть изолятором, наоборот, она хорошо электропроводна, потому что содержит много ионов.
7. Но именно благодаря большой электропроводности межклеточной жидкости по сравнению с мембраной волокна, эта жидкость играет роль электрического шунта. Поэтому местные токи, возникающие при распространении потенциала действия по волокну, не могут деполяризовать мембрану соседних волокон. Ток в основном «уходит по шунту». ▷

Мы специально так подробно разобрали этот простой пример, чтобы в дальнейшем Вам была понятна логика рассуждений при использовании правила АСС.

*Пример 4.2. Он очень близок к предыдущему. Сердечная мышца представляет собой функциональный синцитий. Благодаря этому возникшее возбуждение быстро охватывает всю мышцу. Почему?*

**Ответ.** Анатомический синцитий — это единая сеть волокон. В функциональном синцитии волокна отграничены друг от друга, тем не менее возбуждение легко переходит с одних волокон на другие. Значит, в отличие от предыдущей задачи в данном случае между волокнами должны быть элементы, которые не затрудняют, а наоборот, облегчают переход возбуждения с одних волокон на другие. Эти элементы — нексусы, обладающие повышенной проводимостью. ▷

Можно поинтересоваться, а чем конкретно определяется повышенная проводимость нексусов? Для этого потребуется перейти на микроуровень, построить на этом уровне систему «нексус» и рассмотреть особенности ее элементов. Но в нашем примере это не обязательно.

*Пример 4.3. В настоящее время созданы устройства, которые можно назвать искусственной поджелудочной железой. Точнее инкреторной ее частью. Устройство вживляется в организм и время от времени выбрасывает в кровь определенное количество инсулина. В чем состоит главный недостаток этого искусственного органа? Как можно его усовершенствовать?*

**Ответ.** Достаточно построить простейшую систему «регуляция уровня сахара крови» (рис. 4.1), чтобы получить ответ. В естественных условиях поступление инсулина в кровь зависит от уровня сахара крови в данный момент. Информация об этом поступает по обратной связи от глюкорецепторов. В искусственной железе такого элемента нет. Но его можно создать. Уже появились специальные датчики, позволяющие дозировать количество инсулина, поступающего в кровь из указанного устройства, в зависимости от содержания в ней глюкозы. ▷



Рис. 4.1. Упрощенная система «регуляция уровня сахара крови»

Переходим к следующему правилу.

## 4.2. Анализ системы функциональный (правило АСФ)

Это правило аналогично правилу АСС. Разница состоит в том, что в данном случае анализ проводят по отношению не к структурному элементу, а функциональному. Соответственно обращают внимание не на особенности структуры данного элемента, а на то как он работает, в чем состоят особенности процессов, которые он обеспечивает.

**Пример 4.4.** У кальмаров и некоторых других головоногих моллюсков имеются гигантские аксоны. Их диаметр в сотни раз превышает таковой у обычных аксонов. Неслучайно именно на гигантских аксонах были проведены исследования, послужившие основой для разработки современной теории биопотенциалов. Очевидно, в ходе эволюции гигантские аксоны появились не потому что это очень удобный объект для ученых. В чем же истинная причина?

**Ответ.** В условии задачи упоминается система («кальмар») и один из элементов этой системы («гигантский аксон»). Взаимодействие с какой-либо другой системой в условии задачи не входит. Нас интересует функционирование элемента «гигантский аксон» в системе «кальмар». Значит, будем использовать правило АСФ. Теперь решим, на уровне какой системы целесообразно работать. Вспомните пример с большим пальцем руки. Если выяснять его значение на уровне системы «человек» или даже «рука», то найти решение будет весьма затруднительно.

Слишком много в этих системах элементов, не имеющих прямого отношения к большому пальцу. Так и в данном случае многие студенты, которым предлагали эту задачу, пытались начать с системы «кальмар» и соответственно выяснять, где кальмар живет, каковы особенности его строения и т. д. Но эта система слишком велика для элемента «аксон» и на таком уровне можно быстро и безнадежно запутаться. Какую же систему выбрать для последующей работы? ▷

В условии задачи о такой системе ничего не говорится. Тогда придется задать ряд вопросов, чтобы получить необходимую дополнительную информацию. Такие вопросы нужно научиться ставить перед собой всегда при решении подобных задач. Они позволяют выделить ту минимальную систему, в которой наглядно проявляется функция интересующего нас элемента. Практика показывает, что обычно бывает достаточно задать от двух до четырех—пяти таких последовательных вопросов. Не более.

**Вопрос 1.** *Что такое аксон, в чем состоит его функция?*

**Ответ.** Аксон — это отросток (обычно длинный), отходящий от тела нервной клетки. Его функция — проводить импульсы к исполнительному органу или к другой нервной клетке. ▷

**Вопрос 2.** *В чем конкретно состоит функция гигантского аксона кальмара?*

**Ответ.** Он проводит импульсы от нервного центра к реактивному органу, который имеется у головоногих моллюсков. ▷

Таким образом уже после двух вопросов мы получили искомую систему (рис. 4.2).

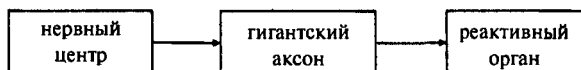


Рис. 4.2. Система, в которой работает гигантский аксон

Теперь продолжим задавать вопросы в соответствии с правилом АСФ, т. е., выясняя как функционируют элементы системы, выбранной нами для рассмотрения.

**Вопрос 3.** *В чем состоит функция реактивного органа кальмара?*

**Ответ.** Этот орган обеспечивает защиту от опасности. Он выбрасывает облако чернильной жидкости, лишая врага видимости, а сам кальмар, как ракета, совершает резкий скачок в противоположном направлении.



Понятно, что реактивный орган должен срабатывать очень быстро, иначе его хозяин будет съеден. Но для того чтобы реактивный орган мог при появлении противника быстро сработать, он должен быстро получить соответствующую команду. ▷

Теперь осталось найти связь между элементами, о чем мы уже много раз говорили. С одной стороны большой диаметр, с другой — необходима большая скорость проведения возбуждения.

**Вопрос 4 и последний.** Как зависит скорость проведения возбуждения от диаметра нервного волокна?

**Ответ.** (Он Вам уже ясен). Скорость повышается с увеличением диаметра. ▷

**Примечание.** У высокоразвитых организмов эволюция пошла другим путем. У них нервные волокна покрыты миелиновой оболочкой, а возбуждение движется скачками по перехватам Ранвье. Поэтому даже в тонких волокнах обеспечивается достаточно большая скорость проведения.

Внимательно разберите этот пример. Он поможет Вам самостоятельно решить остальные.

**Пример 4.5.** Среди великого множества клеток организма эритроциты выделяются тем, что не имеют ядра. В чем физиологический смысл этого?

**Решение.** Система — «эритроцит». Элемент — «ядро» (которого нет). Взаимодействие с другой системой не рассматривается. Применяем правило АСФ. В данном случае система, указанная в условии, полностью подходит для того чтобы провести анализ именно на ее уровне. Начинаем задавать вопросы. ▷

**Вопрос 1.** Для чего клеткам нужно ядро?

**Ответ.** Оно содержит генетическую информацию, необходимую для синтеза различных белков. ▷

**Вопрос 2.** Что необходимо для синтеза белка, кроме соответствующей генетической информации?

**Ответ.** Набор аминокислот и энергия, используемая для образования пептидных связей в молекуле белка, а также для работы ряда ферментов. ▷

**Вопрос 3.** В чем состоит главная функция эритроцитов?

**Ответ.** Захват кислорода и доставка его во все клетки организма. ▷

**Вопрос 4.** Для чего клеткам необходим кислород?

**Ответ.** Для обеспечения протекания различных химических реакций, в результате чего освобождается необходимая клеткам энергия. ▷

Пусть Вас не смущает то, что некоторые вопросы могут показаться «детскими». Главное — последовательность рассуждений. Не стесняйтесь задавать себе подобные вопросы хотя бы мысленно. Они помогают прокладывать дорогу к цели.

А в рассматриваемом примере мы пришли к решению. Благодаря тому, что в эритроците нет ядра, он из того количества кислорода, которое «перевозит», потребляет лишь очень небольшую часть. Расчеты показывают, что при наличии ядра эритроцит потреблял бы в 200 раз больше кислорода. А что тогда доставалось бы бедным остальным клеткам! Еще раз восхитимся мудростью природы и подумаем о понятии «биологический смысл».

**Примечание.** Из полученного ответа возникают новые интересные вопросы. Раз в эритроците нет ядра, значит, не идет синтез белков в том числе и гемоглобина. К чему это должно приводить? А почему в незрелых окончательно эритроцитах ядро есть? Во всех клетках матричная РНК разрушается довольно быстро, а в созревшем эритроците сохраняется дольше. В чем физиологический смысл этого? Почему в крови иногда обнаруживаются эритроциты с ядрами? Попробуйте разобраться в этих хитростях самостоятельно.

**Пример 4.6.** Как доказать в эксперименте на животном, что в каком-либо органе идет усиленное образование тепла? Сам орган труднодоступен и поэтому установить непосредственно на его поверхности датчики нельзя.

**Ответ.** Очевидно, что орган — это и есть та система, на уровне которой нужно начинать работу. Проще всего было бы измерить температуру поверхности органа, но по условию задачи это невозможно. Значит, поищем другой элемент, который отражает температурные изменения, происходящие в органе, но при этом не является его составной частью. Если этот элемент не входит в состав самого органа, то он должен «проходить» через орган и по дороге нагреваться. Понятно, что это кровь. Полученная система очень проста (рис. 4.3).

Остается сравнить температуру крови, притекающей к органу и оттекающей от него. Оттекающая кровь будет теплее. Можно также сравнить температуру стенок соответствующих сосудов с тем же результатом. ▷

В некоторых задачах будут встречаться ситуации, в которых речь идет не об одной, а двух системах, не взаимодействующих между собой. В таких случаях потребуется сравнить эти системы, применив как бы

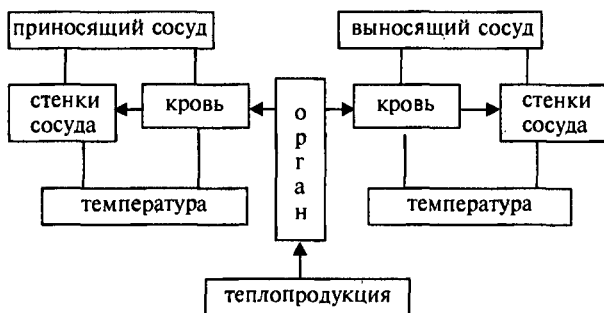


Рис. 4.3. Нагревание крови в органе

удвоенное правило АСС или АСФ. Здесь будем использовать правило САС — сравнительный анализ систем.

### 4.3. Сравнительный анализ систем (правило САС)

Если нужно определить, с чем связаны различия в функционировании двух систем, следует применить правило АСС или АСФ поочередно к каждой из систем, затем произвести их сравнение и найти элемент, особенности которого определяют различия систем в целом.

Это правило проще всего проиллюстрировать на уже рассмотренном примере 4.1. Для этого несколько изменим вопрос задачи.

**Пример 4.7.** Почему в мякотных волокнах даже малого диаметра возбуждение распространяется достаточно быстро по сравнению с более толстыми безмякотными волокнами?

**Ответ.** Нужно сравнить функционирование двух систем — «мякотное волокно» и «безмякотное волокно». Применяем правило САС. Какой элемент обеспечивает распространение потенциала действия вдоль любого волокна? Это «местный ток», возникающий между возбужденным и невозбужденным участками. Отличается ли этот элемент в рассматриваемых системах? Да. В безмякотном волокне указанные участки находятся рядом, а в мякотном — на некотором расстоянии друг от друга, так как местный ток может пройти через мембрану волокна только там, где отсутствует миелиновая оболочка т. е., в перехватах Ранвье. Поэтому в мякотных волокнах возбуждение движется скачками, саль-

таторно — от перехвата к перехвату, что и определяет более быстрое распространение. ▷

Аналогичным образом применяется правило САС и в других задачах, где требуется сравнить две системы.

Следующее и последнее правило имеет очень широкое применение. Его можно эффективно использовать не только в физиологии, но и во многих других областях. Это правило позволяет успешно решать самые различные задачи, сущность которых сводится к следующему. Нужно предсказать или объяснить результат взаимодействия каких-либо систем. В частности, и это очень важная особенность данного правила, объяснить различия результатов, получаемых при взаимодействии разных систем.

Сущность правила вытекает из его названия АРР-ВС анализ различных результатов взаимодействия систем. Прежде чем сформулировать правило и перейти к примерам его использования, введем необходимые термины.

Взаимодействие систем будем называть их пересечением, а сами системы — пересекающимися. На рис. 4.4 изображены пересекающиеся и непересекающиеся системы. Из него видно, что системы не могут

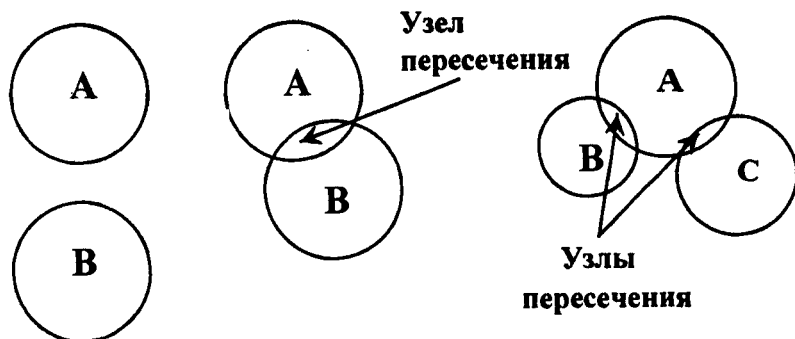


Рис. 4.4. Пересечение систем

взаимодействовать всеми своими элементами. Пересечение затрагивает ограниченное их число. Во многих случаях его можно свести всего к двум — по одному элементу из каждой системы. Участок, в котором происходит пересечение, назовем узлом пересечения. Это — основной пункт в применении правила АРР-ВС. Как Вы увидите в дальнейшем, именно анализ узлов пересечения позволяет успешно решать многие задачи. Поэтому остановимся на данном понятии более подробно.

Рассмотрим простой пример. Допустим, на столе лежат рядом тетрадь и шариковая ручка. Обе эти системы взаимодействуют с системой «стол», так как оказывают на него некоторое давление. Но величина этого давления настолько мала, что данное взаимодействие (пересечение) систем не представляет для нас никакого интереса. Между собой же системы «ручка» и «тетрадь» пока никак не взаимодействуют и, следовательно, не пересекаются. Но, если мы начнем писать в тетради, то теперь системы станут пересекающимися. При этом понятно, что в пересечении участвуют далеко не все элементы. Например, обложка тетради и колпачок ручки никакого отношения к появлению на бумаге букв не имеют. В узле пересечения от системы «ручка» участвует элемент «шарик с пастой», а от системы «тетрадь» — элемент «участок бумаги под шариком».

Если ручка вдруг перестала писать, иначе говоря взаимодействие систем изменилось, то для выяснения причины этого мы будем анализировать только узел пересечения. Возможно, что на шарике больше нет пасты, или он «присох» или на участке бумаги под шариком оказалось жировое пятно. Главное — это то, что нарушение или изменение взаимодействия систем может быть связано только с какими-то изменениями в узлах пересечения.

**Примечание.** Если строго придерживаться упоминавшейся выше терминологии, то «ручка» и «тетрадь» — это квазисистемы. Но на логику рассуждений данное обстоятельство никак не влияет. Поэтому еще раз напомним, что в дальнейшем для облегчения восприятия будем использовать общий термин «система» применительно ко всем ситуациям, которые будут встречаться в решаемых задачах.

Теперь можно перейти к рассмотрению применения правила АРР-ВС. Взаимодействие систем встречается в нескольких вариантах.

*Вариант 1-1.* Одна система взаимодействует с другой. Например, система «надпочечник» выделяет адреналин, который оказывает влияние на работу системы «сердце». В зависимости от состояния этих систем результаты их пересечения могут быть различными.

*Вариант 2-1.* Две системы независимо друг от друга воздействуют на третью систему. При этом в каждом случае результаты пересечения систем оказываются различными. Например, если взять свежую кровь и одну ее порцию поместить в обычную пробирку, а другую в пробирку, стенки которой покрыты парафином, то во второй пробирке свертывание будет происходить медленней, чем в первой. Здесь две системы — «стеклянная пробирка» и «парафиновая пробирка» по-разному взаимодействуют с системой «кровь».

*Вариант 1-2.* Одна система воздействует на две других. Например, изучают влияние высокой температуры среды на организм. Если мы

поместим в тепловую камеру двух собак, то система «тепловая камера» будет одновременно пересекаться с системой «первая собака» и системой «вторая собака». Если состояние собак различно, то будут различаться и полученные результаты.

В последнем случае одна система воздействовала на две других одновременно. Возможна и другая ситуация — одна система последовательно воздействует на другую систему, причем эта последняя в каждом случае находится в разных состояниях. Таким образом вариант 1-2 может иметь два подварианта. Например, если медсестра утром делает инъекцию одного и того же препарата двум больным, — это первый подвариант. Если инъекцию делают одному и тому же больному, но сначала утром, а потом вечером, то это второй подвариант.

Теперь можно, наконец, сформулировать правило APP-BC.

#### 4.4. Анализ различных результатов взаимодействия систем (правило APP-BC)

Если нужно предсказать заранее неизвестный результат взаимодействия систем, или найти причину получения различных результатов при взаимодействии разных систем, необходимо построить узлы пересечения рассматриваемых систем и сравнить различия в узлах пересечения с особенностями ожидаемых или уже полученных результатов.

Правило APP-BC имеет две формы. Если различия узлов пересечения известны заранее и нужно предсказать различия ожидаемых результатов взаимодействия систем, будем говорить о прямом правиле APP-BC. Если известны различия полученных результатов и нужно найти объясняющие их различия в узлах пересечения, то в этом случае применяют обратное правило APP-BC.

Для иллюстрации использования каждой из указанных форм правила APP-BC вернемся к рассмотренному выше примеру свертывания крови в двух разных пробирках.

*Пример 4.8.* Допустим, мы не знаем заранее, в какой из пробирок кровь свернется быстрее. Этот результат нужно предсказать. Но зато нам заранее известно, в чем состоят различия между пробирками. В одной стенки стёклянные, в другой покрыты парафином. Построим узлы пересечения. Со стороны системы «кровь» в нем находится элемент «кровяные факторы свертывания». Со стороны системы «пробирка» — элемент «внутренняя поверхность стенок», который непосредственно

взаимодействует с кровью. Для того чтобы начался процесс свертывания, должно произойти разрушение тромбоцитов и эритроцитов, что приведет к освобождению факторов свертывания. Таким образом со стороны системы «кровь» в узел пересечения нужно включить обозначенный более точно элемент «разрушение клеток крови». Это разрушение происходит за счет трения между кровью и стенками пробирки.

Итак, мы построили узел пересечения, после чего нетрудно установить, что взаимодействие систем в этом узле будет происходить по-разному. Парафин почти не смачивается водой, а следовательно, и кровью. Поэтому в «парафиновой» пробирке трение будет значительно меньше и форменные элементы будут разрушаться в ней медленней. Соответственно медленней будет происходить и свертывание.

**Пример 4.9.** Для обратного правила APP-BC условие задачи будет вы — глядеть несколько иначе. В две пробирки поместили свежие порции одной и той же крови. В первой пробирке свертывание произошло медленней, чем во второй. Почему?

**Решение.** Точно так же, как и в предыдущем примере, мы должны построить узлы пересечения, рассуждая аналогичным образом. Однако, в данном случае мы не знаем, чем различались пробирки. Значит, нужно или выяснить это, или предположить, что в первой пробирки стенки были из плохо смачиваемого кровью материала, в частности, покрыты парафином, воском и т. п. Но возможны и другие варианты. Например, в первую пробирку кровь осторожно выпускали из пипетки на дно, а во вторую наливали по стенкам. В этом случае узлы пересечения несколько изменятся, но сущность происходящих в них процессов останется прежней. ▷

**Пример 4.10.** В Италии есть так называемая «собачья пещера». Свое название она получила потому, что человек, находящийся некоторое время в этой пещере, остается невредимым, а собаки погибают. В чем причина?

**Внимание!** Попробуйте предложить эту задачу своим товарищам при условии, что ответ заранее им неизвестен. Можно не сомневаться, что решение будут искать путем беспорядочного перебора. «А может это?» «А может так?»

Кто-то догадается сразу, кто-то с третьей — четвертой попытки, кто-то вообще не догадается. Но вся беда в том, что даже самый удачливый не извлечет из своей догадки полезного опыта и следующую задачу опять начнет решать методом перебора. А на этот раз ему может

и не повезти. Смысл и эффективность работы по правилам в том и состоит, что умеющий ими пользоваться просто обязан добиваться успеха. Разумеется, если правила «правильные». А теперь перейдем к решению нашего примера:

**Решение.** Итак, имеются две системы — «человек» и «собака» и две квазисистемы — «обычная среда» и «пещера». Система (квазисистема) «обычные условия» при пересечении с системами «человек» и «собака» никаких интересующих нас изменений не вызывает. А вот система (квазисистема) «пещера» вызывает гибель системы «собака», при пересечении с ней. Таким образом нам нужно проанализировать две ситуации.

Ситуация 2-1. Две системы «обычные условия» и «пещера» действуют на систему «собака» Результаты взаимодействия систем резко отличаются — нормальное состояние в одном случае и гибель в другом. Поскольку различия результатов известны, применим обратное правило APP-BC.

Ситуация 1-2. Система «пещера» пересекается одновременно с двумя системами — «человек» и «собака». Человек не страдает, а собака погибает. Понятно, что и здесь следует использовать обратное правило APP-BC. Приступим к делу.

Итак, рассмотрим ситуацию 2-1. Проанализируем элементы, характерные для системы «пещера». Это темнота, холод, возможность выделения газов, наличие боковых коридоров, сталагмиты и сталактиты, подземные реки и озера и т. д. Какие из этих элементов могут представлять опасность для жизни? Очевидно, холод, газы, подземные водные пространства. Эти элементы могут входить в узлы пересечения с какими-то элементами систем «человек» и «собака». Но от холода собака защищена лучше человека, возможность утонуть чисто случайна и не может угрожать только собакам. Остается действие газов.

Теперь перейдем к ситуации 1-2. Очевидно, что опасный для жизни газ попадает в организм только через органы дыхания. Тогда в узле пересечения оказываются элементы «вредный газ» и «нос». Наверно, Вам уже все стало ясно. Но иногда ситуация бывает весьма сложной и не удастся сразу найти элемент, который входит в узел пересечения и определяет различия получаемых результатов. В таком случае целесообразно рассмотреть достаточно большое количество различий между сравниваемыми системами и попытаться найти среди них тот элемент, который может войти в узел пересечения и повлиять на получаемый результат.

Система «пещера» пока по непонятной для нас причине губительным образом влияет на собаку, но не на человека. Тогда начнем



анализировать различия между этими системами. Поскольку наш пример носит тренировочный характер, постараемся перечислить побольше элементов, хотя некоторые из них вряд ли имеют отношение к обсуждаемым результатам.

Итак, каковы же эти различия?

	Человек	Собака
1.	Не имеет шерсти	Покрыта шерстью
2.	Двуногий	Четвероногая
3.	Говорит	Лает
4.	Высокого роста	Низкого роста
5.	Не имеет хвоста	Имеет хвост
6.	Всеядный	Не всеядная
7.	Обоняние слабее, чем у собаки	Обоняние очень острое
8.	Масса тела больше, чем у собаки	Масса тела меньше и т. д.

Теперь произведем несложный анализ. Конечно, дело не в наличии у собаки хвоста, шерсти, четырех ног и умения лаять. Главное — рост. Нос у собаки находится внизу, а у человека значительно выше. Остается только предположить, что токсичный газ тяжелее воздуха. Так оно и есть. В пещере выделяется углекислый газ, который скапливается внизу. В силу низкого роста собака оказывается в атмосфере углекислого газа и дышит им, что достаточно быстро приводит к параличу дыхательного центра. Спасти беднягу от гибели нетрудно. Достаточно взять ее на руки. Но для этого необходимо было предварительно решить задачу. ▷

Вы могли подумать, что решение данной задачи не обязательно требовало столь подробных рассуждений. Но, если Вы хотите овладеть важным свойством эффективного мышления — последовательностью, то надо заставить себя не прыгать сразу через несколько ступенек, а научиться преодолевать их одну за другой. Ступеньки ведь бывают разные и пока не выработался уверенный навык последовательного продвижения к цели, торопиться не надо.

**Пример 4.11.** *В больницу поступил больной, отравившийся барбитуратами. При этой патологии резко понижается чувствительность нейронов дыхательного центра к углекислому газу. Врач решил назначить дыхание чистым кислородом. К чему это может привести?*

**Решение.** Нужно предсказать результат взаимодействия. Значит, применим прямое правило АРР-ВС. Итак, взаимодействуют системы «газы крови» и «дыхательный центр». Из системы «дыхательный центр» в узле

пересечения находится элемент «нейроны центра». Точнее, «возбудимость нейронов». Из системы «газы крови» в узел пересечения следует включить элементы «углекислый газ» (избыток) и «кислород» (недостаток). Оба этих элемента взаимодействуют с элементом «возбудимость нейронов», вызывая возбуждение дыхательного центра. Теперь сравним узлы пересечения для здорового и больного человека. Разница в том, что у больного с отравлением в узле пересечения отсутствует элемент «избыток углекислого газа». Значит, у больного в отличие от здорового человека в узле пересечения остался только один раздражитель нейронов дыхательного центра — снижение количества кислорода в крови. При дыхании чистым кислородом и этот фактор будет устранен. В результате дыхательный центр не сможет возбуждаться, что создаст серьезную угрозу жизни больного. ▷

Таким образом и на данном примере Вы имели возможность убедиться в том, что сущность правила APP-BC заключается в сравнении различий в узлах пересечения взаимодействующих систем с различиями получаемых результатов.

*Пример 4.12. Это реальная история, рассказанная знаменитым ученым, автором учения о стрессе Гансом Селье. В институте, которым он руководил, в двух лабораториях ставили одинаковые опыты. Лаборантки вводили крысам один и тот же препарат. И вот здесь начались чудеса. В одной лаборатории большинство крыс погибали, как и ожидалось. А в другой лаборатории результат оказался отрицательным — крысы остались живыми. Никто не мог понять, в чем дело. Обе лаборантки были опытными и добросовестными. Использовалось одно и то же вещество, доза его строго выдерживалась. Не хватало только одного — знания правила APP-BC. В соответствии с этим правилом при построении узлов пересечения нужно учитывать все без исключения элементы, которые могут принимать участие во взаимодействии систем. Поэтому рассмотрим более подробно ситуацию, долгое время не поддававшуюся объяснению.*

Взаимодействующие системы — «инъекция» и «крыса». Инъекцию делали подкожно, поэтому элементы системы «крыса», входящие в узел пересечения, можно обозначить как «кожа» и «подкожное пространство». Элементы системы «инъекция» — это игла шприца, вещество и его доза, область инъекции и, наконец, человек, производящий инъекцию. Все эти элементы в обеих лабораториях оказались совершенно одинаковыми, о чем и сообщили врачи, которых Селье просил выяснить причину столь различных результатов. Правда, разными были

лаборантки, но проверяющие утверждали, что они все делали одинаково. Получалась какая-то чертовщина — все одинаково, а результаты совершенно разные. Загадку разгадал сам Селье, который оказался более дотошным наблюдателем, чем его сотрудники. Но прежде чем Вы узнаете причину столь загадочного события, рассмотрим еще одно важное положение.

При любом взаимодействии систем могут включиться случайные факторы, которые не входят в состав этих систем и поэтому обычно не оказываются в узле пересечения. Примеров этому множество. Беда в том, что о таких случайных факторах, как правило, не думают, специально их не ищут и обнаруживают в большинстве случаев тоже случайно. Об этом всегда следует помнить, когда анализ узлов пересечения, состоящих из обычных для анализируемых систем элементов, не дает результатов.

Итак, что же происходило в институте Селье? Оказалось, что никто не обратил внимания на ситуацию, возникающую *после* выполнения инъекции. Дело в том, что при подкожной инъекции введенная жидкость не может всосаться сразу же. Поэтому в месте введения под кожей образуется бугорок — так называемая папула, которая затем постепенно и довольно медленно рассасывается и введенное вещество поступает в кровь. В одной лаборатории все так и происходило. Следовательно, узел пересечения включал элементы «папула» и «всасывание препарата». А в другой лаборатории сыграл решающую роль случайный фактор, на что обратил внимание только сам Селье. Дальше приведем цитату из книги Селье. «Я настоял на повторении эксперимента в присутствии обеих лаборанток и причина расхождения сразу же стала очевидной. Лаборантка с восьмого этажа вводила экстракт гормона в обширную подкожную зону и затем массировала это место, чтобы препарат распределился равномерно. Но такая процедура очевидным образом вела к столь быстрому всасыванию гормона на большой поверхности, что большая его часть исчезала или разрушалась еще до того, как оказывала устойчивое влияние на кальциевый обмен. В то же время на седьмом этаже лаборантка вводила всю дозу в одну точку, на этом месте образовывался пузырек, который рассасывался очень медленно и потому оказывал более устойчивое воздействие».

Таким образом различия полученных результатов оказались закономерным следствием различия узлов пересечения. В одном из них появился новый элемент — «массаж папулы». Он повлиял на свойства элемента «всасывание препарата», что и привело к измененному результату.

Вы могли убедиться в том, что обратное правило АРР-ВС помогает решать самые различные задачи, разгадывать весьма трудные загадки. Оно имеет еще одно полезное свойство, о чем свидетельствует только что рассмотренный пример.

Так, в институте Селье после истории с массажем папулы поняли, что при работе с некоторыми препаратами необходимо обязательно обеспечивать медленное их всасывание и стали специально следить за этим.

Мы рассмотрели правила, которые окажут Вам существенную помощь при решении задач. Если они показались Вам не совсем обычными — это совершенно естественно. К сожалению, до сих пор очень многие решают свои задачи старым методом проб и ошибок, основанном на достаточно бессистемном переборе вариантов, часто весьма и весьма многочисленных. Если же Вы освоите хотя бы в начальной степени системный подход, то перед Вами откроются прекрасные новые горизонты. Чего Вам автор от души желает.

\* \* \*

Автор желает Вам успешного и интересного плавания в океане задач. И всегда помните — дорогу осилит идущий!

В заключение повторим окончательный порядок работы при самостоятельном решении задач.

1. Внимательно ознакомьтесь с условием задачи. Не читайте его бегло.
2. Убедитесь в правильном понимании всех специальных терминов. Если потребуется, проверьте себя по «Словарю физиологических терминов» или по любому учебнику физиологии.
3. Если Вы чувствуете, что недостаточно хорошо знаете фактический материал, который необходим для решения той или иной задачи, прочитайте соответствующий раздел в одном из учебников, указанных во введении.
4. Определите, достаточно ли сложна задача, чтобы решать ее по правилам АС и АРР-ВС. Некоторые задачи, особенно вводные, весьма простые и поэтому можно решать их, не прибегая к правилам.
5. Внимательно продумайте условие и выберите правило (АСС, АСФ, САС, или АРР-ВС), которое Вы предполагаете использовать при решении. В случае сомнений на этот счет можно заглянуть в «Указатель правил, используемых при решении задач», приведенный в конце книги.

6. В ходе решения следите за строгой последовательностью рассуждений. Это означает, что последующее рассуждение должно быть логически связано с предыдущим.

**Внимание!** Даже если ответ на очередной вопрос кажется Вам очевидным, не следует на первых порах «перепрыгивать» через него. Важно овладеть методикой решения, не пропуская ни одного ее этапа. В дальнейшем, когда Вы приобретете опыт, можно будет двигаться вперед более крупными шагами.

7. Решив задачу, сравните результат с ответом в разделе «Решения». Проанализируйте различия Вашего решения и ответа, если они имеют место.

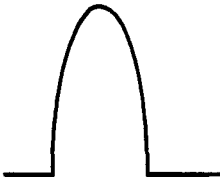
В тексте часто повторяются некоторые термины, например, потенциал действия, ацетилхолин и т. п. Все они в дальнейшем будут даваться в сокращенном виде — ПД, АХ и т. д. Список сокращений приводится в конце книги.

Итак, все готово для того, чтобы поднять паруса и отправиться в океан задач. Но перед этим познакомьтесь еще с одной главой, которая должна помочь Вам ориентироваться в рисунках, сопровождающих физиологические тексты. Такой навык очень пригодится при работе с физиологической литературой.

## Глава 5

### **Графическое отображение результатов физиологических исследований**

Прежде чем приступить к решению задач, Вы должны научиться свободно ориентироваться в том, что можно назвать физиологической документацией. Результаты физиологических исследований чаще всего регистрируются в виде записи изучаемого процесса. Для получения такой записи можно использовать бумагу, фотопленку, экран осциллографа или монитора, компьютерную графику и т. п. Мы рассмотрим более простые примеры учебного характера. Педагогическая практика показывает, что некоторые студенты весьма слабо ориентируются в записях физиологических кривых. Данная глава призвана помочь им в этом.



**Рис. 5.1.** Запись одиночного сокращения изолированной мышцы

Опытному физиологу достаточно взглянуть на такую запись (рисунок), чтобы без дополнительных объяснений понять суть дела. Обычно приводится записанная кривая какого-то процесса и указываются условия, в которых она получена. Например, при раздражении изолированной мышцы она сокращается. Если эту мышцу соединить с рычажком, то при ее сокращении и последующем расслаблении будет записана такая кривая (рис. 5.1). Здесь мы имеем дело с прямой

регистрацией. Возможна и косвенная регистрация. Скажем, при помощи какого-либо преобразователя (чаще всего электрического) можно измерять утолщение мышцы, происходящее при ее сокращении. Как это сделать — вопрос технический, и нас он интересовать не будет. Важно только то, что в подобном опыте величина электрического напряжения или тока, возникающего в преобразователе, будет прямо пропорциональна степени утолщения мышцы и, следовательно, величине ее сокращения. Запись изменений этого электрического показателя характеризует мышечное сокращение, теперь уже косвенно.

АД также можно регистрировать прямо или косвенно. Если ввести в артерию иглу, соединенную с ртутным манометром, а в другом колене манометра разместить поплавков с пером, то колебания давления будут записываться на бумаге. Это прямая регистрация. Более часто в физиологии используют косвенную регистрацию. Что касается прямой регистрации, то характерным примером ее является запись биопотенциалов, возникающих в изучаемом объекте.

Каковы основные элементы физиологической кривой? Во-первых, это запись самого изучаемого процесса. Если Вы хотите воспроизвести такую запись, например, изобразить кривую одиночного сокращения мышцы, то при этом необходимо соблюдать следующее условие. Запись всегда должна начинаться с прямой линии (сокращения нет), затем изображается интересующий нас процесс (сокращение) и, наконец, снова идет прямая линия (сокращение закончилось). Во-вторых, обязательно должны иметься отметки наносимого раздражения. Они могут выглядеть по-разному (рис. 5.2).

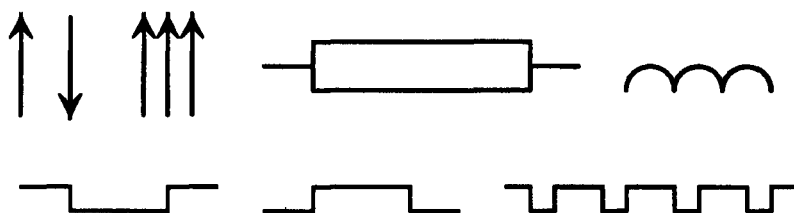


Рис. 5.2. Различные виды отметок раздражения

На рисунке может быть приведена одновременная запись нескольких процессов и нескольких видов раздражителей. В таком случае дается расшифровка каждой кривой. Если требуется оценить величину показателя, ее значения откладываются на оси координат. Например, при регистрации АД кривая будет выглядеть так (рис. 5.3).



Рис. 5.3. Кривая регистрации артериального давления

Научившись уверенно читать физиологические кривые, Вы сможете извлекать из них весьма обширную информацию. Рассмотрим рис. 5.4. На нем приведена запись сокращений трех икроножных мышц

лягушек при раздражении ударами индукционного тока. Полученные записи говорят о следующем.

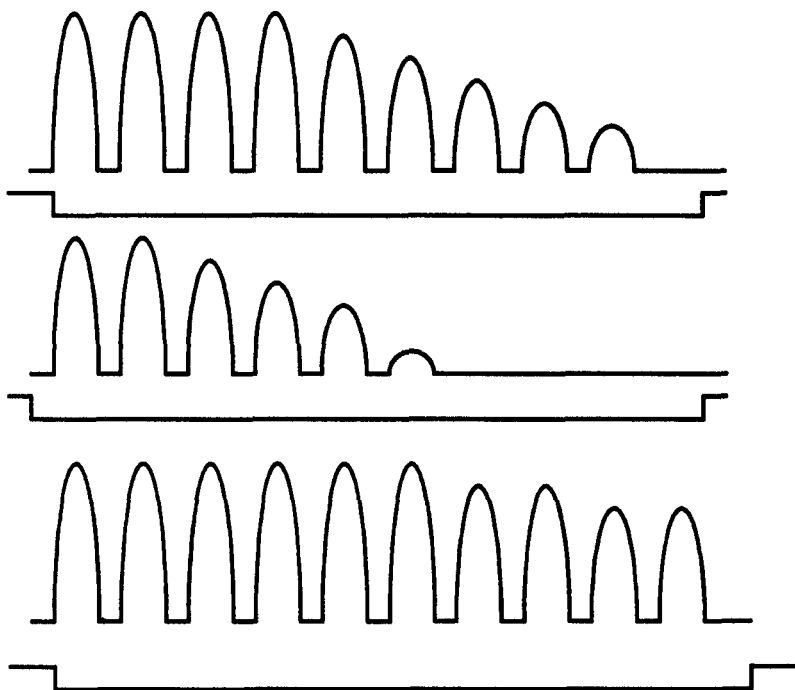


Рис. 5.4. Сокращения икроножных мышц лягушки при раздражении ударами индукционного тока

1. Раздражение производилось импульсами тока низкой частоты. В противном случае мы бы видели на кривых не серии одиночных сокращений, а сплошное тетаническое сокращение. (Если важно знать точную частоту раздражений, то ее указывают в подписи к рисунку).
2. Во всех случаях происходило утомление мышцы, о чем свидетельствует уменьшение высоты сокращений в ходе опыта.
3. У первых двух 'мышц полное утомление (отсутствие сокращений) наступило еще до прекращения раздражений, причем вторая мышца утомилась быстрее. У третьей мышцы полного утомления не наступило.



**Внимание!** Необходимо помнить, что характер (форма) кривой зависит от скорости движения ленты, на которой производится запись, или луча на экране осциллографа. Сравните две кривых (рис. 5.5). Кажется, что это совершенно разные процессы, а между тем перед нами одно и то же одиночное сокращение мышцы, но записанное при малой (1) и большой (2) скорости движения ленты. Отсюда вытекают две практические рекомендации. Во-первых, для того чтобы можно было сравнивать протекание какого-либо процесса в разных условиях, необходимо вести регистрацию при одинаковых скоростях записи. Во-вторых, если процесс совершается очень быстро, то чтобы уловить его детали, нужно производить запись при достаточно большой скорости движения ленты.

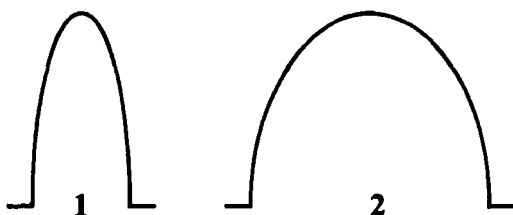


Рис. 5.5. Запись кривой сокращения изолированной мышцы при различных скоростях движения носителя записи

Второй пример иллюстрирует знаменитый опыт Л. А. Орбели и А. Г. Гинецинского, послуживший основанием для создания учения об адаптационнотрофической роли СНС (рис. 5.6). Из рисунка следует, что, если раздражить мышцу до появления признаков утомления, а затем на фоне продолжающегося воздействия подключить дополнительно раздражение симпатического нерва, подходящего к этой мышце, то ее сокращение усиливается. Поскольку раздражение симпатического

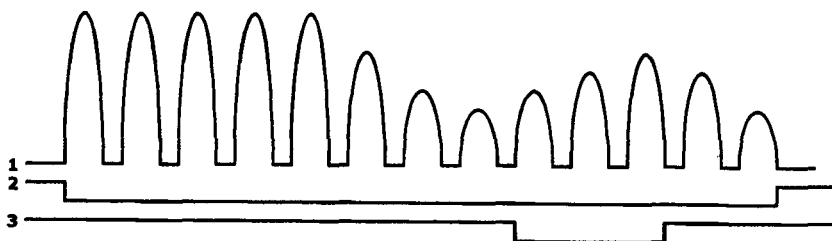


Рис. 5.6. Опыт Орбели—Гинецинского. 1. Запись сокращений мышцы 2. Раздражение двигательного нерва 3. Раздражение симпатического нерва

нерва само по себе не может вызвать сокращение мышцы, был сделан вывод о том, что этот нерв (а следовательно, и симпатическая система в целом) усиливает трофические процессы в мышце и тем самым повышает ее работоспособность.

Третий пример показывает, как внимательный анализ физиологических кривых позволяет прийти к важным выводам, которые могли быть ранее Вам неизвестны.

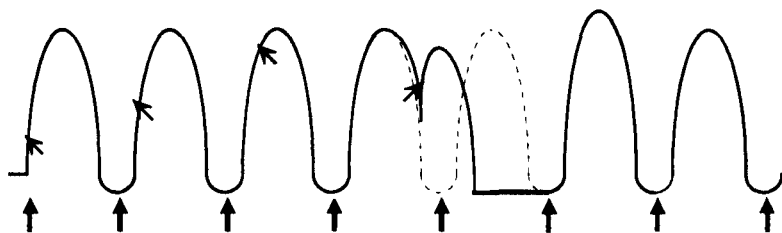


Рис. 5.7. Желудочковая экстрасистола. Маленькие стрелки — нанесение раздражения. Большие стрелки — импульс из синусового узла

Перед Вами запись сокращений изолированного сердца лягушки. Посмотрите, как много информации можно извлечь из этой записи (рис. 5.7). Во-первых, при нанесении раздражения в любой момент систолы сердце не отвечает на него. Значит, в течение всей систолы сердечная мышца не обладает возбудимостью. Такое состояние называется, как Вы знаете, абсолютная рефрактерность. Оно присуще всем возбудимым образованиям, но продолжительность его различна у разных объектов. Во-вторых, во время диастолы сердце уже может отвечать на раздражение. При этом возникает дополнительная (сверх) систола — экстрасистола. Следовательно, во время диастолы возбудимость сердца начинает восстанавливаться (АРП сменяется относительным — возбудимость уже есть, но пониженная). В-третьих, после экстрасистолы мы видим на кривой удлинненную, так называемую компенсаторную паузу. О ее происхождении можно догадаться, если вспомнить, что каждое сокращение сердца вызывается импульсом, исходящим из синоатриального узла. В нашем случае очередной импульс застаёт сердце в состоянии не диастолы, как обычно, а экстрасистолы. Экстрасистола, как и нормальная систола, сопровождается возникновением АРП и поэтому сокращение может появляться только после прихода следующего импульса. По этой причине и увеличивается пауза между сокращениями. После нее очередное сокращение оказывается более сильным, чем обычно. Это объясняется тем, что во время удлинненной паузы в сердце

поступает дополнительное количество крови. Поэтому волокна миокарда испытывают большее растяжение, чем в обычных условиях. А это приводит к более сильному сокращению (закон Франка—Старлинга).

Физиологические кривые могут отражать не только протекание процесса во времени и его изменения при различных воздействиях, но и зависимость между двумя показателями. В последнем случае мы имеем дело с графиком. Нужно уметь читать его. График представляет собой кривую, построенную в системе координат. На оси абсцисс откладывают значения показателя, который изменяют произвольно, например, в ходе опыта. Этот показатель является независимой переменной. На оси ординат откладывают значения показателя (зависимая переменная), который изменяется в зависимости от величины первого показателя. Система координат необходима только при построении графиков. При изображении какого-либо конкретного процесса, например, сокращения мышцы никакие координаты, разумеется, не нужны. Тем не менее многие студенты прежде чем нарисовать какую-то физиологическую кривую, отражающую реальный процесс, а не зависимость, чисто механически, не думая, начинают с проведения осей координат.

При построении графика очень важно правильно представлять, что от чего зависит и соответственно этому строить график. Например, Вы уже ставили или будете ставить опыт с изучением зависимости между массой груза, поднимаемого мышцей при сокращении, и величиной работы, которая при этом выполняется. Совершенно очевидно, что работа зависит от массы груза. И, наоборот, масса груза (например, гирьки, подвешенной к мышце) никак не может измениться, какую бы работу мышца ни совершала при его поднятии.

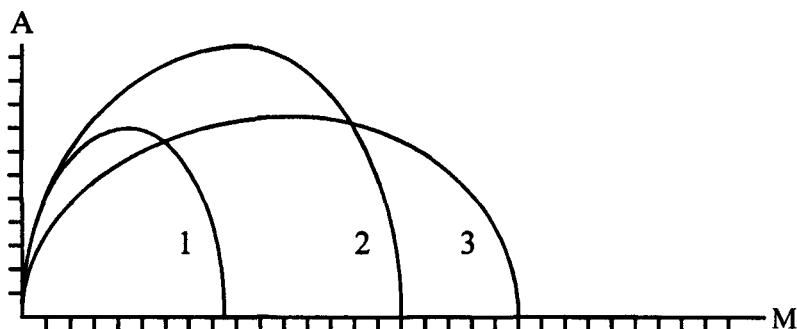


Рис. 5.8. Закон средних нагрузок. А — совершенная работа. М — масса груза.  
1, 2, 3 — разные мышцы

Результаты опыта всегда приводят к одному и тому же принципиально важному выводу: наибольшую работу мышца совершает при средних нагрузках. Это видно из графика, который строится по результатам опыта (рис. 5.8) Из него также следует, что для разных мышц величина оптимальной нагрузки оказывается неодинаковой, но всегда находится в области средних (для данной мышцы) нагрузок. Обнаруженная важная закономерность справедлива не только для скелетных мышц. Если же мы стали строить график чисто механически, не задумываясь, и на оси абсцисс отложили бы не массу груза, а произведенную работу, то получили бы такую нелепую кривую (рис. 5.9).

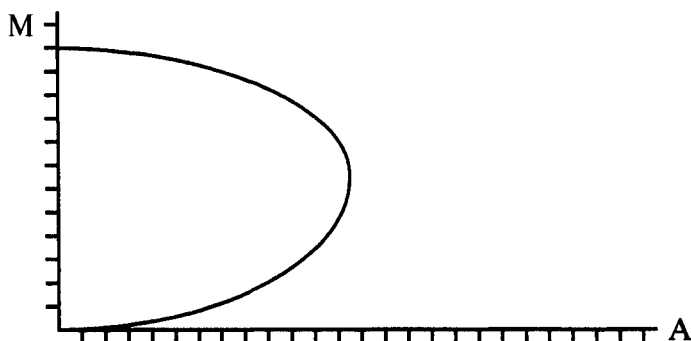


Рис. 5.9. Закон средних нагрузок при неправильном построении графика

В заключение рассмотрим еще несколько примеров. Постарайтесь уяснить физиологическую сущность приводимых кривых до того как ознакомитесь с их расшифровкой. Если это окажется трудным, то внимательно прочитайте расшифровки сопоставьте их с тем, что имеется на рисунках, и после этого повторно просмотрите кривые и проанализируйте их теперь уже самостоятельно.

Рассмотрим рис. 5.10. Прежде всего следует выяснить, что значит «по Штраубу». По этой методике в аорту вводят носик стеклянной канюли и закрепляют ее ниткой. Канюлю затем заполняют раствором Рингера. При систоле жидкость выбрасывается в канюлю, при диастоле — возвращается назад. Жидкость можно отсасывать из канюли и заменять другой. Из рисунка видно, что ионы кальция действуют подобно симпатическому нерву — усиливают и учащают сокращения сердца (1). При воздействии чрезмерно большой дозы (2) проявляется тонотропный эффект ионов кальция — тонус (напряжение) сердечной мышцы резко возрастает и это приводит к тому, что в диастоле сердце

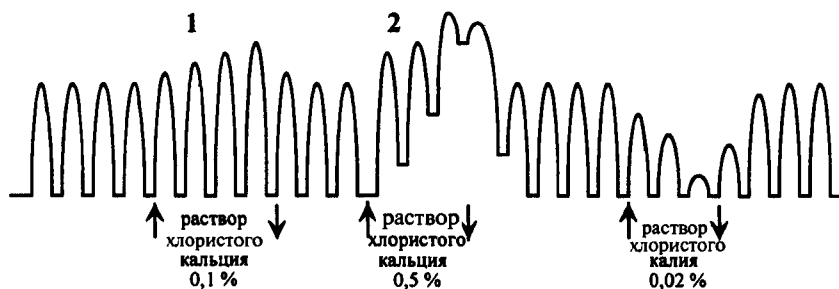


Рис. 5.10. Влияние различных ионов на работу изолированного по Штраубу сердца лягушки

почти не расслабляется. При отмывании раствора нормальная работа сердца восстанавливается. Ионы калия угнетают ее.

Закон Белла—Мажанди состоит в том, что возбуждение передается от задних корешков спинного мозга к передним, но не наоборот. Иллюстрация приведена на рис. 5.11. Для доказательства закона использовали регистрацию биопотенциалов.

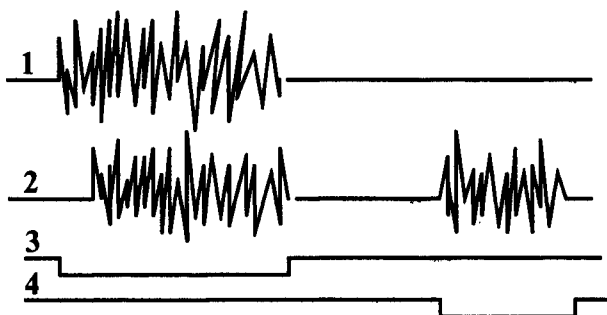


Рис. 5.11. Демонстрация закона Белла—Мажанди. 1 — потенциалы действия заднего корешка. 2 — потенциалы действия переднего корешка. 3 — отметка раздражения заднего корешка. 4 — отметка раздражения переднего корешка

Из рис. 5.12 следует, что после перерезки блуждающих нервов дыхание становится более редким и более глубоким. Поэтому можно предположить, что в нормальных условиях импульсы, идущие по блуждающим нервам, способствуют своевременной смене вдоха выдохом.

Вы убедились в том, что графическая документация в физиологии дает важную и наглядную информацию. Поэтому очень важно на-

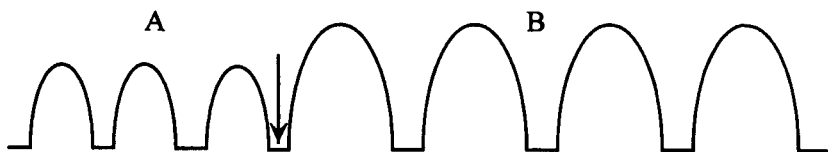


Рис. 5.12. Запись дыхания собаки. А — норма.  
В — после перерезки блуждающих нервов

учиться уверенно читать физиологические кривые и графики, а также самостоятельно строить их.

Хороший рисунок часто заменяет длительный устный ответ. Ни в коем случае не следует при работе над учебником или научной литературой оставлять без внимания имеющиеся в тексте рисунки. Разбирая какой-либо вопрос, старайтесь использовать возможность самостоятельно представить изучаемые явления или процессы в виде физиологических кривых.

Графическое представление материала содержит в концентрированной форме ответ на вопрос, который чаще всего задается при изучении физиологии: «На что действовали, чем действовали, каков результат?».

Теперь Вы полностью подготовлены к главному — решению задач. Напомним, что задачи главы 6 должны способствовать выработке умения мыслить физиологически. В остальных главах задачи предназначены для освоения умения применять системный подход, работая по правилам. Разумеется, и в этом случае необходимость мыслить физиологически полностью остается в силе.

*ЧАСТЬ II*

**ЗАДАЧИ С РЕШЕНИЯМИ**

---

---

---

Прежде чем перейти к решению задач, обратите внимание на следующее. Принципы системного подхода универсальны, их можно использовать в любой области. В том числе и при решении задач очередной, 6-й главы, предназначенной для понимания принципов физиологического мышления. Но поскольку эти принципы имеют самодовлеющее значение, то необходимо сосредоточить внимание именно на них, не используя при этом уже упоминавшиеся четыре правила. Чтобы не смешивать два разных подхода. Во всех же остальных главах использовать эти правила необходимо. В этом основное предназначение данных глав, построенных параллельно учебному курсу физиологии.

Некоторые вводные задачи весьма просты. Можно попытаться решить их без использования правил. В более сложных случаях правила необходимы. Вначале всегда попытайтесь найти нужное правило самостоятельно, в этом и состоит важная цель обучения. Если не удастся, загляните в конец книги. Там помещен перечень правил, которые нужно использовать при решении той или иной конкретной задачи.

И только в случае полной неудачи обратитесь к решениям, приводимым в конце главы. Не ищите готовый ответ сам по себе. Главное — понять логику решения.



# Глава 6

---

## Основные принципы физиологического мышления

---

### 6.1. Принцип целесообразности

#### Тренировочные задачи

---

1. Почему у тюленей, китов, моржей имеется мощный подкожный слой жира?

**Решение.** Ответ не представляет труда — для предотвращения больших потерь тепла в холодной воде. ▷

2. Знаменитые горбы у верблюда содержат большие запасы жира — до 100–120 килограммов. В чем физиологический смысл этого? И почему жир запасен в горбах, а не под кожей, как у некоторых водных животных?

**Решение.** О холоде, разумеется, речи быть не может — верблюд живет в пустыне. Здесь другая проблема — нехватка воды. Тогда будем искать полезную для организма связь между нехваткой воды и избытком жира в организме. Дело в том, что при окислении углеводов и, особенно, жиров образуется так называемая метаболическая вода. За ее счет верблюд может не пить 45 дней и при этом первые две недели нормально работать. Жиры дают больше воды, чем углеводы (почему?), поэтому запасаются именно они. А почему не под кожей как у водных животных? Для верблюда это было бы не только нецелесообразно, но просто губельно из-за перегревания. У других пустынных животных тоже имеются скопления жира и, конечно, опять-таки не под кожей, а в определенных местах, например, у основания хвоста. ▷

3. У некоторых антарктических рыб кровь бесцветная. С чем это связано?

**Решение.** Красный цвет крови обусловлен наличием эритроцитов, содержащих гемоглобин. Следовательно, у этих рыб эритроцитов нет.

В чем физиологический смысл такой несколько необычной особенности? В антарктических морях вода очень холодная. Рыбы пойкилотермные животные и в этих условиях метаболизм у них низкий. Кроме того, у них имеются компенсаторные приспособления для поступления кислорода через кожные сосуды, сеть которых очень развита. В результате можно обойтись и без гемоглобина. ▷

*4. Для самых различных млекопитающих установлена математическая зависимость между диаметром аорты ( $d$ ) и величиной систолического объема сердца ( $C$ ).  $d = 0,013C$  (размерности не учитываются). Чем можно объяснить наличие такой универсальной зависимости?*

**Решение.** Физиологический смысл данной зависимости сразу найти довольно трудно. Здесь потребуется привлечь на помощь не только физиологию, но и биофизику. Начнем с того, что при данном диаметре аорты увеличение систолического объема приведет к повышению линейной скорости кровотока. И наоборот, при данном систолическом объеме уменьшение диаметра аорты также вызовет повышение скорости кровотока. Следовательно, вопрос сводится к тому, что физиологически невыгодно, чтобы скорость кровотока превысила некоторый определенный предел. Почему? Вот здесь и потребуются сведения из биофизики или просто физики. Существует закон Рейнольдса, из которого, в частности, следует, что при достижении определенного уровня скорости течения жидкости или газа поток из ламинарного становится турбулентным. А при таком течении резко возрастает сопротивление.

Таким образом природа и здесь нашла оптимальный вариант — у всех млекопитающих аорта имеет такой диаметр, при котором течение крови не переходит в турбулентное и не возрастает нагрузка на сердце. ▷

*5. После предыдущей задачи эта не должна представить никаких трудностей.*

*Если бы гемоглобин содержался непосредственно в плазме, а не в эритроцитах, то присоединение кислорода происходило бы быстрее. Почему же в ходе эволюции весь гемоглобин был «упакован» в огромное количество эритроцитов?*

**Решение.** Гемоглобин — хромопротеид и содержит белок — глобин. Раствор такого вещества в плазме повысил бы вязкость крови в несколько раз. Взгляните на рис. 3.1. Ясно, что сопротивление кровотоку значительно возросло бы, а это в свою очередь приведет к существенному повышению КД. Расплачиваться же за все это опять-таки пришлось бы сердцу. ▷

*6. Возможно, Вы не знаете, что у комаров, которые иногда так нам досаждают, существует «разделение труда». Кусаются и пьют кровь только самки, а самцы ведут себя гораздо безобидней и довольствуются пищей растительного происхождения. А где здесь физиологический смысл?*

**Решение.** Самки отличаются от самцов прежде всего тем, что им придется производить потомство. А это требует дополнительных расходов. В частности, необходимо получать больше белка. Вот и приходится добывать его из крови.

Способность находить аналогии — весьма полезное качество ума. Поэтому прежде чем перейти к следующей задаче, подумайте чем можно объяснить существование насекомоядных растений? ▷

*7. Исходя из принципа целесообразности, можно предсказать, что должны существовать только две группы физиологических механизмов, которые в конечном счете позволяют ему приспособиться к гипоксии любого происхождения. Какие же это механизмы?*

**Решение.** Если денег маловато, есть только два выхода. Или как-то раздобыть дополнительное их количество, или научиться жить «по средствам». Так же действует и организм в условиях гипоксии. Или усиливается деятельность средств доставки кислорода — кровообращение, дыхание, дыхательная функция крови, или происходят изменения в тканях, позволяющие им существовать в среде с пониженным содержанием кислорода. ▷

*8. А что Вы думаете относительно содержания миоглобина в мышцах ныряющих животных?*

**Решение.** После предыдущей задачи эту Вы должны решить, что называется, на ходу. Миоглобин — родной брат гемоглобина. Как показывает название, содержится он в мышцах. При восстановлении миоглобин, как и гемоглобин, отдает кислород. Когда ныряльщик, например, тюлень уходит под воду, то взять кислород из воздуха он уже не может. А мышцам кислород по прежнему нужен. Поэтому ясен физиологический смысл того, что в мышцах тюленя миоглобина в семь раз больше, чем, например, у быка, который, как известно, не ныряет. А в мышцах китов миоглобина еще больше. ▷

*9. У собак слюна выделяется только во время еды, а у человека постоянно. В чем физиологический смысл такого различия? Зачем нужна слюна, если во рту ничего нет?*

**Решение.** В последнем вопросе условия содержится подсказка. Значит, слюна нужна не только для еды. После выхода организмов из воды на сушу у всех них появилась проблема борьбы с высыханием. Так, слеза защищает от высыхания роговицу глаза. Слюна делает то же самое по отношению к слизистой полости рта. Почему же человеку в отличие от собаки требуется непрерывная секреция слюны для защиты от высушивания? Потому что он значительно чаще открывает рот в связи с речевой артикуляцией. Речь сопровождается движением воздуха, что способствует подсыханию слизистых. ▷

Для дополнительной тренировки попробуйте ответить самостоятельно на следующие вопросы.

*Происходит ли непрерывная секреция слюны у человека в связи не только со звуковой, но и с мысленной речью?*

*Имеется ли такая особенность слюноотделения у глухонемых от рождения?*

**10.** *У икроножных мышц по сравнению с другими мышцами особенно выражена выносливость к статическим усилиям. С чем это связано?*

**Решение.** Как Вы понимаете, это простая задача. Поддержание позы, например, стояние требует постоянного сокращения ряда мышц, в том числе и икроножных. Этим и объясняется их выносливость к статическим усилиям. ▷

**11.** *Глаз воспринимает всю видимую часть спектра. Но не видит тепловую, инфракрасную часть его. Не обделила ли нас природа? Ведь тогда мы могли бы ориентироваться в темноте. Разве это физиологически плохо?*

**Решение.** У Вас уже достаточно опыта, чтобы понимать — если в ходе эволюции не появилось какое-то кажущееся полезным свойство, значит, этому мешали серьезные причины.

Свет воспринимают рецепторы сетчатки. Они находятся в глубине глаза. Прежде чем достигнуть сетчатки, свет проходит через роговицу, хрусталик и стекловидное тело. Эти образования, как и другие ткани тела излучают тепло. Поэтому, если бы глаз мог воспринимать инфракрасные лучи, то мы ничего не видели бы, кроме постоянной пелены перед глазами. ▷

**12.** *В суставной полости существует отрицательное давление. Чем это полезно?*

**Решение.** Отрицательное давление — это, иначе говоря, некоторое разрежение. В разреженном пространстве находящиеся в нем предметы

более тесно прилегают друг к другу. Поэтому в суставной полости кости, образующие сустав, взаимно притягиваются. При нарушении целостности суставной сумки отрицательное давление исчезает, кости могут легко разъединиться и сустав не сможет работать надежно. ▷

**13.** Если Вы не помните, как влияют на величину просвета сосудов углекислый газ, молочная и пировиноградная кислоты, то не попытайтесь ли Вы ответить на этот вопрос, исходя из принципа целесообразности?

**Решение.** Все перечисленные вещества являются метаболитами. Их содержание в крови увеличивается, если организм производит какую-либо работу. Очевидно, при этом кровоснабжение органов должно увеличиться. В таком случае логично предположить, что указанные метаболиты расширяют сосуды. В действительности так и происходит. ▷

**14.** Некоторые рыбы имеют электрические органы. Возникающее в них напряжение может достигать 600 В. Немудрено, что возникающий при разряде такого органа ток может оказаться для жертвы смертельным. Однако столь высокое напряжение существует только в электрических органах пресноводных рыб. У обитателей же морей оно в 8–10 раз меньше. С чем это связано?

**Решение.** Для морских рыб физиологически нецелесообразно расходовать дополнительную энергию, чтобы повысить напряжение в электрическом органе. Ведь морская вода соленая и хорошо проводит ток. Поэтому и при относительно невысоком напряжении разрядный ток окажется достаточно сильным. Пресная же вода значительно худший проводник. Приходится увеличить напряжение, чтобы получить нужный эффект. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**15.** Интенсивность метаболизма у тюленей и китов в два раза выше, чем у наземных животных с такими же размерами тела. В чем физиологический смысл этого?

**16.** Массы тела землеройки и горбатого кита различаются почти в сто миллионов раз. А размеры эритроцитов у них почти одинаковы — 7,5 и 8,2 мкм. Не представляется ли это Вам странным?

**17.** Почему ни одно из насекомых не достигает больших размеров, свойственных многим другим животным?

**18.** При физической нагрузке сердце, как всем известно, усиливает свою работу. У насекомых роль сердца выполняет особый спинной

сосуд. Он сокращается и проталкивает гемолимфу по остальным сосудам. Однако даже при усиленной работе насекомого спинной сосуд сокращается по прежнему. Почему?

**19.** Кенгуровые крысы — типичные пустынные животные. В связи с этим в ходе эволюции у них выработались различные приспособления к условиям пустыни.

Если бы Вам довелось исследовать гипофиз у кенгуровой и белой лабораторной крысы, то где бы Вы обнаружили большее количество АДГ?

**20.** Даже очень тренированный человек не может пробыть под водой больше 5–6 минут. Углекислый газ, накапливающийся в избытке в связи с задержкой дыхания, раздражает дыхательный центр и, в конце концов, происходит вдох. В таком случае как же некоторые ныряющие животные могут оставаться под водой достаточно долго, иногда до часа (киты) и при этом не дышать?

**21.** Если человек натренирован к выполнению значительной мышечной работы, то каких изменений щелочного резерва крови следует у него ожидать?

**22.** Некоторые животные постоянно совершают очень большую мышечную работу. Например, крот в ходе рытья может выбросить количество земли, в 20 раз превышающее его собственный вес. Какие особенности содержания гемоглобина у кротов по сравнению с другими животными имеют место?

**23.** Лиса раскапывает мышиную нору, а кошка терпеливо сидит у норы в ожидании появления добычи. Как при этом обстоит дело с выделением слюны?

**24.** У мужчин преобладает брюшной тип дыхания, а у женщин — грудной. Чем можно объяснить это различие?

**25.** У совы шейная часть позвоночника обеспечивает поворот головы почти до 180 градусов. Можно ли объяснить такую анатомическую роскошь?

**26.** Чувствительность уха огромна. Мы воспринимаем звуки, вызывающие ничтожные перемещения барабанной перепонки. Но, если повысить чувствительность органа слуха дополнительно всего в 100 раз, то вместо ожидаемых преимуществ появится очень большой недостаток. Какой?

**27.** Явление доминанты в головном мозге выражается, в частности, в способности нервного центра, находящегося в состоянии доминант-

ного возбуждения, «притягивать» возбуждения, адресованные другим центрам, и тем самым усиливать собственное возбуждение. В чем физиологический смысл этой особенности?

**28.** При воздействии катехоламинов на альфа — адренорецепторы сосуды суживаются, а раздражение бета-адренорецепторов приводит к расширению сосудов. В чем физиологический смысл того, что у здорового человека в коронарных сосудах сердца количество бета — адренорецепторов значительно превышает число альфа — адренорецепторов?

**29.** Выносящая артериола в почках, которая получает кровь из капилляров клубочка, имеет меньший диаметр, чем приносящая артериола, доставляющая кровь в клубочек. В чем состоит физиологический смысл этого анатомического различия? Что произошло бы, если соотношение диаметров данных сосудов изменилось бы на противоположное?

### Решения задач для самоконтроля

**15.** Значение метаболизма прежде всего в том, что он доставляет энергию, необходимую для протекания всех жизненных процессов. Но у гомойотермных животных метаболизм обеспечивает и выработку тепла, что позволяет поддерживать постоянную температуру тела. Киты и тюлени живут в холодной воде. Чтобы компенсировать увеличенные теплотери, им приходится вырабатывать дополнительные количества тепла, что и достигается усилением метаболизма.

На этом примере видно, что принцип целесообразности во многих случаях связан с экологическим подходом. Это означает, что в ходе эволюции у организмов вырабатывались приспособления именно к тем условиям среды, в которых они постоянно находились на протяжении сотен и тысяч поколений.

**16.** Каждая клетка получает все необходимое ей из крови, притекающей по капиллярам. Поскольку клетки имеют микроскопические размеры (почему?), то и диаметр капилляров должен быть очень малым, независимо от того, в каком организме находятся снабжаемые кровью клетки. Эритроциты проходят по капиллярам в один ряд. Физиологический смысл этого понятен — облегчается и ускоряется газообмен. Поэтому размер эритроцитов никак не связан с размерами животного, а согласуется только с диаметром капилляров.

**17.** Если искать ответ беспорядочным перебором вариантов, то, как Вы уже знаете, это не лучший путь. Нужно подумать, какие особенности насекомых, точнее, особенности какой их системы не позволяют увеличивать размеры тела сверх определенного предела. Это — система трахейного дыхания. Воздух и, стало быть, кислород поступают в клетки через огромное количество мельчайших трубочек — трахей. Но эта система недостаточно эффективна. По трахеям воздух не может проникать на большие расстояния. Отсюда и необходимость ограничивать размеры тела.

**18.** Эта задача непосредственно связана с предыдущей. В чем физиологический смысл усиления деятельности сердца при выполнении работы? Прежде всего в том, что в работающие органы доставляется повышенное количество кислорода.

Но, как уже говорилось выше, у насекомых кислород поступает непосредственно в клетки через систему трахей. Гемолимфа же кислород не переносит и поэтому ускорение ее движения за счет усиления работы спинного сосуда ничего не даст.

**19.** Достаточно знать, в чем состоит действие АДГ и ответ становится ясным.

Этот гормон увеличивает реабсорбцию воды в канальцах почек и тем самым уменьшает величину диуреза. Очевидно, что удержание воды в организме особенно важно для кенгуровой крысы — жителя пустыни. Тогда понятно, почему в ее гипофизе содержание АДГ в несколько раз больше, чем у белой крысы.

**20.** Чудес в природе не бывает. Если углекислый газ накапливается, а дыхательный центр не возбуждается, значит, его возбудимость при нырянии резко снижается.

**21.** Физиологический смысл наличия щелочного резерва крови в том, что он связывает кислые продукты, которые в избытке образуются при мышечной деятельности. Отсюда становится ясным ответ — у тренированного человека эти продукты должны связываться быстрее (это один из эффектов тренировки на биохимическом уровне), следовательно, щелочной резерв увеличен.

**22.** Подобного типа задачи Вы теперь должны решать, как говорится, сходу.

Усиленная мышечная работа требует потребления больших количеств кислорода. Поэтому ответ очевиден — у кротов содержание гемоглобина в крови очень высокое.

**23.** У лисы раскапывание норы содержит комплекс условных раздражителей, сигнализирующих о скором получении пищи. Поэтому во время раскапывания интенсивно выделяется слюна. Подобное происходит и у голодного человека, который наблюдает за тем, как накрывают стол для трапезы. Кошка же хищник засадный. Она может часами терпеливо сидеть у мышиной норы в ожидании добычи. Выделение слюны во время засады физиологически нецелесообразно — ведь неизвестно, сколько еще придется ждать. За это время можно просто истечь слюной.

**24.** Очевидно, брюшной тип дыхания может быть для женщин невыгоден, затруднен. Если не всегда, то хотя бы в определенные моменты. Например, при беременности. Поэтому природа предпочла такой тип дыхания, при котором трудности не возникают.

**25.** Анатомия (структура) всегда связана с физиологией (функция). Глаза у совы устроены так, что обеспечивают видение только прямо перед собой. Но зато можно поворачивать голову в разные стороны в широких пределах. Сова охотится ночью, используя в первую очередь свой очень острый слух.



Для точного определения местонахождения источника звука тоже приходится вертеть головой.

**26.** Природа и здесь остановилась на важном рубеже. Если бы огромная чувствительность уха была повышена еще сравнительно немного, то оно бы оказалось в состоянии реагировать на тепловое движение молекул воздуха. И тогда бы в наших бедных ушах днем и ночью стоял постоянный шум.

**27.** Лучше всего рассмотреть этот вопрос на конкретном примере. Во время глотания центр этого рефлекса находится в состоянии доминанты. Физиологически очень важно, чтобы пищевой комок был проглочен, а не застрял в горле. Сильное постороннее раздражение может затормозить многие рефлексы. Но, если какая-то реакция в данный момент является жизненно важной, то ее центр приобретает свойства доминанты. И тогда посторонние раздражители не тормозят, а даже усиливают эту реакцию, что физиологически целесообразно.

**28.** Катехоламины (А и НА) выделяются при возбуждении СНС. Это происходит всякий раз, когда организму предъявляются повышенные требования (физическая нагрузка, стресс и т. п.). В таких условиях работа сердца значительно возрастает и кровоснабжение его должно усилиться. Этому способствует избыточное количество бета-адренорецепторов в стенках сосудов сердца, обеспечивающее их расширение. При атеросклерозе количество данных рецепторов уменьшается. Поэтому теперь катехоламины воздействуют преимущественно уже на альфа — адренорецепторы, что может привести к спазму коронарных сосудов.

**29.** В почечных клубочках протекает первая стадия образования мочи — фильтрация. Важную роль в этом играет величина кровяного давления. Более узкий выносящий сосуд создает дополнительное сопротивление и поэтому перед ним — в капиллярах клубочка давление повышается, что способствует фильтрации. При обратном же соотношении диаметров сосудов давление повышалось бы перед приносящим сосудом и после его преодоления кровь приходила бы в клубочек при пониженном давлении. Образование мочи резко снизилось бы. Поэтому склеротическое перерождение приносящих сосудов весьма опасно для почек.

## 6.2. Эволюционный принцип

### Тренировочные задачи

**30.** *Два животных вступают в драку. Изменится ли у них свертываемость крови?*

**Решение.** Когда дерутся, применяя зубы и когти, весьма велика вероятность получить повреждение с последующим кровотечением. В ходе эволюции выработалась реакция, направленная на то, чтобы заранее подготовиться к такой опасности — при агрессивном столкновении

свертываемость крови повышается. Это наглядный пример регулирования по возмущению. ▷

**31.** *Если змею некоторое время держать в вертикальном положении (головой вверх), то она погибает. Почему?*

**Решение.** В эволюции змеи образовали группу животных, которые всегда находятся в горизонтальном положении. Поэтому у них не выработались компенсаторные приспособления, препятствующие постепенному оттоку крови в вены нижней части тела при длительном поддержании вертикального положения. Если такое положение сохранять насильственно, то приток крови к сердцу резко уменьшается и, в конце концов, наступает смерть. ▷

**32.** *Если закрыть глаза и катать двумя соседними перекрещенными пальцами горошину, то возникает ощущение одной горошины. Если сделать то же, но перекрещенными пальцами, то возникает ощущение двух горошин. Такой опыт проделал еще Аристотель. Чем объясняется этот феномен и не противоречит ли он принципу целесообразности? Ведь мы получаем неадекватное ощущение?*

**Решение.** В первом случае раздражаются внутренние, соприкасающиеся поверхности пальцев. Во втором — наружные, не соприкасающиеся. В естественных условиях наружные поверхности двух соседних пальцев одновременно могут раздражаться только двумя предметами. Поэтому в мозгу и возникает соответствующее ощущение. Этот простой опыт еще раз иллюстрирует неоднократно упоминавшееся положение — если мы ставим организм в искусственные условия, то в них он работает по программам, которые сложились в естественных условиях в ходе эволюции. ▷

**33.** *Первые многоклеточные животные не имели ни жабр, ни легких и дышали всей поверхностью тела. Когда появились более высокоорганизованные организмы, то, хотя все они приобрели особые органы дыхания, способность дышать кожей сохранилась. Некоторые участки кожи по интенсивности дыхания даже превосходят легкие. Почему же все-таки эволюция пошла по пути создания специализированных органов дыхания?*

**Решение.** С помощью правил системного подхода решение находится сразу же. Но это у нас еще впереди. А пока будем исходить из того, что все возникшее в эволюции биологически целесообразно. Почему легочное дыхание эффективнее кожного? Не из-за каких-то особых свойств легких. Преимущество в другом. Общая поверхность кожи

у человека составляет  $1,5-2 \text{ м}^2$ . А, если развернуть все сотни миллионов альвеол легких, то суммарная их поверхность, через которую происходит газообмен, окажется примерно в 50 раз больше —  $90-100 \text{ м}^2$ . Именно в очень большой дыхательной поверхности и состоит преимущество легочного дыхания. ▷

**34.** После решения предыдущей задачи на этой Вы долго не задержитесь. Почему плоские черви плоские?

**Решение.** У плоских червей еще нет специализированных органов, обеспечивающих газообмен. Дыхание происходит через всю поверхность тела. Поэтому только при сплюсненной форме тела диффузия может обеспечить доставку кислорода в ткани, благодаря тому что они находятся не слишком далеко от поверхности. Проведите аналогию с формой эритроцита. ▷

**35.** Попробуйте объяснить физиологический смысл следующего любопытного опыта. Если сидящей в клетке обезьяне показывать пищу и постепенно приближать ее к клетке, то слюноотделение у животного будет увеличиваться более или менее плавно. Но, когда расстояние до пищи составит примерно сорок сантиметров, происходит скачкообразное усиление слюноотделения. Почему?

**Решение.** В естественных условиях обезьяна, увидев пищу, стремится ее схватить. Для этого до пищи нужно дотянуться рукой. А сорок сантиметров — это примерно длина вытянутой руки. В ходе эволюции в мозгу животных закрепилось соотношение между данным расстоянием и возможностью схватить и съесть. Поэтому, если даже обезьяна, находясь в клетке, не может достать пищу, все равно срабатывает закрепленный тысячелетиями механизм и слюноотделение резко увеличивается. ▷

**36.** В этой задаче Вы столкнетесь с поистине изощренным приспособлением, которое в ходе эволюции выработалось у симпатичных австралийских коала. Как известно, эти животные питаются исключительно листьями различных видов эвкалиптов. Но в сильную жару коала едят листья только одного определенного вида. Попробуйте догадаться, почему.

**Решение.** Хотя в условии задачи не содержится никаких подсказок, но если рассуждать с позиций физиологического смысла, то можно прийти к правильному ответу хотя бы в общей форме. Чтобы противостоять жаре, нужно или увеличить теплоотдачу, или уменьшить теплопродукцию. Теплоотдача регулируется физическими механизмами,

а теплопродукция — химическими. Листья могут служить источником каких-то химических веществ, но не физических процессов. Можно предположить, что листья определенного вида эвкалиптов содержат вещества, уменьшающие теплопродукцию. Избыточная теплопродукция в организме зависит, в частности, от действия простагландинов. И хотя коала не изучали физиологию, но инстинкт, выработанный в ходе эволюции, заставляет их поедать именно те листья, которые содержат вещества, угнетающие выработку простагландинов. ▷

**37.** *В процессе эволюции постоянно возникали противоречия, когда тот или иной выработанный механизм при несомненной своей полезности в то же время имел недостатки, потенциально опасные для жизни. Например, система кровообращения смогла обеспечить все клетки всем необходимым. Но при этом возникла угроза возможного кровотечения. Поэтому потребовалось появление дополнительной системы — свертывания крови. Новая опасность — возможность внутрисосудистого свертывания — привела к образованию противосвертывающей системы.*

*Когда миллионы лет назад организмы вышли из воды на сушу, то одна из самых первых задач, которая встала перед ними, состояла в защите от высыхания. Неслучайно роговица увлажняется слезой, слизистые полости рта — слюной, кожа — потом. Внутренняя поверхность альвеол в легких тоже покрыта очень тонким слоем жидкости. Это хорошо. Но альвеолы постоянно содержат воздух. На границе «газ—жидкость» всегда возникает поверхностное натяжение. Величина его такова, что альвеолы должны были бы спадаться и не могли бы растягиваться. Что же делать? Без жидкости — высыхание, с жидкостью — большое поверхностное натяжение.*

**Решение.** Ответ Вам скорее всего известен. Но при разборе данной задачи Вы должны прежде всего лишний раз задуматься над тем, сколь разнообразны выработанные в ходе эволюции приспособления, которые позволяют организмам сохранять полезные для них структуры и процессы и при этом компенсировать полностью или частично свойственные этим структурам или процессам недостатки. В данном случае эволюция пошла по такому пути. Если убирать жидкость с поверхности альвеол нельзя, то невозможно и избавиться от поверхностного натяжения. Но можно значительно уменьшить его. В легких пневмоциты второго типа вырабатывают поверхностно — активное вещество, которое содержится в слое жидкости, покрывающей внутреннюю поверхность альвеол, и снижает поверхностное натяжение в 10 раз. Так природа в очередной раз преодолела возникшие затруднения. Но в то же время появилась возможность заболеваний, связанных с нарушениями

в сурфактантной системе. А сурфактант — это и есть то вещество, о котором шла речь. ▷

**38.** *Некоторые животные, например, придонные рыбы живут в среде с очень низким содержанием кислорода. Естественно, что в ходе эволюции у таких животных выработался целый ряд приспособлений, облегчающих существование в данных условиях. Как по Вашему мнению выглядит кривая диссоциации гемоглобина у этих рыб?*

**Решение.** Гемоглобин присоединяет кислород при его высоком парциальном давлении и отщепляет (диссоциирует) при низком. Однако в зависимости от условий, в которых обитают данные организмы, понятия «высокое» и «низкое» существенно смещаются. Для того чтобы гемоглобин придонных рыб мог захватывать кислород даже при очень низком его содержании, свойства гемоглобина должны несколько измениться. Это становится ясным, если сравнить кривые диссоциации у этих рыб и, например, человека (рис. 6.1). ▷

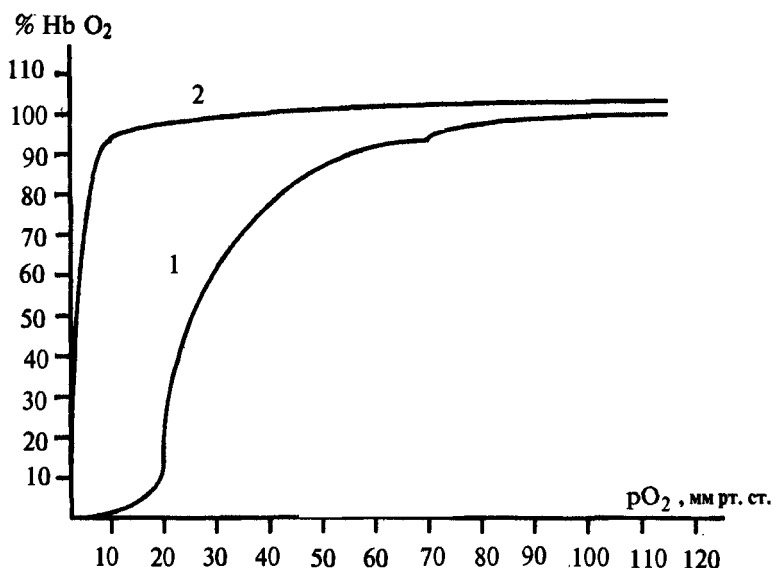


Рис. 6.1. Кривая диссоциации оксигемоглобина. 1 — человек. 2 — придонная рыба.

**39.** *В содержимом желудка человека и животных присутствуют различные ферменты. Но у жвачных животных например, у коровы в рубце (часть желудка) ферментов нет. В чем физиологический смысл этого?*

**Решение.** Анализ нужно начать с особенностей пищеварения жвачных. Травоядными они называются потому что их видимая пища — это трава. Но при этом в желудок жвачных поступает огромное количество бактерий и простейших. Их общая масса в организме может доходить до седьмой части от массы всего тела. Таким образом корова питается не столько травой, сколько микробами и простейшими. Поэтому важно, чтобы микроорганизмы могли усиленно размножаться в желудке. Для этой цели и приспособлен рубец. В ходе эволюции в нем образовалась благоприятная для размножения микробов и простейших среда — оптимальная величина pH и отсутствие ферментов. В результате микробы интенсивно размножаются, а затем перевариваются в последующих отделах желудочно-кишечного тракта. Это, конечно, не очень справедливо по отношению к микробам, но зато полезно для коровы. ▷

**40.** У человека пищеварение в толстой кишке практически отсутствует. Однако эта часть кишечника у многих наземных животных хорошо развита. С чем такая особенность связана?

**Решение.** Низкий уровень ферментативной активности в толстом кишечнике выработался в ходе эволюции и связан с тем, что поступающий сюда химус содержит уже очень мало непереваренных пищевых веществ. А вот для второго вопроса ключевое слово — «наземных». После выхода животных на сушу первостепенное значение приобрела проблема сберегания воды. В толстом же кишечнике всасывается до 95 % поступившей в него (главным образом с пищеварительными соками) воды. При холере, когда всасывание воды в толстом кишечнике резко нарушается и начинается профузный понос, может наступить смерть от жесточайшего обезвоживания организма. ▷

**41.** Как изменилось в процессе эволюции количество митохондрий в клетках нефронов почек?

**Решение.** Понятно, что в ходе эволюции происходило усложнение строения почек, появлялись дополнительные функции, связанные, в частности, с активным транспортом веществ. Все это требовало увеличения затрат энергии и, следовательно, возрастания количества митохондрий. ▷

**42.** У грудных детей раннего возраста поступление избыточных количеств воды может вызвать водную интоксикацию, введение солей часто приводит к отеку, избыток белка вызывает азотемию — увеличение содержания азота в крови. Почему все это происходит?

**Решение.** Совершенствование функций происходит не только в филогенезе, но и в онтогенезе. У новорожденных почки функционально еще не созрели полностью. Поэтому в отличие от почек взрослых они не справляются с повышенными нагрузками. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**43.** Собаке вводят в кишечник смесь конечных продуктов переработки пищевых веществ (мономеров), содержащихся в ее рационе. Будет ли такое питание более эффективным по сравнению с обычным?

**44.** У пожилых людей довольно часто наступает помутнение роговицы или хрусталика глаза из-за нарушения обмена веществ. В других тканях глаза заболевания, связанные с нарушением обмена веществ, встречаются реже. Попробуйте объяснить причину этого.

**45.** Подвижность нервных процессов в КБП можно изучать методом переделки сигнального значения условных раздражителей — положительный становится отрицательным и наоборот. Если сравнить кроликов, собак и обезьян, то у кого быстрее всего происходит такая переделка?

**46.** При перегревании у собак возникает термическое полипноэ — очень частое дыхание, которое способствует испарению слюны с языка и слизистых полости рта. В результате организм отдает большое количество тепла. А у лошадей термическое полипноэ отсутствует. Почему?

**47.** Новорожденные и у человека, и у животных обнаруживают высокую устойчивость к гипоксии. Чем Вы объясните это?

**48.** Эту задачу можно решить, как говорится, на бегу. Почему руки обезьян так сильно отличаются от ног лошади?

**49.** В филогенетическом ряду кислородная емкость крови становится максимальной у птиц и млекопитающих. С чем это связано?

**50.** Медицинские пиявки могут высосать довольно значительное количество крови. Поэтому их иногда применяют для снижения КД у больных гипертонической болезнью. Учитывая особенности питания пиявок, какое еще медицинское их применение Вы можете предложить?

**51.** Установлено, что денатурированные белки гидролизуются ферментами в несколько раз быстрее, чем нативные. Поэтому значение термической обработки пищи с физиологической точки зрения очевидно. Но у животных в отличие от человека нет кухонь, где они могли бы

варить и жарить пищу. Как же им удастся переваривать большие порции сырой пищи? Например, как удав переваривает проглоченного целого кролика?

Попробуйте использовать следующую подсказку. Существует мнение, что в ходе эволюции возникновение кислой среды в желудке было связано не только с активацией определенных собственных ферментов, но имело и самостоятельное значение, способствуя перевариванию проглоченной жертвы.

**52.** Существуют ли различия в наборе пищеварительных ферментов у плотоядных и растительноядных организмов?

**53.** По мере усложнения и совершенствования функций мозга в эволюции прогрессивно развивалась и функция почек. Чем можно объяснить такой параллелизм?

### Решения задач для самоконтроля

---

**43.** В ходе эволюции у высших животных развились два типа пищеварения — полостное, когда молекулы пищевых веществ расщепляются под влиянием ферментов кишечного сока в полости кишки, и пристеночное. Последнее происходит в гликокаликсе на микроворсинках. При этом не просто образуются конечные продукты переваривания, но и работает гидролизно-транспортный конвейер, который обеспечивает быстрое всасывание образовавшихся мономеров.

При введении же готовой смеси мономеров этот конвейер работать не будет. Кроме того, часть мономеров могут «перехватить по дороге» бактерии, а в гликокаликс они не проникают. Таким образом в условиях опыта переваривание, а следовательно, и питание в целом будут менее эффективными.

**44.** Когда в ходе эволюции у животных появился глаз, то некоторые его ткани должны были обладать свойствами, не присущими никаким другим тканям любых органов, а именно — прозрачностью. Роговица, хрусталик и стекловидное тело должны пропускать свет и поэтому прозрачны. Но в таком случае они не могут содержать кровеносные сосуды. Иначе у нас перед глазами всегда стояла бы красная пелена — на сетчатку падало бы изображение находящихся перед ней сосудов с кровью. Поэтому в прозрачных тканях сложился другой тип питания и газообмена — не через капилляры, а путем диффузии из внутриглазной жидкости, находящейся в передней камере глаза. Но такой вынужденный способ питания менее эффективен и поэтому чаще приводит к нарушению состояния питаемых тканей.

**45.** Это, конечно, простой вопрос. Ясно, что чем более развита нервная система, в частности, КБП, тем быстрее протекают в ней сложные внутрицентральные процессы. Поэтому быстрее всего происходит переделка у обезьян, особенно шимпанзе. У собак медленней, еще медленней у кроликов.



**46.** У млекопитающих один из основных путей теплоотдачи — испарение жидкости. Для этого организм использует пот или слюну. У собаки нет потовых желез и на жаре она испаряет слюну. А про лошадей недаром говорят, что после работы они «взмывлены», «все в пене». Хлопья пены у разгоряченной лошади — это смесь пота с воздухом. Протоотделение у лошадей выражено очень хорошо. Поэтому им не нужно испарять слюну. Кстати, большое количество соленого пота на поверхности кожи обуславливает высокую чувствительность лошадей к действию электрического тока.

**47.** Наиболее чувствителен к гипоксии мозг. Поэтому следует подумать о каких-то его особенностях у новорожденных организмов. В ходе онтогенеза происходит окончательное созревание ряда структур мозга, совершенствуется и усложняется его работа, в которую вовлекается все большее количество нейронов. В связи с этим возрастает интенсивность потребления кислорода тканью мозга. А у новорожденных эта интенсивность еще невелика и соответственно выше устойчивость к гипоксии.

**48.** Обезьяны жили в лесах, на деревьях. А лошади бегали по степным просторам. Этим все сказано.

**49.** Есть свойство, которое присуще только высшим животным — птицам и млекопитающим. Это — гомойотермность. При прочих равных условиях поддержание постоянной температуры тела требует дополнительных энергетических затрат. Увеличение кислородной емкости крови — один из способствующих этому механизмов.

**50.** Все кровососущие организмы могут питаться, если высасываемая кровь не будет свертываться. Природа снабдила их специальными противосвертывающими веществами, которые выделяют слюнные железы. Следовательно, такие организмы могут служить источниками антикоагулянтов. Например, из медицинских пиявок можно получать такое вещество — гирудин.

**51.** Очевидно, что гидролиз пищевых веществ при переваривании может осуществляться только ферментами. В хорошей же подсказке всегда содержится ключевое слово. В данном случае это «собственных». Действительно, собственные ферменты удава будут расщеплять тело проглоченного кролика слишком долго. Существует предположение, что на помощь приходит более древняя форма, которую можно назвать аутолитическим пищеварением. Во всех клетках содержатся лизосомы. Они обладают универсальным набором ферментов (около 70). В сильно кислой среде лизосомы разрушаются и освободившиеся ферменты осуществляют самопереваривание.

**52.** Вопрос, конечно, простой. У тех, кто питается в основном мясом (хищники), преобладают гидролазы, расщепляющие белки. У растительоядных — амилазы и гликозидазы, которые расщепляют углеводы.

**53.** Мозг наиболее чувствителен к изменениям состава внутренней среды. Чем сложнее и тоньше работа мозга, тем выше требования к поддержанию гомеостаза. А одна из важнейших функций почек — гомеостатическая.

### 6.3. Регуляция физиологических функций

В предыдущих главах мы рассматривали различные физиологические явления как таковые. При этом нас интересовало — почему полезна данная реакция, как она могла появиться в эволюции, почему она наблюдается именно у данных организмов и т. д. Теперь мы остановимся на механизмах, которые обеспечивают протекание тех иных реакций. Именно понимание этих механизмов позволяет использовать их для направленного влияния на деятельность организма, изменение работы его систем желательным образом. Поэтому речь пойдет о важнейшем понятии физиологии — механизмах регуляции функций. Одна из основных частей этого механизма — рефлекс. Практика показывает, что между формальным знанием, что такое рефлекс и глубоким пониманием его сущности иногда оказывается весьма большое расстояние. Поэтому в начале данной главы приводятся несколько простых задач, для решения которых требуется четкое понимание сущности рефлекторных реакций.

#### Тренировочные задачи

**54.** *В естественных условиях рефлекс возникает при раздражении рецепторов. Можно ли в эксперименте вызвать рефлекторную реакцию без участия рецепторов?*

**Решение.** Рефлекторная реакция осуществляется через рефлекторную дугу, которая включает рецептивное поле, афферентный путь, центральную часть, эфферентный путь и эффектор. Главное условие рефлекторной реакции — возбуждение должно пройти через нейроны ЦНС. В эксперименте можно выполнить это требование, раздражая не рецепторы, а идущий от них афферентный нерв. ▷

**55.** *Для взятия пробы желудочного сока больному предлагают проглотить зонд (резиновую трубку) или же врач сам вводит зонд через глотку и пищевод в желудок. Однако при этом у некоторых людей возникает рвотный рефлекс, который делает манипуляцию невозможной. Как быть?*

**Решение.** Рвотный рефлекс возникает за счет раздражения рецепторов заднего неба, корня языка и пр. Значит, нужно не дать этим рецепторам возбуждаться. Для этого выключают данные рецептивные поля, например, смазывая соответствующие участки дикаином. ▷

**56.** *Как доказать значение рецептивного поля в возникновении рефлекторной реакции?*

**Решение.** Рецептивное поле — это элемент системы «рефлекторная дуга». Один из способов доказательства того, что какой-либо элемент необходим для функционирования системы в целом состоит в удалении этого элемента из системы. Поэтому в нашем случае проверочный опыт может выглядеть, например, таким образом. Вызовем у лягушки простейший сгибательный рефлекс. Для этого можно опустить стопу одной из лапок в слабый раствор кислоты. В ответ на раздражение лягушка отдернет лапку. Рецепторы сгибательного рефлекса заложены в коже. Чтобы выполнить условие задачи, исключим рецептивное поле. Снимем кожу со стопы и повторим опыт. Теперь при опускании лапки в кислоту рефлекс не возникает. ▷

**57. Как доказать специфичность рецептивных полей?**

**Решение.** Для ответа удобно воспользоваться предыдущей задачей. Когда лапку лягушки со снятой кожей опускают в кислоту, то этот раздражитель действует уже не на кожу, а на мышцы. Однако сгибательный рефлекс при этом не возникает. Почему? Потому что в мышцах нет соответствующих рецептивных полей. При действии кислоты можно наблюдать подергивание различных участков мышцы, но это ответ на прямое раздражение. Его можно вызвать и на изолированной мышце. В то же время мышца отвечает рефлекторным сокращением на растяжение (например, хорошо всем известный коленный рефлекс), потому что в ней имеются рецепторы растяжения, образующие соответствующее рецептивное поле. Но сколько бы мы ни растягивали кожу (не вызывая болевого раздражения), мышцы при этом не сократятся, потому что в коже в отличие от мышц нет рецептивных полей, отвечающих на растяжение. И уж совсем просты доказательства житейского характера. Например, чтобы вызвать чихательный рефлекс можно пощекотать перышком в носу, но уж никак не подмышкой или в ухе. ▷

**58. Изучают в эксперименте на лягушке влияние раздражения корешков седалищного нерва на сокращения отдельных групп мышц. Каждый корешок при этом предварительно отделяют от спинного мозга. Зачем?**

**Решение.** Нам необходимо установить влияние каждого корешка именно на данную группу мышц. Седалищный нерв смешанный и, следовательно, содержит и чувствительные, и двигательные волокна. Если корешок не перерезать, то импульсы пойдут не только к иннервируемым этим корешком мышцам, но и по чувствительным волокнам в спинной мозг, что может вызвать рефлекторные сокращения совсем других мышц. Результат опыта будет искажен. ▷

**59.** *Отряхивательный рефлекс у собаки возникает при механическом раздражении кожи спины. В лабораторном эксперименте у животного вызывали этот рефлекс, обливая спину водой. После каждого отряхивания собаку «награждали», подкрепляя это действие пищей. После повторения нескольких опытов собака начала сама выпрашивать еду. Каким образом?*

**Решение.** Недаром собака работала в физиологической лаборатории.

Получение пищи связалось с отряхивательным рефлексом. Поскольку это рефлекторная реакция, то произвольно вызвать ее нельзя. Нужно раздражать кожу. Бассейна, в который можно окунуться, рядом не было. Но собака наловчилась залезать под диван и тереться спиной об его край. Затем быстро выскакивала, отряхивалась и получала честно заработанную награду. ▷

**60.** *У животного раздражают рецепторы кожи и вызывают двигательный рефлекс. После этого ему вводят определенный препарат и повторяют опыт. Теперь рефлекс не возникает. Существуют два мнения по этому поводу: а) препарат блокирует передачу возбуждения в центральных синапсах; б) то же, но в мионевральных синапсах. Как установить истину?*

**Решение.** Необходимо найти «слабое звено» т. е., элемент, с которым связан изучаемый эффект. Построим систему «рефлекторная дуга». Теперь нужно определить элемент, который воспринимает действие введенного препарата. Если раздражать афферентный нерв, ответа не будет. Но неясно, где возник блок — в центральных синапсах или в мионевральных. Если раздражать непосредственно мышцу, она сократится. Но в этом случае мы «обходим» и те, и другие синапсы и ответ снова неясен. Нужно раздражать двигательный нерв, входящий в соответствующую рефлекторную дугу. Если сокращение произойдет, значит, препарат заблокировал центральные синапсы. Если сокращения не будет, то становится очевидным, что выключены мионевральные синапсы. ▷

**61.** *Если поднести к носу кролика ватку, смоченную нашатырным спиртом, то происходит временная задержка дыхания. Понятно, что это рефлекторная реакция.*

*В чем ее физиологический смысл?*

**Решение.** Если принцип целесообразности прочно Вами усвоен, то ответ не составит никакого труда. Задержка дыхания предотвращает попадание токсического вещества в дыхательные пути и легкие. А если ватку держать слишком долго — спросите Вы. Отличный вопрос.

Из него следует, что организму часто приходится выбирать из двух зол меньшее. ▷

**62.** У некоторых больных бронхиальной астмой в ранней ее стадии происходит увеличение ЖЕЛ. При излечении величина ЖЕЛ возвращается к исходной.

*Как можно объяснить это, казалось бы, странное явление?*

**Решение.** Данный пример очень наглядно иллюстрирует тесную связь между физиологическим и клиническим мышлением, что, к сожалению, имеет место далеко не у всех врачей. В нашем случае рассуждения должны выглядеть примерно так. ЖЕЛ отражает максимальное количество воздуха, которое может пройти через легкие. Увеличение этого показателя, например, в результате спортивных тренировок, явление положительное. Уменьшение — отрицательное. С этих позиций то, о чем говорится в задаче, непонятно. А между тем это и есть та самая физиологическая мера против болезни, о которой уже говорилось выше. ▷

Главный симптом бронхиальной астмы — спазм мелких бронхиол. Это значительно затрудняет дыхание, особенно выдох. В этих условиях увеличение ЖЕЛ является компенсаторной приспособительной реакцией организма. Она обеспечивает более значительное растяжение легких при вдохе и поэтому за счет возрастания эластического напряжения ткани альвеол способствует более энергичному выдоху. При выздоровлении происходят обратные явления и ЖЕЛ уменьшается, поскольку отпала необходимость в более энергичном выдохе.

В главе 2 Вы познакомились со схемой простейшего контура регулирования.

Для закрепления основных понятий, связанных с этим вопросом, очень полезной была бы дополнительная тренировка. Сейчас мы ее проведем.

В следующих трех задачах нужно указать, к какой группе относятся перечисленные процессы. Возможны четыре варианта — прямая связь (ПС), т. е., передача команды на исполнение, обратная связь (ОС) — передача информации о состоянии объекта, регуляторный процесс (РП) — целостная реакция, включающая и ПС, и ОС и, наконец, чисто физический процесс (ФП), в котором не происходит передача информации и, следовательно, отсутствуют регуляторные процессы.

**63.** 1. Из синусного узла приходит импульс возбуждения, вызывающий сокращение сердечной мышцы.

2. Испаряется пот с поверхности кожи.

3. Инсулин, действуя на клеточную мембрану, повышает ее проницаемость для глюкозы.
4. При повышении АД рецепторы каротидного синуса посылают частые импульсы в сосудодвигательный центр.
5. При увеличении количества тироксина в крови уменьшается выработка тиротропного гормона в гипофизе.

**Решение.** 1 — ПС, 2 — ФП, 3 — ПС, 4 — ОС, 5 — РП. ▷

В последнем случае сначала поступают в соответствующие центры сигналы о повышении количества тироксина, а затем по механизму отрицательной обратной связи уменьшается выработка тиротропного гормона гипофизом. В данном случае обратная связь ослабляет действие прямой связи — типичный пример регуляторного процесса.

64. 1. Импульсы из дыхательного центра вызывают сокращение дыхательных мышц.
2. При растягивании кишки газами возникает ощущение боли.
3. При действии яркого света зрачок суживается.
4. В гипотоническом растворе происходит гемолиз эритроцитов.
5. У жителей гор увеличивается количество эритроцитов в крови.
6. При увеличении скорости кровотока течение крови из ламинарного переходит в турбулентное.

**Решение.** 1 — ПС, 2 — ОС, 3 — РП, 4 — ФП, 5 — РП, 6 — ФП. ▷

65. 1. При раздражении периферического конца перерезанного симпатического нерва у кролика сосуды уха суживаются.
2. При укачивании у человека возникает чувство тошноты.
3. При еде лимона выделяется много слюны.
4. Свет проходит через оптические среды глаза.
5. Человек сломал руку (перелом кости).

**Решение.** 1 — ПС, 2 — ОС, 3 — РП, 4 — ФП, 5 — ФП. ▷

66. В покое ЧСС у человека составляла 70 уд/мин. Затем он побежал и ЧСС начала возрастать, после чего стабилизировалась на уровне 135–140 уд/мин. Не произошло ли нарушение гомеостаза?

**Решение.** Гомеостаз — это единство противоположностей. С одной стороны, организм удерживает различные физиологические показатели на определенном уровне — гомеостаз. С другой — под влиянием тех или иных воздействий этот уровень может измениться — гомеокинез. В данном случае в покое ЧСС удерживалась на одном уровне, после перехода к бегу начался процесс гомеокинеза и ЧСС установилась

на новом уровне — снова гомеостаз. После прекращения бега изменения произойдут в обратном порядке. Поэтому нельзя говорить о нарушениях гомеостаза. ▷

**67.** *В ходе гомеокинетического процесса регулируемая величина не может стабилизироваться на новом уровне. Благоприятный ли это признак?*

**Решение.** Нет. Если система не может в условиях воздействия стабилизировать жизненно важный показатель на новом уровне, то это угрожает гибелью организма. Так, например, при физической работе АД повышается. Но, если бы это повышение не прекратилось по достижении некоторого нового уровня, то могло бы произойти кровоизлияние из-за разрыва сосудов. ▷

**68.**

**Внимание!** Важная задача для понимания принципов регуляции, в частности, двигательных реакций.

*Рефлексы выпрямления способствуют восстановлению естественной позы. Так, если децеребрированную кошку положить на спину, она быстро становится на лапы. Этому способствует последовательная цепочка выпрямительных рефлексов. Если человек споткнулся, то он восстанавливает нормальное положение и т. д. Но кошка может с удовольствием валяться на спине, а человек весьма долго стоять в неестественной позе. Почему же при этом не срабатывают выпрямительные рефлексы?*

**Решение.** Чем отличаются ситуации, когда человек выпрямляется, споткнувшись, и когда он стоит в неестественной позе? Прежде всего тем, что во втором случае реакция произвольная, а в первом — нет. При произвольных изменениях позы, следовательно, выпрямительные рефлексы не проявляются. Значит, центры этих рефлексов в данной ситуации не работают. Почему? Единственный возможный ответ состоит в том, что эти центры тормозятся импульсами из вышерасположенных центров. ▷

**69.** *Если марской свинке влить в одно ухо несколько капель хлороформа, то она в течение некоторого времени утрачивает способность двигаться прямолинейно и совершает движения по кругу. Если у мезенцефального животного, например, кошки разрушить вестибулярный аппарат и положить ее на бок на твердую поверхность, то возникает*

*выпрямительный рефлекс — сначала рефлекторно поворачивается (выпрямляется) голова, а вслед за этим выпрямляется туловище. Однако, если на животное, лежащее на боку, положить сверху доску с небольшим грузом, то выпрямительный рефлекс не возникает. Что общего в рассмотренных реакциях морской свинки и мезэнцефальной кошки?*

**Решение.** Почему выпрямляется лежащее на боку мезэнцефальное животное? Это происходит вследствие возбуждения рецепторов вестибулярного аппарата, на которые действует неестественное направление силы тяжести. Если вестибулярный аппарат разрушен, то выпрямительный рефлекс возникает за счет одностороннего раздражения кожных рецепторов. При этом сначала выпрямляется голова, а затем происходит раздражение рецепторов шейных мышц, что влечет за собой рефлекторное выпрямление туловища.

Почему движется по кругу морская свинка, которой в одно ухо закапали хлороформ? Потому что происходит одностороннее выключение вестибулярного аппарата после проникновения хлороформа в полукружные каналы. Что общего между рассмотренными двумя ситуациями? В каждом случае животное стремится придать своему телу такое положение, при котором сигналы от рецепторов, реагирующих на положение тела в пространстве, уравниваются (как от левой, так и от правой половины). Если такое выравнивание достигается (естественным или искусственным путем), то дальнейшее изменение положения тела прекращается. Если же преобладают сигналы с одной стороны, то продолжают поиски положения тела, при котором произойдет выравнивание. ▷

**70.** *Рядом научных работ показано, что, если в организме возникает состояние напряженности функций (в частности, при патологии), то при этом уменьшается разброс мгновенных значений частоты сердечбиений, определяемых по продолжительности интервала R-R на ЭКГ. Например, в норме 64, 67, 65, 68, 65 и т. д., а при напряжении 66, 65, 65, 67, 66, 67 и т. д. Сделайте вывод, что происходит в состоянии напряжения — усиливаются центральные влияния на сердце или возрастает значение внутрисердечных рефлексов?*

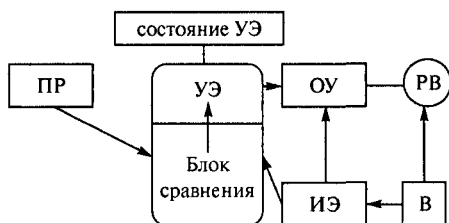
**Решение.** Это не совсем студенческая задача и для ее решения нужно хорошо понимать физиологический смысл рассматриваемых явлений. Разброс мгновенных значений ЧСС отражает влияние различных случайных процессов, которые все время происходят, в частности, в клетках синусного узла. Другие случайные процессы могут влиять на работу



сердца через систему внутрисердечных рефлексов. При возникновении же состояния напряжения работа сердца в большей степени подчиняется потребностям организма. Поэтому усиливается влияние ЦНС, и ритм сердца становится более централизованным. При этом эфферентные нейроны вегетативных ганглиев сердца в меньшей степени реагируют на информацию, поступающую от внутриорганных рецепторов и в большей степени на сигналы из вышележащих центров. ▷

**71.** Регуляция деятельности эндокринных желез идет по трем путям: 1 — выделение гормона происходит в зависимости от изменений величины показателя, отражающего состояние регулируемой системы (например, выделение инсулина при повышении уровня сахара в крови); 2 — выделение гормона происходит при возмущающем воздействии (например, выделение адреналина в стрессовых ситуациях). Возможен и третий путь. Попробуйте найти его.

**Решение.** Изобразим графически общую схему регуляторной системы (рис. 6.2). Первый путь — это реакция на изменение регулируемой величины (РВ).



**Рис. 6.2.** Общая схема регуляторной системы. ПР — программа.

уЭ — управляющий элемент. ОУ — объект управления. ИЭ — измерительный элемент.

РВ — регулируемая величина. В — возмущение

Второй путь — реакция на возмущение (В). За чем еще может следить система?

Остались два элемента — управляющий (уЭ) и измерительный (ИЭ). Изменение ИЭ не может иметь самостоятельного значения, так как оно изменяет только работу обратной связи, но не сущность регулируемой величины. Таким образом остается управляющий элемент, который должен следить за показателем, характеризующим его собственное состояние. Это означает, что железа, выделяющая гормон, будет изменять свою работу в зависимости от концентрации этого гормона в крови. Следовательно, концентрация гормона и является

в данном случае той регулируемой величиной, которая поддерживается на определенном уровне. Например, работа щитовидной железы изменяется в зависимости от уровня тироксина в крови. ▷

*72. Если у зайца раздражать кожу в области шеи, то у него происходит задержка дыхания. У кролика такое явление отсутствует. В чем смысл этой регуляторной реакции у зайца?*

**Решение.** Кролик — животное домашнее и жизнь у него спокойная. Другое дело — заяц, которому постоянно приходится спасаться от врагов. Часто он прячется под кустами и затаивается. При этом область шеи подвергается механическому раздражению. Одновременно задерживается дыхание. В результате выработалась стойкая комплексная защитная реакция — при опасности прячься в кусты и не дыши. Искусственное раздражение области шеи воспроизводит эту реакцию. ▷

*73. Эта задача аналогична предыдущей и Вы должны быстро с ней справиться. Если у новорожденного жеребенка или ягненка затемнить голову (например, поместить над ней кусок картона), то голова поднимается вверх и начинаются сосательные движения. Чем это можно объяснить? Обнаружим ли мы такой же эффект у котят и щенят?*

**Решение.** Понятно, что возникает пищевая реакция, направленная на получение материнского молока. И жеребенок, и ягненок сосут мать стоя. При этом голова находится под брюхом матери и затемняется. Таким образом в естественных условиях затемнение головы является сигналом начала кормления и вызывает у младенца соответствующую реакцию. Котята и щенята сосут молоко лежа. Поэтому затемнение головы у них не имеет сигнального значения. ▷

*74. При перегревании организма необходимо увеличить теплоотдачу. Это достигается благодаря резкому увеличению кровотока в коже. Но очень большое количество крови не сможет пройти через капилляры. Как регуляторные системы преодолевают это препятствие?*

**Решение.** В известном фильме Бармалей говорил «нормальные герои всегда идут в обход». В нашей ситуации эта рекомендация полностью выполняется. В коже особенно развиты артериовенозные шунты — сосуды, напрямую соединяющие артериолы с венами в обход капилляров. При перегревании эти шунты открываются и большая часть крови проходит через них, обеспечивая усиленную теплоотдачу, но без перегрузки капилляров. ▷

**75.** *Еще раз напомним — один из основных принципов регуляции функций организма состоит в том, что в каждый данный момент в первую очередь обеспечивается та функция, которая является наиболее важной именно в данных условиях. А теперь попробуйте объяснить, почему при интенсивной мышечной работе может резко уменьшиться образование мочи?*

**Решение.** Эта задача имеет большое значение для понимания принципов регуляции. Поэтому остановимся на ней подробнее. При мышечной работе возбуждается СНС. Выделяется А, который стимулирует самые различные реакции. Под влиянием метаболитов, в первую очередь углекислого газа, сосуды работающих мышц расширяются и они получают больше крови. А действует на бета-рецепторы в коронарных сосудах сердца и кровоснабжение сердца также увеличивается. Автономная регуляция мозгового кровообращения обеспечивает сохранение его на постоянном уровне. Таким образом мышцы, сердце и мозг в условиях физической нагрузки работают в оптимальном режиме кровоснабжения. Но количество крови ограничено. Поэтому приходится соблюдать режим экономии. Это достигается тем, что выделившийся А суживает сосуды внутренних органов и их кровоснабжение временно ухудшается. В почках это может привести к прекращению диуреза. Казалось бы такая реакция не очень приятна для организма. Но, когда заяц убегает от волка, то для спасения жизни решающую роль играют мышцы и сердце, а не печень, почки или желудок. Поэтому системы регуляции и обеспечивают в первую очередь важнейшую в данных условиях функцию. Всегда помните об этом. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**76.** Можно ли считать рефлекторной реакцию, вызванную воздействием электрического тока или химического вещества непосредственно на какую-либо область спинного или головного мозга, содержащую например, мотонейроны?

**77.** Если подействовать новокаином на седалищный нерв лягушки, допустим в левой лапке, то сначала выключаются чувствительные волокна, а потом и двигательные. Как доказать это в эксперименте?

**78.** Раздражение кожи лапы собаки вызывает сгибательный рефлекс. В эксперименте произвели оперативное вмешательство, после которого в ответ на такое же раздражение лапы возникал не сгибательный рефлекс, а кашлевой. В чем состояло упомянутое вмешательство?

**79.** Если шекотать волоски в ухе собаки или кошки, то возникает так называемый рефлекс ушной раковины — подергивание уха, а затем энергичное встряхивание головы. В чем физиологический смысл этого рефлекса?

**80.** Для того чтобы воспроизвести в опыте некоторую рефлекторную реакцию, перерезали соответствующий афферентный нерв, а затем раздражали один из его концов надпороговым током. Однако реакция не возникла. В чем дело?

**81.** Вместо «иглоукальвание» (введение специальных игл в определенные точки кожи) сейчас используют термин «иглорефлексотерапия». Почему этот термин более точен?

**82.** Известна давняя печальная история о «золотом» мальчике. В цирке, где он выступал, решили выкрасить его с головы до ног золотой краской, чтобы произвести впечатление на публику. Успех, действительно, был большой, но через несколько дней мальчик умер от перегревания. Краска закупорила все протоки потовых желез и выделение пота полностью прекратилось.

А что должно произойти в системе терморегуляции, чтобы пот не выделялся даже при повышении температуры крови? При этом, конечно, никакие краски не используют, механизм чисто физиологический. Центры теплопродукции и теплоотдачи и сами потовые железы с их протоками находятся в нормальном состоянии.

В следующих задачах нужно дать такие же ответы, что и в №№ 63–65.

**83.** 1. Тиротропный гормон стимулирует деятельность щитовидной железы.

2. При накладывании кристалла соли на область продолговатого мозга, в которой находится ядро блуждающего нерва, происходит остановка сердца.

3. При переполнении мочевого пузыря возникает позыв на мочеиспускание.

4. При мышечной работе сердце сокращается чаще.

5. При воспалительном процессе в кишечнике мышцы брюшной стенки напрягаются.

6. Гемоглобин соединяется с кислородом и образует оксигемоглобин.

**84.** 1. Адреналин, попадая в сердце, усиливает его сокращения.

2. При раздражении барабанной струны (веточка лицевого нерва) усиливается выделение слюны.

3. Человек ночью сел на камень и ощутил холод.

4. В жаркую погоду выделяется пот.
  5. После гипервентиляции наступает апноэ.
  6. При ударе молоточком по ахиллову сухожилию сокращаются мышцы стопы.
  7. Реакции буферных систем крови на изменение величины рН.
- 85.** 1. При раздражении обнаженной поверхности КБП сокращаются определенные группы мышц.
2. Человек вошел в комнату с неприятным запахом и остановился в том месте, где запах особенно сильный.
  3. При сокращении мышцы в спинной мозг поступают импульсы от мышечных веретен.
  4. На холоде у человека начинается дрожь.
  5. Рана после операции постепенно заживает.
  6. Мышцу растянули грузом. После снятия груза она укоротилась до исходной длины.

**86.** При повторных измерениях АД установлено, что величины его колебались в пределах 120/80–125/75 мм рт. ст. Можно ли считать, что при этом происходил процесс гомеостатического регулирования?

**87.** Может ли процесс гомеостатического регулирования идти с отрицательной обратной связью? А с положительной?

**88.** Даже если человек стоит по стойке «смирно», можно при помощи специального прибора установить, что его тело постоянно испытывает небольшие колебания. О чем это свидетельствует?

**89.** Можно ли вызвать какие-либо рефлекторные реакции на изолированной мышце и на изолированном сердце?

**90.** На вопрос «в чем состоит функция дыхательного центра?» некоторые отвечают — «он посылает импульсы в легкие». Это, конечно, неверно. Дыхательный центр посылает импульсы в дыхательные мышцы и управляет их работой. А справедливо ли утверждение «дыхательный центр связан с легкими?»

**91.** Ежи поедают ядовитых насекомых, а также лягушек и жаб, кожа которых покрыта весьма агрессивной слизью. Какие приспособительные свойства позволяют ежам справляться с этим неприятным свойством пищи?

**92.** Когда у овец наблюдается более интенсивное слюноотделение при поедании корма — в пастбищный период или в стойловый?

**93.** В сосудах имеются барорецепторы, которые реагируют на КД. Многие факторы влияют на чувствительность этих рецепторов, повышая или понижая ее. У здорового человека соотношение факторов, повышающих и понижающих чувствительность барорецепторов, примерно одинаково. А как обстоит дело у больных атеросклерозом?

**94.** Загляните еще раз в задачу 68, а затем объясните, почему при интенсивной мышечной работе значительно возросшее АД не снижается. А куда же девались механизмы регуляции?

### Решения задач для самоконтроля

**76.** Нет. Это реакция на прямое раздражение. В естественных же условиях рефлекторное возбуждение центральных нейронов обязательно связано с прохождением нервных импульсов по афферентным путям и воздействием на эти нейроны через синапсы.

**77.** Система «чувствительное волокно» проводит возбуждение от рецепторов, а система «двигательное волокно» проводит возбуждение к мышцам. Проверим это в условиях опыта. Опустим левую лапку в кислоту или ушипнем ее. Ответа нет. Значит, чувствительные волокна уже заблокированы. Если же сильно ушипнуть другую, правую лапку, на которой чувствительные волокна не выключались, то сократятся обе лапки — и правая, и левая. Следовательно, в альтерированном нерве двигательные волокна еще функционируют. Через некоторое время левая лапка перестанет отвечать на любые воздействия, кроме прямого раздражения мышц. Это говорит о том, что прекратилось проведение и в чувствительных, и в двигательных волокнах.

**78.** Правило АСС просто умоляет использовать его. Но задачи данной части мы договорились решать пока что без правил, а исходя только из требований физиологического мышления. Любой рефлекс осуществляется под влиянием соответствующего центра, который должен для этого получить сигналы от каких-то специфических рецепторов. Для кашлевого рефлекса эти рецепторы заложены в дыхательных путях, например, в бронхах. Дальнейшее должно быть Вам понятно. Если после перерезки мы сошьем периферический конец кожного нерва с центральным концом афферентного нерва, идущего от бронха, то при нанесении раздражения на кожу импульсы от ее рецепторов придут в центр, вызывающий кашель. Разумеется, до начала опытов нужно будет выждать, пока нервы не срастутся и восстановится проведение возбуждения в них.

**79.** Будем исходить из принципа целесообразности. Чем могут раздражаться эти волоски в естественных условиях? Попаданием в ушную раковину инородного тела, например, песчинки или насекомого. Тогда возникающий рефлекс будет способствовать удалению этого тела.

**80.** Эта задача просто на внимание. Сказано «один из концов перерезанного афферентного нерва», но не уточнено, какой именно. Поэтому нужно,

не мудрствуя лукаво, подумать именно об этом. Афферентный нерв проводит нервные импульсы в соответствующий центр. После перерезки получаются два конца — центральный и периферический. Чтобы воспроизвести функцию нерва нужно, конечно, раздражать центральный конец. Значит, в опыте раздражали периферический конец.

**81.** Более точен второй термин. Он указывает не на способ воздействия, а на его механизм. Важно не то, что воздействуют иглами (используют и другие приемы). Главное — раздражение определенных БАТ, что вызывает те или иные рефлекторные реакции.

**82.** Построим систему «терморегуляция». В нее входят: задающий элемент (нейроны гипоталамуса, определяющие, какую температуру нужно поддерживать), управляющий элемент (центры теплопродукции и теплоотдачи), объект управления (в данном случае потовые железы) и измерительный элемент (терморелепторы). Для большей наглядности Вы можете нарисовать эту схему. Внимательно посмотрите на нее и ответ становится ясным. Если нарушится работа терморелепторов, то центры перестанут получать информацию о том, какова же в каждый данный момент температура тела (точнее, крови). Таким образом в этой ситуации прекращается функционирование обратной связи. В результате управляющий элемент «не знает», что делать и не выдает нужные команды. Поэтому воздействие центров на потовые железы прекратится.

Возможен и другой вариант. Если задающий элемент установит требуемую температуру крови на значительно более высоком уровне по сравнению с обычными условиями, то даже при повышении температуры крови она может не достигнуть этого нового уровня. Тогда центры будут реагировать на такую кровь как на «холодную» и соответственно не будет включаться потоотделение.

**83.** 1 — ПС, 2 — ПС, 3 — РП, 4 — РП, 5 — РП, 6 — ФП.

**84.** 1 — ПС, 2 — ПС, 3 — ОС, 4 — РП, 5 — РП, 6 — РП, 7 — ФП.

**85.** 1 — ПС, 2 — РП, 3 — ОС, 4 — РП, 5 — РП, 6 — ФП.

**86.** Нет. Гомеокинез — это не просто какие-то колебания или отклонения от определенного уровня. Гомеокинез — это процесс перехода от одного устойчивого состояния к другому, причем разница между показателями, характеризующими эти состояния, может быть весьма значительной. Поддержание же стабильного состояния является гомеостатической функцией. Однако регулируемая величина в связи с различными случайными воздействиями может несколько отклоняться от стабильного уровня в сторону увеличения или уменьшения. Эти колебания компенсируются отрицательной обратной связью и ни в коей мере не являются проявлением гомеокинеза.

**87.** С отрицательной, конечно, нет. Она ведь не дает значительно отклоняться от заданного уровня. Положительная же обратная связь, напротив, способствует быстрому переходу системы в новое состояние.

Например, при возбуждении СНС выделяется А. В свою очередь он способствует усилению процессов, приводящих к дальнейшему выделению

А и т. д. Таким образом процесс идет до определенного момента с самоускорением, что приводит к быстрой мобилизации ресурсов организма и переходу многих его систем (кровообращение, дыхание, обмен веществ и т. д.) на новый уровень.

**88.** Эта задача по существу является продолжением задачи 86. Очень хорошо, если Вы сразу это поняли. Действительно, раз показатели, отражающие состояние системы, испытывают колебания вокруг некоторого определенного уровня, это говорит о том, что в системе протекает процесс регулирования. В данном случае речь идет о поддержании позы. В силу ряда причин (работа сердца, дыхание, случайные факторы) центр тяжести тела все время смещается. В ответ на это и происходит компенсаторное перераспределение мышечно-го тонуса.

**89.** Изолированная скелетная мышца отсоединена от ЦНС. Поэтому никаких рефлекторных реакций вызвать в ней нельзя. Изолированное сердце также отсоединено от ЦНС. Однако, в отличие от скелетной мышцы в нем имеются интрамуральные вегетативные ганглии — очень существенный элемент, через который могут осуществляться местные, периферические внутрисердечные рефлексы. Соответственно в этих ганглиях имеются афферентные, вставочные и эфферентные нейроны, образующие рефлекторные дуги внутрисердечных рефлексов.

**90.** Никакой игры слов здесь нет. Вспомним, что связи могут быть прямыми и обратными. Прямая связь дыхательного центра с легкими отсутствует, он ими не командует. А обратная связь существует, поскольку дыхательный центр получает сигналы от рецепторов, заложенных в органах дыхательной системы и в соответствии с поступившей информацией изменяет свою работу.

**91.** Конечно. На такую пищу у ежей выделяется особая пенистая слюна, которая нейтрализует ядовитые вещества. Понятно, что этот процесс, несомненно, является регуляторным.

**92.** Летом корм влажный, а в стойловый период (зимой) — более сухой. Естественно, регуляторные механизмы обеспечивают выделение больших количеств слюны в стойловый период — при поедании сухого корма.

**93.** Будем исходить из того, что при атеросклеротических изменениях в сосудах КД повышается. Следовательно, система регуляции работает менее эффективно и не снижает самостоятельно КД так, как это происходит у здорового человека. Одна из причин состоит в том, что чувствительность барорецепторов при атеросклерозе снижается и реакция на повышение КД оказывается ослабленной.

**94.** При повышении АД, не связанном с мышечной работой, импульсы от барорецепторов приводят к регуляторному расширению сосудов и ослаблению работы сердца. Это обеспечивает быстрое снижение АД. Но при физической работе уменьшение активности сердца физиологически нецелесообразно. Поэтому в данной ситуации регуляторная реакция заключается во временном блокировании рефлексов с барорецепторов и включении других механизмов.



## 6.4. Принцип адаптивности

### Тренировочные задачи

**95.** Киты и тюлени плавают в воде, температура которой может быть близка к точке замерзания. Выше уже говорилось, что эти животные защищены от переохлаждения толстым слоем подкожного жира. Но плавники китов и ласты тюленей для выполнения своей функции должны быть тонкими и иметь обтекаемую форму. Поэтому подкожного жира в них нет. Каким же путем пошла адаптация, чтобы защитить плавники и ласты от переохлаждения и отдачи большого количества тепла? Без подсказки здесь обойтись трудно, поэтому учтите, что эти органы обильно снабжены кровеносными сосудами.

**Решение.** Подкожный жир обеспечивает пассивную защиту от охлаждения за счет мощной теплоизоляции. Для плавников и ластов пришлось использовать активный процесс при помощи механизма противоточного теплообмена. Венозные сосуды плавников проходят очень близко от артерий, практически окружая их. Теплая кровь, которая течет по артериям, нагревает холодную кровь, приходящую по венам, и при этом сама охлаждается. В результате в плавники поступает кровь, успевшая отдать значительную часть тепла венозной крови. А последняя в свою очередь нагревается, прежде чем поступить в тело кита. Таким образом в плавники притекает относительно холодная кровь, а в тело — относительно теплая. Противоточный теплообмен встречается и у других животных, живущих в полярных условиях, например, у пингвинов. ▷

**96.** Если Вы поняли принцип противоточного теплообмена, то попробуйте решить следующую задачу с аналогичной, но противоположной ситуацией.

Выше уже говорилось, что некоторые животные приспособились к условиям пустыни путем повышения температуры тела до  $46-47^{\circ}\text{C}$ . Это способствует увеличению отдачи тепла конвекцией и радиацией и позволяет экономить воду, которая должна была бы расходоваться при теплоотдаче исключительно за счет испарения. Но мы знаем, что нейроны головного мозга весьма чувствительны к высокой температуре. Как же защитит мозг антилоп и газелей от чрезмерного перегревания?

**Решение.** Народную мудрость «держи ноги в тепле, а голову в холоде» природа в данном случае использовала вполне эффективно. Так, например, у антилопы бейза температура мозга повышается на три градуса

меньше, чем в остальных частях тела. Оказалось, что и здесь адаптация пошла по пути использования механизма противоточного теплообмена.

Наружные сонные артерии у бейзы проходят через кавернозный синус, где они распадаются на сотни мелких артерий. В свою очередь кавернозный синус наполняется охлажденной венозной кровью, оттекающей из сосудов носовой полости где благодаря испарению жидкости с влажных слизистых и происходит значительное понижение температуры. В результате артериальная кровь, пройдя через кавернозный синус, заметно охлаждается, прежде чем поступить в мозг. ▷

*97. В секрети молока у кормящей самки кенгуру наблюдается удивительная особенность. Две соседние молочные железы одновременно секретируют молоко совершенно различное по составу. У животных других видов ничего подобного не наблюдается. Попробуйте объяснить все это.*

**Решение.** Сколь необычной ни казалась бы та или иная реакция, все равно и эта особенность должна иметь адаптивное, приспособительное значение. К чему же в таком случае приспособляется организм самки кенгуру? Молоко необходимо для кормления детенышей. Даже если Вы не знаете особенностей молодого поколения кенгуру по сравнению с потомством других млекопитающих то нетрудно об этом догадаться. Если молоко разное, значит, и детеныши разные. Действительно, кенгурята рождаются крошечными и совсем незрелыми. Сил хватает только на то, чтобы доползти до сумки, забраться в нее, найти сосок и надолго повиснуть на нем. Детеныш «дозревает» в сумке так долго, что за это время рядом с ним успевает появиться следующий новорожденный. Естественно, возраст «старого» и «молодого» детенышей существенно различается. Соответственно и потребности в питании у них различны. На это и реагирует организм матери, направляя к разным соскам разное по составу молоко. ▷

*98. Красные мышцы у животных являются тоническими и соответственно используются организмом для длительного мышечного напряжения — тонуса, например, при поддержании позы. Можно ли ожидать каких-то особенностей кровоснабжения этих мышц?*

**Решение.** При поддержании позы мышцы сокращаются длительно. Это требует усиленного кровоснабжения. Не случайно поэтому в таких мышцах мы находим целый ряд адаптивных особенностей — обильное развитие мелких артерий, а в капиллярах наличие особых вздутых, которые являются резервуарами крови, используемой при длительном тоническом сокращении. ▷

**99.** При высокой температуре среды у животных, не имеющих потовых желез, возникает терморегуляторное полипноэ — учащенное дыхание (200–600 раз в минуту). При этом усиленно испаряется слюна с языка и поверхности полости рта, что способствует отдаче тепла. Этот адаптивный механизм имеет однако недостаток. Интенсивная работа дыхательных мышц приводит к усиленному теплообразованию в них, что будет дополнительно нагревать тело. О том как остроумно природа преодолела это затруднение у собак, будет сказано в следующей главе. А пока подумайте, как удалось решить задачу коровам, овцам, козам. У них частота полипноэ не очень интенсивная, на зато оно может продолжаться в течение всей жаркой части дня. И все это время в дыхательных мышцах будет образовываться избыточное количество тепла. Как быть?

**Решение.** Если Вы догадались еще раз заглянуть в задачу 96, то по аналогии сможете найти, если не точное решение, то хотя бы его идею. У антилопы адаптивные механизмы охлаждают кровь, прежде чем она поступит в мозг. В рассматриваемом случае нужно обеспечить отдачу во внешнюю среду тепла, образовавшегося в дыхательных мышцах до того как нагретая этим теплом кровь сможет передать его внутрь тела. У перечисленных животных кровь, протекающая по межреберным артериям, сначала поступает в особые венозные сплетения в коже, отдает через них избыток тепла и только после этого направляется в систему полых вен. ▷

Для решения сходных задач природа использует сходные механизмы. Важно понять общий принцип и тогда о многом можно догадаться.

**100.** У травоядных животных при прохождении пищи по пищеварительному тракту химус особенно долго задерживается в слепой кишке. С чем это связано?

**Решение.** Ясно, что такая задержка имеет приспособительное, адаптивное значение. Следовательно, в слепой кишке травоядных происходит какой-то процесс, который, во-первых, связан с дальнейшей обработкой пищи, а во вторых, протекает медленно. Остается выяснить — какой же это процесс. Можно догадаться, а можно и заглянуть в книгу. Ничего страшного в этом нет. Главное в другом — Вы знаете, на какой вопрос нужно ответить. А вот и ответ — интенсивное разложение бактериями основного компонента пищи травоядных — клетчатки. ▷

**101.** Можно ли ожидать, что объем саркоплазматического ретикулума в синхронных и асинхронных мышцах окажется различным?

**Решение.** Эта задача является хорошим примером для тренировки умения отвечать на разных уровнях. Начинать, как Вы уже знаете, нужно с макроуровня. В чем состоят различия синхронных и асинхронных мышц? В частности, в том, что для управления работой синхронных мышц требуется большее количество нервных импульсов, чем для асинхронных мышц. Теперь перейдем на микроуровень. Каждый нервный импульс, приходящий в мышечное волокно, приводит к освобождению ионов кальция из саркоплазматического ретикулула. Исходя из этого, становится очевидным, что в синхронных мышцах объем саркоплазматического ретикулула должен быть больше, так как при сокращении им требуется больше ионов кальция. ▷

Вы можете подумать о том, что далеко не каждому придет в голову искать различия между синхронными и асинхронными мышцами именно в частоте приходящих в них нервных импульсов. Это совершенно справедливое замечание. Но вспомните об одном из важнейших правил, которые рассматривались еще в первой главе — правило 1.2 — необходимость находить связи между изучаемыми явлениями. В данной задаче говорится о саркоплазматическом ретикулуле. В нем содержатся ионы кальция, которые играют ведущую роль в механизме мышечного сокращения. А ионы кальция выходят из саркоплазматического ретикулула под влиянием нервного импульса (ПД). Тогда понятно, с чего нужно начинать рассуждения.

**102.** *В процессе адаптации животных к холоду в клеточных мембранах происходит перераспределение содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот. В какую сторону происходит сдвиг?*

**Решение.** Начнем прежде всего искать такие различия между жирными кислотами, которые имеют непосредственное отношение к температуре. Это — различная точка плавления. Более высокая она у насыщенных жирных кислот. Поэтому, если в ходе адаптации увеличится содержание именно этих кислот и они будут преобладать в составе мембран, то при действии холода может произойти «затверждение» жирнокислотных цепей. Это в свою очередь приведет к увеличению жесткости мембран, что нежелательно. Следовательно, не случайно при адаптации к холоду в мембранах происходит сдвиг в сторону преобладания именно ненасыщенных жирных кислот, которые и при понижении температуры сохраняют жидкое состояние. ▷

**103.** *Некоторые антарктические рыбы живут в воде, температура которой может быть ниже нуля (вода не замерзает из-за высокой солености). А почему не замерзают жидкости внутри тела рыбы?*

**Решение.** Адаптивные реакции в данном случае не могут идти по линии увеличения количества солей во внутренней среде организма. (Подумайте, почему).

Природа нашла другой, весьма остроумный механизм — у этих рыб синтезируется специальный белок — антифриз, понижающий температуру замерзания. ▷

**104.** Из всех птиц мочевого пузырь имеется только у страуса. Чем бы Вы объяснили такую особенность?

**Решение.** Сначала нужно объяснить отсутствие мочевого пузыря у птиц.

Очевидно, наличие наполненного мочой пузыря нарушает координацию в полете и затрудняет его. Поэтому отсутствие пузыря носит адаптивный, приспособительный характер. Моча выделяется из мочеточников сразу в клоаку. Страус же, во-первых, самая большая из птиц, а, во-вторых, не летает. ▷

**105.** Можно ли представить, чтобы в слюне животного содержалась серная кислота?

**Решение.** Если в желудочном соке всегда присутствует соляная кислота, то почему бы в слюне не быть серной? Но зачем? Слюна нужна для взаимодействия с пищей. Но расщепляют пищевые вещества ферменты. Столь сильный фактор, как серная кислота, очевидно, требуется для воздействия на более грубые структуры. Оказывается, что некоторые хищные улитки, чтобы добраться до добычи, заключенной в раковину, растворяют ее слюной, содержащей серную кислоту. Адаптивные приспособления, созданные природой, поистине неисчерпаемы! ▷

**106.** В слюне лягушек содержится амилаза. Но лягушка хищник и в ее пище отсутствует крахмал. Зачем же тогда ей нужен этот фермент?

**Решение.** Мы уже твердо знаем, что в эволюции не закреплялись «глупые» механизмы. Поэтому, если амилаза не нужна для крахмала, которого нет в пище, поищем аналог крахмала растений у животных. Разумеется, это гликоген. Он содержится в телах жертв лягушек и гидролизруется амилазой слюны. ▷

**107.** На закуску решите несложную, но несколько интригующую задачу. Может ли у каких-нибудь млекопитающих время полного кругооборота крови составлять всего одну секунду?

**Решение.** Для положительного ответа необходимо выполнить два условия. Во-первых, животное должно быть очень маленьким. Во-вторых, а это как раз и характерно для таких животных, ЧСС должна быть

очень высокой — до 1 000 уд/мин. Таким требованиям удовлетворяют землеройки. Трудно представить, но у них кровь, выброшенная из сердца, проходит большой и малый круги и возвращается снова в сердце, действительно, за одну секунду. ▷

### Задачи для самоконтроля

**108.** У двух людей произошел инфаркт миокарда одинаковой тяжести. Один из них до этого систематически занимался физкультурой и болезнь у него протекала легче. Объясните, почему. Ответ должен быть конкретным.

**109.** Стенки левого желудочка значительно толще, чем правого. В чем физиологический смысл этого?

**110.** Заяц и кролик близкие родственники. Однако у них наблюдаются существенные различия в работе сердца. Так, ЧСС у зайца 110–120 уд/мин, а у кролика около 200. Исходя из особенностей жизни зайца и кролика, предположите, какими должны быть у них различия СО и МОК.

**111.** У ведущего телепередачи «Счастливый случай» очевидно, не очень профессиональные консультанты по биологии. Однажды он заявил, что гриб — это растение.

Но так считали в достаточно далеком прошлом. В другой раз было сказано, что дельфин вообще не спит. На самом же деле дельфин как и другие животные, без сна не обходится. Но сон у него совершенно необычный — каждое полушарие мозга спит «по очереди». С чем связано такое странное приспособление? Для непосвященных вопрос слишком сложен, поэтому Вы имеете право на подсказку. На голове у дельфина имеется отверстие — «дыхало», через которое воздух поступает в дыхательные пути. Оно может замыкаться специальным мощным сфинктером.

**112.** Северные олени способны выполнять значительно более интенсивную мышечную работу, чем лошади. Исходя из этого, нарисуйте в сравнении, как будут выглядеть кривые диссоциации оксигемоглобина у этих животных.

**113.** К каким воздействиям адаптация не развивается?

**114.** На единицу массы тела маленькое сердце плода доставляет тканям в 2–3 раза больше крови, чем сердце взрослого человека. Чем это объясняется? Какие еще адаптивные особенности плода обусловлены той же причиной?

**115.** У здорового жителя высокогорья обнаружено увеличенное количество эритроцитов в крови. На какой примерно высоте живет этот человек?

**116.** У собак амилаза в слюне обычно отсутствует. Но можно добиться, чтобы она появилась. Каким образом?

**117.** Для учета количества белых медведей было предложено задействовать вертолеты. Поскольку белый медведь на снегу практически незаметен, решили использовать очень чувствительные датчики, чтобы улавливать тепловое излучение, идущее от медведей. Однако несмотря на бесспорное присутствие животных, зарегистрировать тепловое излучение от них так и не удалось. Почему? Ведь белые медведи такие же теплые, как и все остальные млекопитающие!

**118.** Одни грызуны живут в пустыне. Жизнь других тесно связана с водой. Можно ли ожидать, что у этих двух групп грызунов имеют место большие различия в работе почек?

**119.** Как изменяется всасывающая функция кишечника при частичном голодании?

**120.** В каком случае скорость прохождения пищи через ЖКТ будет выше — у несущихся кур и индеек или у не несущихся?

**121.** Вы анализируете панкреатический сок карпа и щуки. В каком из них активность ферментов окажется более высокой?

### Решения задач для самоконтроля

---

**108.** Постоянные физические нагрузки приводят к адаптивным изменениям в организме. В частности, в сердечной мышце постепенно развиваются коллатерали, т. е., дополнительные сосуды, улучшающие кровоснабжение миокарда. Поэтому нарушение коронарного кровообращения при инфаркте частично компенсируется за счет этих коллатералей.

**109.** Оба желудочка выполняют определенную работу. Она заключается в проталкивании крови по большому и малому кругам кровообращения. При этом основная часть энергии затрачивается на преодоление сопротивления движению крови, что связано с силами трения. Величина сопротивления косвенно характеризуется величиной КД, которая возрастает при увеличении сопротивления.

В большом круге КД примерно в шесть раз больше, чем в малом. Поэтому мускулатура левого желудочка значительно мощней, чем у правого, что отражает приспособление к выполнению значительно большей работы.

**110.** Всем известно, что жизнь у зайца беспокойная и бегать ему приходится намного больше, чем кролику. Соответственно и заячьему сердцу нужно

выполнять большую работу. Если при этом ЧСС у зайца почти в два раза меньше, чем у кролика, то это означает, что сердце зайца обладает гораздо большими резервными возможностями, чем у его домашнего собрата. Действительно, исследования показали, что СО сердца у зайца в 2–2,5 раза больше, чем у кролика. Величина МОК у зайца также больше на 40–50 %.

**111.** Ясно, что такая странная форма сна носит приспособительный, адаптивный характер. К чему же приспособились дельфины? Они дышат воздухом, но часто ныряют. Понятно, что при погружении в воду «дыхало» должно обязательно закрываться. Эту работу и выполняет упомянутый в условии сфинктер. Им управляют сигналы, поступающие из КБП. Но если оба полушария «заснут», то при погружении в воду, даже случайном, сфинктер не сработает и вода через «дыхало» попадет в дыхательные пути. Такая угроза жизни исключается тем, что полушария «спят» по очереди и управление сфинктером все время сохраняется. Мы лишний раз убеждаемся в том, сколь разнообразны формы приспособления организмов к условиям существования.

**112.** Разумеется, сначала следует подумать, а потом уже начинать рисовать. Раз олени приспособлены к выполнению очень интенсивной мышечной работы, то их ткани должны получать кислород возможно более быстро. Следовательно, при одном и том же парциальном давлении кислорода его отщепление от оксигемоглобина у северных оленей должно происходить в большей степени, чем у лошадей.

**113.** Привлечем на помощь принципу адаптивности дополнительно принцип целесообразности. В каких случаях развитие адаптации, иначе говоря, снижение или отсутствие чувствительности к данному повторяющемуся воздействию биологически невыгодно? Во-первых, к боли. Это понятно. Во-вторых, к мышечному чувству. Действительно, если бы нервные центры начали постепенно адаптироваться к постоянно поступающим сигналам от рецепторов мышц, то мозг не смог бы получать информации о мышечном тоне, который в свою очередь зависит, например, от положения тела в пространстве. В результате количество шишек от ушибов значительно увеличилось бы.

**114.** Ткани плода получают меньше кислорода, так как он поступает не непосредственно с воздухом, а с кровью матери через плацентарный барьер. Пониженное количество поступающего в организм плода кислорода компенсируется увеличением МОК. Неслучайно поэтому ЧСС у плода составляет 130–140 уд/мин. Кроме того, у плода синтезируется фетальный гемоглобин, который обладает повышенным сродством к кислороду, а количество эритроцитов увеличено.

**115.** Понятно, что увеличение числа эритроцитов у здорового человека — это ответная приспособительная реакция к пониженному содержанию кислорода в воздухе. Но почему речь идет о высоте? Дело в том, что на относительно небольших высотах (1–2 км) гемоглобин еще в состоянии достаточно полно связывать кислород. Но, начиная с высоты 3 км и больше парциальное давление кислорода в воздухе снижается настолько, что, как следует из кривой диссоциации оксигемоглобина, он уже не может в достаточной степени насыщаться кислородом. Поэтому требуется приспособительная реакция в виде увеличения количества эритроцитов.



**116.** Для того чтобы добиться индукции (стимуляции синтеза) какого-либо фермента, необходимо наличие соответствующего субстрата. В процессе приспособления к появлению данного субстрата начинается синтез необходимого фермента. В данном случае собаку нужно усиленно кормить углеводной пищей.

**117.** Животные, постоянно живущие на Севере, хорошо адаптированы к холоду. В частности, важнейшую роль играет шерстяной покров, создающий надежную теплоизоляцию и уменьшающий теплопотери. Оказалось, что у белых медведей шерсть обладает сверхизолирующими свойствами. Помимо общеизвестных свойств шерсти, у медведей обнаружилось еще одно, совершенно изощренное. Каждый из огромного количества волосков их шерсти дополнительно содержит канал, заполненный воздухом. Благодаря этому потери тепла с поверхности тела сводятся к минимуму.

**118.** Для обитателей пустыни главное — это экономия воды. Поэтому у них выработался целый ряд приспособительных механизмов. Естественно, что не могли остаться в стороне и почки, как орган, интенсивно участвующий в водном обмене. Пустынные организмы выделяют через почки минимально возможные количества воды. Концентрирующая функция почек развита у них настолько, что осмотическая концентрация мочи превышает таковую плазмы в 17–20 раз.

У влаголюбивых грызунов другая трудность — им угрожает гипергидратация.

Их почки устроены по-другому. Концентрирующий механизм редуцирован, все петли Генле укорочены и почка неспособна увеличивать осмотическую концентрацию мочи по сравнению с плазмой крови более, чем в два—три раза. В результате избыточные количества воды все время выводятся с мочой.

**119.** Эти данные получены в опытах на животных и они должны быть для Вас очевидными в смысле их адаптивного, приспособительного значения. Если в течение нескольких дней животное получает очень малые количества пищи, то продуктов переваривания в кишечнике становится все меньше и меньше. Следовательно, концентрационный градиент между кишечником и кровью увеличивается. В этих условиях способность всасывать, например, глюкозу и гистидин значительно возрастает. Включаются приспособительные механизмы, способствующие максимальному усвоению продуктов переваривания.

**120.** Если курица несется, это связано с повышенными энергетическими расходами. В таком случае необходимо более быстрое пополнение ресурсов организма. Поэтому у несущихся птиц пища проходит по ЖКТ значительно быстрее, чем у тех, которые не несутся. В конечном счете это приводит к более быстрому всасыванию и усвоению продуктов переваривания.

**121.** Карпы питаются растительной пищей, а щуки — всем известные хищники.

Соответственно у карпов активность панкреатической амилазы почти в 1 000 раз выше, чем у щуки. Зато у щук значительно выше активность протеиназ.

## 6.5. Термодинамический подход в физиологии

### Тренировочные задачи

**122.** Начнем эту главу с экзотического примера. Как известно, блохи — фантастические прыгуны. Ни одно живое существо не в состоянии «преодолевать планку» на высоте в 100 раз превышающей собственный рост. Если бы не сопротивление воздуха, то блоха прыгала бы еще в 2 раза выше. Все это замечательно. Но анализ параметров прыжка блохи показывает, что ни одна мышца при своем сокращении не в состоянии обеспечить количество энергии, необходимое для выполнения прыжка с такими параметрами. Но блоха-то прыгает! Откуда же берется нужное количество энергии?

**Решение.** Ну что ж, будем использовать уже полученные навыки. Понятно, что в данном случае речь идет не о физиологическом а о термодинамическом смысле явления. Если решение нельзя найти на макроуровне (мышца), поищем его на микроуровне (молекулы). Нет ли таких молекул, которые освобождают энергию более эффективно, чем это делает целая мышца? Ввиду некоторой необычности задачи Вы имеете право на подсказку. Кто в детстве стрелял из рогатки, понимает, что с ее помощью камешек летит гораздо дальше и гораздо быстрее, чем если бросить его рукой. Дело в том, что растянутая резина освобождает энергию с большой эффективностью. Это связано с особенностями ее молекулярного строения. Теперь разгадка близка.

В основании задних конечностей блохи имеется особое вещество. Не случайно оно называется резилин. Перед прыжком мышцы сжимают его, как резину. А затем срабатывает спусковой механизм и резилин, действуя как катапульта, отдает энергию почти со 100 %-ной эффективностью. Обратите внимание на то, что решить задачу позволяет именно термодинамический подход, рассматривающий особенности превращения энергии. ▷

**123.** При перегревании возникает терморегуляторное полипноэ. Об этом шла речь, в частности, в задаче 99. Там были рассмотрены адаптивные механизмы у жвачных животных, посредством которых им удается освободиться от избытка тепла, образующегося при усиленной работе дыхательных мышц. У собак задача решена совсем по другому. Попробуйте догадаться как, используя термодинамический подход и следующую подсказку. Работа дыхательных мышц связана с преодолением эластического сопротивления альвеол, неэластического сопротивления

*грудной клетки и трения воздуха в дыхательных путях. При очень частом дыхании в легкие попадает лишь небольшое количество воздуха. Поэтому величина первых двух преодолеваемых сил существенно уменьшается и основную роль играет сопротивление грудной клетки.*

**Решение.** Из подсказки следует, что при терморегуляторном полипноэ у собаки (200–600 дыханий в минуту) основную нагрузку для дыхательных мышц создают перемещения грудной клетки. А в каком случае для механических колебаний системы требуются наименьшие затраты энергии? Если эти колебания совпадают с собственной резонансной частотой этой системы. Оказалось, что для грудной клетки собаки эта частота составляет примерно 350 в минуту. Полипноэ же у большинства собак обычно протекает с частотой 300–400 в минуту, т. е., практически совпадает с резонансной частотой.

Интересно отметить, что данную задачу решил в 1962 году Ю. Кроуфорд, бывший в то время аспирантом (по другим сведениям — студентом) университета Дьюка.

Так что, как видите, не боги горшки обжигают! Дерзайте! ▷

**124.** *Многие животные способны не только выдерживать высокую температуру среды, но при этом довольно долго бегать, как, например, антилопы в пустыне. Птицы же к этому не способны. Почему? Ответ достаточно дать в самой общей форме, но в термодинамических терминах.*

**Решение.** Вспомните, что говорилось о стационарном состоянии систем.

В этом и состоит ответ. Птицы, которых заставляли бегать при высоких температурах воздуха, оказывались неспособными установить новое стационарное состояние и поэтому приходилось прекращать бег. Причина этого состоит в недостаточности адаптивных механизмов, но специальный анализ этого от Вас не требуется. Тем не менее понятно, что для основной массы птиц главное не бег, а полет. ▷

**125.** *В спорте известны явления, которые называются «мертвая точка» и «второе дыхание». Сущность их в том, что у некоторых бегунов на дистанции возникает в какой-то момент ощущение невозможности продолжать бег («мертвая точка»). Но, если пересилить себя и немного потерпеть, то наступает значительное облегчение («второе дыхание») и спортсмен нормально финиширует. В чем сущность этих явлений?*

**Решение.** Мы имеем дело с наглядной иллюстрацией понятия стационарное состояние. При переходе от обычных условий к бегу резко,

скачкообразно возрастает потребность в увеличении расхода энергии в мышцах. Для того чтобы обеспечить эту потребность, столь же скачкообразно должна увеличиться работа сердца и дыхательной системы. Но эти системы могут достигнуть необходимого уровня не сразу, а постепенно. Поэтому требуется некоторое время для установления нового стационарного состояния. В течение этого времени нарастает дисбаланс между нужным количеством кислорода и его поступлением, что и может привести к мертвой точке. Но затем работа ССС и дыхательной системы усиливается настолько, что, наконец, достигается равновесие между потребностью в энергии и ее поступлением — второе дыхание. Или, если использовать термодинамические термины — установление нового стационарного состояния. ▷

**126.** *Если бы стенки аорты полностью утратили эластичность, как изменились бы параметры гемодинамики?*

**Решение.** Изменения были бы очень значительными. При выбросе крови в аорту весь систолический объем не успевает пройти через нее из-за сопротивления сосудистой системы. В результате возникает давление — потенциальная энергия, в которую переходит энергия сокращения сердца. Благодаря эластичности стенок аорты они под влиянием давления крови растягиваются и тем самым запасают часть потенциальной энергии. Во время диастолы стенки аорты спадаются и накопленная энергия снова сообщается крови, способствуя дальнейшему ее продвижению.

Если бы аорта утратила эластичность, то давление крови во время систолы резко возросло. Нагрузка на сердце значительно увеличилась. А кровь стала бы течь по сосудам прерывисто — только во время систолы. Таким образом эластичность стенок аорты избавляет кровеносную систему от многих неприятностей. Причина же их, как мы видели, имеет термодинамический характер. ▷

**127.** *Во многих случаях движение частиц через мембрану клетки происходит с помощью переносчиков. Молекула переносчика соединяется с молекулой «пассажира» и переносит его в клетку, где переносчик отсоединяется. Довольно часто встречается ситуация, когда освободившаяся молекула переносчика соединяется с другой частицей и переносит ее уже из клетки. Специальное рассмотрение показывает, что движение комплексов «переносчик — частица» происходит по градиенту концентрации и, следовательно, не требует затраты энергии. Но в конечном счете сами переносимые частицы накапливаются или внутри клетки или вне ее. Нет ли здесь противоречия? Может ли идти накопление частиц, приводящее к возрастанию градиента, без затрат энергии?*

**Решение.** Всегда нужно помнить, что еще ни одному человеку не удалось опровергнуть законы термодинамики. В науке встречаются реальные или мысленные ситуации, когда получаемый результат как будто бы противоречит термодинамическим закономерностям. Но всегда удается найти ошибку или в постановке исследования, или в объяснении его результатов. Так и в нашем случае. Сам перенос комплекса «переносчик — частица» происходит, как и при любом пассивном транспорте, за счет хаотического теплового движения и не требует специальных затрат энергии. Но не следует забывать о том, что, кроме движения комплекса через мембрану сначала происходит его образование (присоединение частицы), а потом разрушение (отсоединение частицы). Хотя бы один из этих процессов обязательно требует затраты энергии. Так что и здесь с законами термодинамики все в порядке. ▷

### Задачи для самоконтроля

128. Крупные ночные бабочки при полете развивают большую мощность. Для этого их летательные мышцы должны быть теплыми (на холоду химические реакции будут протекать слишком медленно). Но насекомые — пойкилотермные организмы. Как же бабочки справляются с этой задачей?

129. Почему размер клеток и одноклеточных организмов ограничен снизу? Иначе говоря, почему они не могут быть еще мельче?

130. Эта задача аналогична задаче 128 и решается так же. Если на летучую мышь в часы дневного покоя, когда она неподвижно висит где-нибудь под потолком пещеры, направить пучок света, она улетает, но через весьма длительное время. Почему? Не подлежит сомнению, что свет ее пугает.

131. Чем больше работа, которую совершает мышца, тем интенсивнее она потребляет кислород. Можно ли утверждать, что мозг должен потреблять за единицу времени больше кислорода при выполнении более сложной работы, скажем при решении особо трудных задач?

132. Если охладить шитовидную железу, как изменится содержание иода в ее клетках?

133. Глава 6 пособия, рассмотрение которой мы заканчиваем, должна была помочь Вам в приобретении умения мыслить физиологически. Для достойного завершения этой важнейшей темы рассмотрим особую задачу, которая встретилась в реальной ситуации. В одном из ведущих московских институтов группа специалистов (обратите

внимание — специалистов, причем высокой квалификации) обсуждала предложение сотрудника, приехавшего в этот институт для консультации. Предложение состояло в том, чтобы в экспериментах на сердечно — легочных препаратах собак (СЛП) оценивать состояние сердца по величине его КПД, а именно — чем выше КПД, тем лучше. Специалисты высказали твердое убеждение, что подобный подход совершенно неправомерен. Главным аргументом служили полученные в институте данные, в соответствии с которыми при ухудшении состояния сердца вплоть до критического его КПД не только не уменьшался, но даже увеличивался. Согласны ли Вы с таким утверждением? Рассуждать нужно с термодинамических позиций. Подумайте, прежде чем посмотреть решение.

### Решения задач для самоконтроля

**128.** Если тепло взять негде, его нужно производить самому. У крупных бабочек, например, бражников, с помощью процесса, похожего на дрожь у млекопитающих, в летательных мышцах вырабатываются повышенные количества тепла до тех пор, пока они не разогреются до 35–36 градусов, после чего полет становится возможным.

**129.** Если бы клетки или одноклеточные организмы имели еще меньшие размеры, то концентрация молекул во всей клетке или отдельных ее частях стала столь малой, что случайные столкновения молекул, приводящие к химическим реакциям, происходили бы слишком редко. В результате скорости этих реакций очень замедлились бы. В мире таких клеток жизнь протекала бы настолько медленно, что не могла оказаться успешной.

**130.** У всех животных энергетика имеет свои особенности. В указанном в задаче состоянии летучие мыши представляют собой пойкилотермные организмы. Температура тела у них равна температуре среды. ЧСС и частота дыхания поэтому очень низкие, а возбудимость анализаторов тоже резко снижена. При раздражении светом наступает длительный период разогревания, все перечисленные функции постепенно усиливаются и только после этого летучая мышь может взлететь. Кстати, это наглядный пример гомеокинетического процесса.

**131.** Поставленный вопрос имеет принципиальное значение и Вы должны подумать над ним особенно внимательно. Здесь уместно провести аналогию с техникой: Мышца — это двигатель, который преобразует один вид энергии в другой и совершает при этом работу. Понятно, что двигатель большегрузного грузовика потребляет энергии больше, чем например, двигатель мопеда. Чем больше выполняемая работа, тем больше требуется энергии. Но мозг следует уподобить не двигателю, а компьютеру. Его задача не выполнение механической работы, а переработка информации. И здесь действуют уже не термодинамические, а кибернетические законы. Например, в телефонных устройствах затрачивается энергия для передачи и преобразования сигналов.

Но количество этой энергии совершенно не зависит от того, решаете ли Вы по телефону сложнейшие задачи или диктуете таблицу умножения.

Для работы мозга всегда требуется значительное количество энергии, которая необходима для поддержания жизнедеятельности миллиардов нейронов. Но количество этой энергии опять-таки никак не связано со сложностью решаемой задачи. Решение требует определенного взаимодействия нейронов, но не дополнительной энергии. Иначе наша жизнь намного упростилась бы. Съел несколько лишних кусков сахара, доставил нейронам дополнительную энергию и никакой экзамен теперь не страшен!

**132.** Иод необходим для синтеза в щитовидной железе ее основного гормона — тироксина, для чего этот элемент накапливается в клетках железы в избыточных количествах. В таких случаях имеет место активный перенос т. е., движение частиц против градиента концентрации, что требует обязательно затрачивать энергию. В живых системах источник энергии — это определенные химические реакции. При охлаждении их скорость замедляется. Следовательно, активный транспорт ослабеет, количество иода в клетках железы будет снижаться.

**133.** Если Вы успешно проработали материал этой главы, то Ваша первая реакция должна быть такой — «этого не может быть!» И Вы будете совершенно правы. Ведь КПД показывает, насколько эффективно система превращает затрачиваемую энергию в работу. Невозможно представить, чтобы, например, двигатель автомобиля работал все эффективней, но при этом постепенно разрушался. Точно так же термодинамически невозможной является ситуация, когда сердце приближается к критическому состоянию, работает все хуже, а его КПД повышается. Как говорил чеховский герой «этого не может быть», потому что не может быть никогда» Но ведь специалисты исходили из фактов. И вот здесь мы встречаемся с наглядным примером того, как важно для правильной трактовки фактов понимать некоторые общие принципы. В данном случае принципы термодинамики. Как мы уже говорили, КПД показывает, какая часть затраченной энергии превращается в работу. Применительно к сердцу выполненная работа называется внешней работой а затраченная общая энергия определяется количеством потребленного сердцем кислорода. Оба этих показателя достаточно просто измерить в эксперименте, после чего остается только вычислить величину КПД по формуле  $\text{КПД} = \frac{\text{внешняя работа сердца}}{\text{деленная на количество потребленного сердцем кислорода в процентах}}$ . Чисто математические соображения нас интересовать здесь не будут.

Так в чем же состояла ошибка специалистов? Напомним, что речь идет не о здоровом сердце. Его состояние серьезно ухудшилось. Если Вы, не читая дальше, самостоятельно найдете причину, то это будет прекрасно. Значит, Вы уже умеете не только мыслить физиологически, но и успешно находить нужные связи в изучаемой системе.

А логика рассуждений здесь такова. Любая система потребляет столько энергии, сколько ей необходимо для поддержания стационарного состояния в данных условиях. Потребность в увеличении затрат энергии может возникнуть в двух случаях. 1 — Система находится в нормальном состоянии, но подвергается усиленной функциональной нагрузке. Чтобы удержать стационарное состояние, ей потребуются дополнительные затраты энергии. 2 — Состояние

системы ухудшилось и поэтому она использует получаемую энергию менее эффективно. Чтобы сохранить стационарное состояние в этих критических условиях приходится использовать какие-то резервы. Посмотрим с этих позиций на ситуацию с сердцем. Если оно находится в нормальном состоянии, а нагрузки на него не чрезмерные, то оно будет увеличивать потребление кислорода до тех пор, пока получаемая за счет окислительных процессов энергия станет достаточной, чтобы справиться с повышенной нагрузкой. При этом эффективность использования энергии может возрасти, особенно, если условия работы сердца окажутся оптимальными.

Но в критическом состоянии ситуация оказывается совсем другой. Сердце ослаблено, возможности его почти исчерпаны и оно уже не может довести потребление кислорода до необходимого уровня. И тогда в бой бросаются последние резервы — анаэробные процессы — гликолиз. Специальные исследования показали, что в здоровом сердце роль этих процессов очень невелика. Это понятно, ведь они менее эффективны, чем аэробные. Но когда сердце находится в тяжелом состоянии, то мобилизуется все, что хоть как-то может помочь. И в этих условиях доля энергии, доставляемой гликолизом, возрастает во много раз и начинает преобладать над энергией, которая извлекается из окислительных процессов. Вот в чем дело!! Но ведь формула, по которой велся расчет, совершенно не учитывала это. Она справедлива лишь для аэробных процессов, протекающих в здоровом, нормально работающем сердце. Таким образом в данном случае непонимание чисто термодинамических закономерностей привело к абсурдному выводу. Это могло серьезно повлиять уже на медицинскую сторону проводимых исследований.

Приведенный поучительный пример должен убедить Вас в том, что непривычный для медицины термодинамический подход в ряде случаев имеет принципиальное значение, а КПД биологических систем является интегральным показателем, характеризующим эффективность работы системы.

**Внимание!** После того как вопрос о том, что значит мыслить физиологически, стал для Вас более ясным и понятным, можно перейти к той части пособия, работая над которой Вы будете приобретать навыки системного мышления, используя для этого рассмотренные выше правила. Везде, где это целесообразно, указано, какое правило (ACC, ACF, CAC, APP-BC) следует применить. Более простые задачи можно решать без этих правил, не забывая при этом о рассмотренных нами ранее принципах.



# Глава 7

---

## Системы возбудимых тканей

---

### 7.1. Возбудимость и возбуждение

Понятие возбудимости — одно из важнейших в физиологии. Его необходимо прочно усвоить. Первые задачи очень простые. Пусть это Вас не удивляет. Перед серьезной работой нужна разминка. Сначала работаем без правил.

#### Тренировочные задачи

---

**134.** Порог раздражения электрическим током у одной мышцы 2 В, у другой — 3 В. У какой из мышц возбудимость выше?

**Решение.** Ток при напряжении 2 В меньше, чем при напряжении 3 В. Следовательно, порог раздражения у первой мышцы ниже, а возбудимость выше, чем у второй. ▷

**135.** После трудового дня порог слуховой чувствительности у рабочего изменился с 5 децибел до 12 децибел. Как изменилась возбудимость органа слуха?

**Решение.** После окончания трудового дня порог слуховой чувствительности увеличился на 7 единиц. Если порог повысился, то это говорит о снижении слуховой возбудимости. ▷

**136.** Как определить уровень возбудимости органа зрения человека?

**Решение.** Для этого, как мы уже знаем, надо найти порог раздражения. Поскольку речь идет об органе зрения, то адекватным (то есть, соответствующим естественным условиям) раздражителем должен быть свет. Стало быть, надо определить минимальную интенсивность света (световой вспышки), которую данный человек уже воспринимает. Однако в обычных условиях, когда освещенность достаточно велика, такой опыт поставить нельзя. Следовательно, порог зрительного раздражения нужно определять в темноте (так называемая темная комната в офтальмологии). ▷

**Внимание!** Если Вы ставите физиологический эксперимент (реальный или мысленный) и по ходу дела включаете в опыт новое условие (элемент), необходимо проанализировать, не внесет ли этот элемент какие-то дополнительные особенности, которые ранее не учитывались.

В нашем случае таким элементом является то, что испытуемого помещают в темную комнату. По собственному опыту Вы знаете, что при переходе из освещенной зоны в темноту человек временно «слепнет», и лишь через некоторое время начинает постепенно различать предметы, благодаря тому, что в темноте чувствительность фоторецепторов повышается в десятки тысяч раз. Поэтому перейти к определению порога раздражения можно только через 30–60 минут после пребывания в темноте. В этих условиях мы начинаем подавать очень слабые световые вспышки, пока не определим минимальную интенсивность света, которую наш испытуемый уже воспринимает.

**Примечание.** В предыдущей задаче условия, в которых определяли порог раздражения, нас не интересовали. Теперь же нетрудно догадаться, что при исследовании слуховой чувствительности также необходимо исключить побочные воздействия. Для этого опыт проводят в тихой комнате, а звук (очень слабый) подают через наушники.

**137.** При нанесении сильного раздражения мышца не сокращается. О чем это говорит?

**Решение.** Очень простая задача. Но, возможно, именно эта простота смущает решающего и заставляет его искать какой-то тайный смысл в условии задачи. Еще раз вспомните полезный совет. Всегда, где возможно, ответ нужно давать сначала в самой общей форме. И только, если потребуются конкретизация, например, переход с макроуровня на микроуровень, нужно думать об уточнении ответа, о причинах, которые привели к возникновению состояния, охарактеризованного в общей форме.

В данной задаче логика рассуждений такова. Почему мышца сокращается при действии раздражителя? (Уточним — достаточно сильного, надпорогового). Потому что она обладает возбудимостью. А о чем говорит отсутствие сокращения при таком же раздражении? О том, что в данный момент возбудимость мышцы или полностью отсутствует, или по крайней мере резко понижена. Конкретную причину этого мы указать не можем, так как в условии задачи нет никакой дополнительной информации. ▷

**138.** Как определить изменения возбудимости изолированной мышцы в ходе ее утомления, которое вызывают повторными ударами электрического тока?

**Решение.** Эта задача тоже весьма простая. Однако из педагогического опыта известно, что для некоторых она оказывается непосильной. Все дело в отсутствии понимания свойств и процессов, о которых идет речь. Именно пониманию, а не формальному знанию.

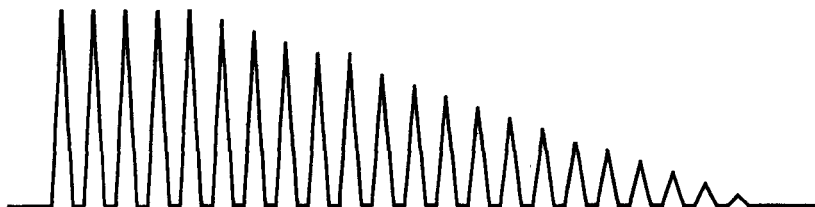


Рис. 7.1. Утомление мышцы при повторных раздражениях

В ходе проведения опыта мы получим такую запись (рис. 7.1). Из нее следует, что по мере повторных раздражений в мышце развивалось утомление. Об этом свидетельствует уменьшение высоты сокращений. Для решения задачи нам нужно сопоставить величину возбудимости с той или иной стадией утомления. А мера возбудимости — порог раздражения. Чтобы определить, как изменяется возбудимость мышцы, нужно измерять порог раздражения по мере развития утомления. Так как нельзя определять порог во время сокращений, будем это делать в паузах между ними, например, каждую минуту. Допустим, получены следующие данные:

минуты	0	1	2	3	4	5	6	7	8
порог	3 В	3 В	3 В	3 В	4 В	5 В	6 В	8 В	10 В

Значит, уже на четвертой минуте порог раздражения начал повышаться, что говорит о снижении возбудимости. По мере развития утомления возбудимость продолжала снижаться (а порог раздражения соответственно повышался). ▷

**139.** При определении порога раздражения мышцы можно идти двумя путями: а) начать с воздействия заведомо сильными раздражителями и постепенно уменьшать их величину до тех пор, пока мышца перестанет отвечать; б) начать с заведомо слабых раздражений и постепенно увеличивать их силу до тех пор, пока мышца начнет отвечать (сокращаться). На кривых это будет выглядеть, например, так (рис. 7.2). Какой путь физиологически более оправдан?

**Внимание!** Это первая задача, которую мы будем решать, используя одно из наших правил.

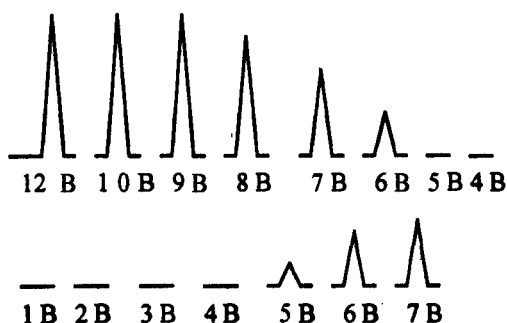


Рис. 7.2. Разные способы определения порога раздражения мышцы

**Решение.** Прежде всего уточним смысл вопроса.

Если мы определяем каким-то способом состояние любого живого объекта, то необходимо помнить, что сам процесс определения может влиять на это состояние. Поэтому физиологически более оправдан такой способ, который при прочих равных условиях в наименьшей степени влияет на изучаемый объект.



Рис. 7.3. Разные способы определения порога раздражения мышцы.  
Пересечение систем

Теперь перейдем к решению. По условию даны два различных способа определения порога раздражения. Обозначим их соответственно А) и В). Известны различия в воздействиях, требуется определить

различия в получаемых результатах. Поэтому применим прямое правило APP-BC. Вариант 1-2. Действительно, воздействующая система одна и та же — «электрическое раздражение». А объект воздействия разный. В одном случае — мышца, которая постоянно сокращалась, пока мы не дошли до порога раздражения. В другом — мышца, которая ни разу не сократилась до этого момента. Изобразим пересечение систем (рис. 7.3). Различия между узлами пересечения связаны с разным состоянием элемента «свойства мышцы». Остается определить, как эти различия скажутся на результатах. Очевидно, что в ситуации А) состояние мышцы до момента определения порога все время изменялось, так как мышца каждый раз сокращалась. В ситуации В) этого не происходило. Поэтому в последнем случае результаты будут более точными, что и учитывают на практике, когда при определении порога раздражения всегда идут «снизу» — от более слабых, подпороговых раздражений, постепенно повышая их силу. ▷

**140.** Как убедиться, что при раздражении нерва в нем возникает возбуждение?

**Решение.** На примере данной задачи можно продемонстрировать то, что в физиологии называется прямым или косвенным доказательством наличия какого-либо эффекта. Если приготовить НМП и раздражить нерв, то мышца сокращается. Это косвенное доказательство. Прямое доказательство состоит в том, что раздражают нерв и регистрируют появление в нем ПД. ▷

**141.** На мышцу наносят частые раздражения. При этом возникает гладкий тетанус. Как установить, отвечает ли мышца на каждое раздражение или нет?

**Решение.** После предыдущей задачи ответ очевиден. Нужно регистрировать ПД, возникающие в мышце и сравнивать их число в единицу времени с частотой раздражения. Если эти числа полностью совпадают, значит, мышца отвечает на каждое раздражение. ▷

**142.** Одиночное мышечное волокно подчиняется закону «все или ничего». Но, если раздражать целую мышцу, то в отличие от одиночного волокна величина ее сокращения по мере усиления раздражения возрастает, но до определенного предела. Получаемая запись может иметь, например, такой вид (рис. 7.4). Чем объясняются эти различия?

**Решение.** Условие задачи типично для применения правила APP-BC.

Вариант 1-2, поскольку одна система «раздражения ступенчато возрастающей силы» (А) воздействует на две другие системы — «одиночное

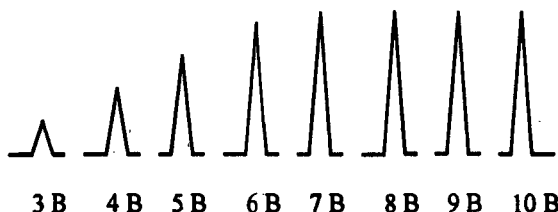


Рис. 7.4. Сокращения мышцы при различной силе раздражения

мышечное волокно» (В) и «мышца» (С). Эти системы взаимодействуют с системой А по-разному. Одиночное волокно при воздействии порогового и надпороговых раздражителей сокращается с одинаковой силой, а величина сокращений мышцы по мере усиления раздражений увеличивается до определенного предела. Поскольку известны различия в получаемых результатах и требуется определить, какие различия систем В и С их обусловили, применяем обратное правило АРР-ВС.

Сравним узлы пересечения АВ и АС. Очевидно, что из системы А в каждый узел пересечения попадают одни и те же элементы — раздражитель и ступенчатое увеличение его силы. Поэтому необходимо сравнить различия между элементами систем В и С, причем не любыми, а теми из них, которые, попав в узел пересечения, обусловят особенности ответа на раздражение. Поскольку Вы только начинаете работать по правилам, перечислим побольше элементов рассматриваемых систем.

Одиночное волокно	Мышца
1) малая масса	1) большая масса
2) малый объем	2) большой объем
3) при сокращении выделяется мало тепла	3) при сокращении выделяется много тепла
4) содержит одно волокно	4) содержит много волокон
5) требует специальной препаровки	5) не требует специальной препаровки
6) производит малую работу	6) производит большую работу и т. д.

Можно попытаться поискать и другие различия, но для наших целей достаточно перечисленных.

Теперь наступает самый ответственный момент. Различия между какими элементами играют основную, ведущую роль? Какие элементы определяют различия «узлов пересечения систем и тем самым обуславливают получение различных результатов?

Почему целая мышца имеет большую массу и больший объем по сравнению с одиночными волокнами? Почему при сокращении она

совершает более значительную работу и выделяет больше тепла, чем одиночное волокно? Очевидно, потому что целая мышца содержит не одно, а многие тысячи волокон. Вот ведущее отличие, из которого вытекают все остальные. Поэтому решение задачи следует искать, исходя именно из этого различия (4). Правда, мы не учли еще одно обстоятельство (5). Можно предположить, что в ходе препаровки одиночного волокна его повреждают, что и приводит к появлению особых свойств.

**Внимание!** Результат любого физиологического эксперимента зависит от двух факторов — особенностей изучаемого объекта и особенностей применяемой методики. Если сущность предлагаемой Вам задачи состоит в выявлении методической погрешности, то это будет специально оговариваться. Во всех остальных случаях следует исходить из того, что полученный результат не связан с методическим дефектом (плохая препаровка, неточный прибор и т. д.)

Итак, мы нашли отправную точку наших рассуждений, определив какие различия узлов пересечения определяют различия получаемых результатов. Мышца, состоящая из многих волокон, не подчиняется закону «все или ничего», а одиночное волокно подчиняется. Почему наличие множества волокон приводит к отклонению от закона «все или ничего»?

Поскольку каждое волокно сокращается в соответствии с этим законом, то усиление сокращения мышцы при увеличении силы раздражения нельзя объяснить усилением сокращения отдельных волокон. Значит, ступенчатое нарастание ответа мышцы на раздражение обусловлено тем, что при усилении раздражения увеличивается количество сокращающихся волокон. Почему же при данной силе раздражения сокращается лишь часть волокон, а не все они?

Мы пришли к вопросу, в ответе на который и заключается решение задачи. Мышечное волокно отвечает на раздражения пороговой и надпороговой силы. Каждое данное раздражение для одних волокон будет надпороговым, а для других — пороговым. Отсюда решающий вывод — разные мышечные волокна обладают неодинаковой возбудимостью. Поэтому при пороговом раздражении (для мышцы в целом) возбуждаются и сокращаются лишь некоторые волокна, обладающие самой высокой возбудимостью. При усилении раздражения подключаются новые, менее возбудимые волокна, что приводит к увеличению суммарного сокращения мышцы. И, наконец, при достаточно большой силе раздражения сокращаются и наименее возбудимые волокна. Теперь сокращена полностью вся мышца, и дальнейшее усиление раздражителя уже не приводит к увеличению сокращения. Задача решена. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**143.** После воздействия на мышцу токсического вещества ее возбудимость стала прогрессивно снижаться. Как это было установлено?

**144.** В соответствии с законом двустороннего проведения возбуждения в нервных волокнах возбуждение, возникающее в каком-либо участке нерва, распространяется в обе стороны от этого участка. Как можно убедиться в этом? (два варианта ответа).

**145.** Как измерить продолжительность АРП в нерве или мышце?

**146.** У человека раздражают мышцу через кожу при помощи электродов, на которые подается электрический ток. Какие из следующих реакций могут иметь место: а) ощущение раздражения кожи без сокращения мышцы; б) сокращение мышцы без ощущения раздражения кожи; в) ощущение раздражения кожи и сокращение мышцы?

**147.** Человек начинает работать в помещении с неприятным запахом. Однако через некоторое время он перестает ощущать этот запах. Почему?

**148.** На мышцу наносят одинаковые электрические раздражения и регистрируют величину сокращения. Затем наносят по два раздражения подряд. Повторяют такое двойное раздражение несколько раз и при этом изменяют в каждой паре интервал между раздражениями. В каждом случае величины первого сокращения во всех парах оказываются одинаковыми, а величины второго — разными. Почему?

**149.** Как установить, сохраняется ли активность нейронов КБП во время сна или эти нейроны находятся в бездействующем, заторможенном состоянии?

**150.** Если действовать на нерв полюсами постоянного тока, то возбуждение возникает только в момент включения и выключения тока. При действии тока неизменной величины возбуждение не возникает. Однако при этом в области катода возбудимость нерва повышается, а в области анода понижается. Как нужно поставить опыт, чтобы доказать это?

### Решения задач для самоконтроля

---

**143.** Мерой возбудимости является порог раздражения. Если при повторных измерениях величина порога все время увеличивается, это говорит о том, что возбудимость прогрессивно снижается.



**144.** Самый общий показатель наличия возбуждения — возникновение ПД. Следовательно, нужно зарегистрировать ПД по обе стороны от раздражающих электродов. Если же мы работаем с НМП, то отводящие электроды можно разместить только по одну сторону от раздражающих, а с другой стороны индикатором наличия возбуждения будет сокращение мышцы.

**145.** Правило АСФ. В чем сущность АРП? Это состояние полной невозбудимости, которое продолжается очень короткое время всякий раз после возникновения возбуждения. Чтобы определить наличие АРП (отсутствие возбудимости), нужно нанести дополнительное раздражение и проверить, появится ли в ответ на него новый ПД. Если интервал между первым и вторым раздражениями будет очень малым, то второе раздражение успеет попасть в АРП и второй ПД не возникнет. Увеличивая интервал между раздражениями, находим минимальный промежуток времени, при котором можно получить и второй ПД. Допустим, он составляет 3 мс. Значит, и продолжительность АРП равна этой величине. (Строго говоря, чуть меньше).

*Примечания.* 1. В данном случае мы имеем дело с приемом, который часто применяют в физиологии, а именно: одним воздействием вызывают какое-либо состояние, а вторым проверяют наличие этого состояния.

2. Ответьте самостоятельно: а) можно ли определить продолжительность АРП, учитывая не возникновение ПД, а сокращение мышцы? б) можно ли применять в опыте раздражители пороговой величины?

**146.** Применим обратное правило АРП-ВС, поскольку известны различия между возможными результатами и нужно связать их с особенностями воздействий.

Исходные положения: 1) Возбудимость кожных рецепторов выше, чем возбудимость мышцы при раздражении ее через кожу. 2) Мышцу раздражают через кожу, а кожу — непосредственно. Следовательно, если раздражитель слабый, то может иметь место реакция а), если раздражитель сильный — реакция в). Реакция б) — невозможна.

**147.** Запах вызывает раздражение обонятельных рецепторов. Если ощущение запаха исчезло, значит, или рецепторы перестали возбуждаться, или соответствующие центры перестали воспринимать идущие от рецепторов импульсы. Следовательно, возбудимость этих образований в ходе продолжающегося воздействия значительно снизилась. Это пример адаптации.

**148.** Правило АРП-ВС прямое. Главное различие в проведении опыта — неодинаковый интервал между раздражениями. Главное различие результатов — неодинаковая величина ПД. При одной и той же силе раздражителя величина ПД зависит от возбудимости мышцы. Значит, элемент в узле пересечения, определяющий различия получаемых результатов — это «возбудимость мышцы». Почему она оказывается разной при изменении интервала между раздражениями? Потому что после АРП следуют другие фазы изменений возбудимости — относительная рефрактерная фаза, супернормальная и субнормальная. В каждой из них возбудимость разная по сравнению с исходной.

**149.** Если нейроны активны (возбуждаются), то в них и во время сна будут возникать ПД, что можно зарегистрировать.

**150.** Задача простая, но для ее решения нужно иметь навыки экспериментального физиологического исследования. Если в области полюсов постоянного тока возбудимость изменяется, значит, нужно измерить ее до и после включения тока. Для этого рядом с катодом и анодом устанавливают на нерве дополнительные раздражающие электроды и определяют при их помощи пороги раздражения в исходном состоянии и после включения тока.

Итак, Вы решили первые задачи. Если понятия возбудимость и возбуждение на макроуровне Вами усвоены, можно перейти на микроуровень. Здесь мы рассмотрим физические и химические явления, которые лежат в основе возбудимости и возбуждения. Конкретно речь пойдет о потенциале покоя (ПП) и потенциале действия (ПД).

## 7.2. Биопотенциалы

### Тренировочные задачи

**151.** Микроэлектродным методом измеряют ПП нервной клетки. Что показывает прибор, если микроэлектрод: а) находится на наружной поверхности мембраны; б) проколот мембрану; в) введен вглубь клетки?

**Решение.** а) ноль, поскольку оба электрода (микро- и макро-) находятся снаружи, в области положительного потенциала; б) — величину, равную ПП; в) — то же, что и б), потому что величина потенциала внутри клетки одинакова в любом участке. ▷

**152.** Если бы клеточная мембрана была абсолютно непроницаема для ионов, как бы изменилась величина ПП?

**Решение.** Правило АСФ. ПП возникает за счет диффузии ионов калия из клетки в межклеточное пространство. Если бы мембрана была непроницаемой для ионов, том числе и для ионов калия, то ПП не мог бы возникнуть (равнялся нулю). ▷

**153.** Исходя из уравнения Нернста, определите, в каком случае ПП окажется равным нулю.

**Решение.** В уравнении имеются постоянные и переменные величины (напишите его). Очевидно, что левая часть обратится в нуль, если будет равен нулю один из сомножителей правой части. Постоянные величины в уравнении не могут равняться нулю. Переменных величин в уравнении две: абсолютная температура и логарифм отношения

вне- и внутриклеточной концентрации ионов калия. Абсолютная температура не может быть равной нулю (это аксиома — третий закон термодинамики). Кроме того, живые клетки могут существовать только в ограниченном диапазоне температур. Логарифм отношения двух чисел равен нулю только в одном случае — если отношение равно единице. Следовательно, чисто математически из уравнения Нернста следует, что, если концентрации ионов калия внутри и вне клетки одинаковы, то их отношение равно единице, логарифм отношения равен нулю, и величина ПП обращается в нуль. ▷

**Примечание.** Обратите внимание на следующее общее положение. При изучении биопотенциалов необходимо анализировать два главных показателя. Первый — соотношение концентраций определенных ионов по обе стороны мембраны и изменения этого соотношения. Второй — проницаемость мембраны для данных ионов и ее изменения.

**154.** *Тетродотоксин — это яд, блокирующий натриевые каналы клеточной мембраны. Как повлияет этот яд на величину ПП?*

**Решение.** Имеются две системы — нормальная клетка и клетка, обработанная тетродотоксином. Очевидно, что задачу следует решать по прямому правилу АРР-ВС. Из условия задачи вытекает единственное различие узлов пересечения — мембрана клетки, обработанной тетродотоксином, утрачивает по сравнению с нормальной клеткой способность пропускать ионы натрия. Остается вспомнить, играют ли ионы натрия хотя бы второстепенную роль в установлении определенной величины ПП. В покое мембрана слабо проницаема для ионов натрия. Но все-таки некоторое их количество по градиенту концентрации проникает внутрь клетки и тем самым уменьшает величину ПП, обусловленную выходом калия. Если натриевые каналы заблокированы, то указанного уменьшения не произойдет и ПП несколько увеличится. ▷

**155.** *Поставлено два опыта на гигантском аксоне кальмара. В каждом опыте ионный состав содержимого аксона и наружной среды был такой же, как и в естественных условиях. Затем наружную среду разбавляли в 10 раз. В первом опыте разбавление производили изотоничным раствором сахарозы, во втором — дистиллированной водой. Как изменилась величина ПП в каждом случае?*

**Решение.** Учитывая примечание к задаче 153, используем правило АСС. В каждом случае мы имеем систему, включающую следующие элементы: ионный состав внутренней среды, мембрана, ионный состав наружной среды, разбавитель. В исходном состоянии за счет диффузии

ионов калия из аксонов в наружную среду установится нормальная величина ПП. Она, как мы знаем, определяется уравнением Нернста.

Рассмотрим взаимодействие элементов системы. Разбавитель согласно условию разбавляет наружную среду в 10 раз. Соответственно уменьшается в 10 раз и концентрация всех ионов, в том числе и калия. Тогда величина отношения ионов калия внутри клетки и снаружи также изменяется в 10 раз. Значит, логарифм отношения увеличится на единицу. Поэтому ПП станет больше на 58 мВ. Это произойдет потому что диффузия калия из аксона в наружную среду возрастет из-за увеличения разницы его концентраций. Посмотрим теперь на свойства разбавителя. Изотонический раствор сахарозы изменит только концентрации ионов. Сахароза через мембрану не проходит. Если же в качестве разбавителя используют дистиллированную воду, то необходимо учесть, что она резко понизит осмотическое давление в наружной среде. Вода будет проникать внутрь аксона, вызовет его набухание и повреждение мембраны. В результате ПП может исчезнуть. ▷

**156.** *Гигантский аксон кальмара поместили в среду, которая по своему составу соответствовала межклеточной жидкости. При раздражении аксона в нем возникали ПД. Затем концентрацию ионов натрия в среде уравнили с их концентрацией в аксоне и повторили раздражение. Что обнаружили?*

**Решение.** Правило АРР-ВС (прямое). Возникновение ПД начинается с увеличения проницаемости мембраны для натрия и устремления потока натрия в клетку. Это происходит из-за того, что внеклеточная жидкость содержит в 5–15 раз больше ионов натрия, чем внутриклеточная. При выравнивании концентраций (изменение элемента, входящего в узел пересечения) направленный поток ионов натрия будет отсутствовать (исчез градиент) и ПД не сможет возникнуть. ▷

**157.** *Опыт, идентичный описанному, повторили на седалищном нерве лягушки. Однако в этом случае ПД возникал и после того, как концентрацию натрия снаружи нерва выравнивали с концентрацией его внутри. В чем причина этого?*

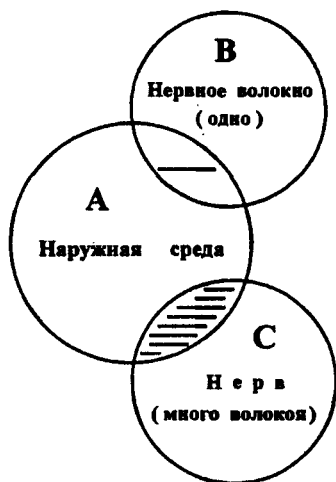
**Решение.** Две системы при одном и том же воздействии ведут себя по-разному. Следовательно, без всяких колебаний применим правило АРР-ВС. Представим ситуацию на рис. 7.5. Сравним узлы пересечения, а для этого постараемся найти те элементы систем В и С, различия между которыми определяют получение разных результатов при взаимодействии с системой А.

Начнем анализировать возможные различия узлов пересечения с тем, чтобы выделить основное. Можно подумать о разных размерах — длина, вес, объем, но интуиция должна Вам подсказать, что это не главное. Как же сократить путь к определению основного различия?

Запомните еще один совет. При решении задач часто приносит пользу метод аналогии, то есть, сравнение данной задачи с уже известной Вам, если в условиях обеих задач есть общие элементы. Перечитайте еще раз решение задачи 142. После этого можно сразу догадаться, в чем состоит основное, ведущее различие между нашими объектами. Гигантский аксон — это одно нервное волокно, только очень толстое. Седалищный нерв — совокупность многих тонких волокон. Теперь проанализируем ситуацию и сформулируем ее более четко. Гигантское нервное волокно не способно давать ПД, если концентрации ионов натрия внутри и снаружи волокна одинаковы. Волокна седалищного нерва лягушки могут генерировать ПД, если концентрации ионов натрия внутри волокон и снаружи нерва одинаковы. Уточним, что значит «внутри» и «снаружи».

Для аксона кальмара наружной средой является созданная в эксперименте искусственная среда. А для волокон нерва лягушки такой средой является межклеточная жидкость, заполняющая пространства между волокнами. В эту жидкость искусственная среда проникает с трудом и поэтому в ней (жидкости) концентрация ионов натрия продолжает оставаться более высокой, чем внутри волокна. Поэтому генерирование ПД не нарушается. ▷

**Примечание.** Во всех ли волокнах нерва будут возникать ПД? Все ли они находятся в равных условиях? Нет, не все. Волокна, образующие наружную поверхность нерва, контактируют с искусственной средой. Поэтому в них ПД будет возникать.



**Рис. 7.5.** Почему измененная наружная среда по-разному влияет на одиночное нервное волокно и на нерв

**158.** При обработке нерва тетродотоксином ПП увеличивается, а ПД не возникает. В чем причина этих различий?

**Решение.** Изменения ПП объяснены при решении задачи 154. Посмотрите это решение еще раз. Что же касается ПД, то поскольку тетродотоксин блокирует натриевые каналы, вход ионов натрия внутрь волокна невозможен. Поэтому возникновение ПД исключается. ▷

**Примечание.** Любой фактор, блокирующий натриевые каналы, делает тем самым невозможным возникновение возбуждения в возбудимых тканях. Если эта блокада полная и необратимая, организм погибает. Если блокада временная — ее можно использовать в лечебных целях, например, при обезболивании.

**159.** Как изменится кривая ПД при замедлении процесса инактивации натриевых каналов?

**Решение.** Правило АСФ. Представим систему «ПД» в виде последовательности процессов. Активация натриевых каналов — деполяризация мембраны — локальный потенциал — КУД — скачкообразное нарастание деполяризации мембраны — пик ПД — инактивация натриевых каналов — реполяризация — восстановление исходного состояния. Инактивация натриевых каналов полностью прекращает процесс деполяризации мембраны и он сменяется реполяризацией, что приводит к восстановлению исходного уровня МП. В обычных условиях инактивация происходит скачкообразно, так же, как и активация натриевых каналов. Если же инактивация замедляется, то соответственно будет затягиваться фаза деполяризации и это отразится на кривой ПД, она растянется во времени. ▷

**160.** Возбудимость нервных волокон выше чем мышечных. В чем причина?

**Решение.** Применим сначала правило АСФ, а затем обратное правило АРР-ВС. Возбудимость — это способность отвечать на раздражение возникновением процесса возбуждения и, следовательно, ПД. ПД возникает на фоне деполяризации мембраны. Когда деполяризация достигает критического уровня, процесс далее идет лавинообразно. Таким образом, для того, чтобы возник ПД, МП должен уменьшиться до критического уровня деполяризации (КУД). Разность между величиной МП и КУД, называется пороговым потенциалом. Его величина определяет степень возбудимости. Чем он больше, тем труднее вызвать возбуждение. Теперь будем искать различия систем «нерв» и «мышца», от которых зависит разная их возбудимость.

КУД в нервных и мышечных волокнах примерно одинаков, а вот величина МП — разная. В нервном волокне — 70 мВ, а в мышечном — 90 мВ. Соответственно, величина порогового потенциала для нервного волокна примерно 20 мВ, а для мышечного — 40 мВ. Поэтому нервные волокна обладают более высокой возбудимостью. ▷

**161.** Почему гиперполяризация мембраны приводит к снижению возбудимости клетки?

**Решение.** Проверьте правильное понимание терминов. В данном случае это «гиперполяризация». Поляризация — разность зарядов по обе стороны мембраны. Это обуславливает существование МП. Деполяризация — уменьшение величины МП, а гиперполяризация — увеличение ее. Но, если МП увеличивается, то возрастает величина порогового потенциала. Значит, возбудимость снизится. ▷

**162.** Что произойдет с нервной клеткой, если ее обработать цианидами?

**Решение.** Применим правило АСФ. С одной стороны нужно рассмотреть функцию системы «нервная клетка», с другой — действие цианидов, а затем сопоставить результаты.

Функция нервной клетки состоит в том, чтобы генерировать ПД. Из каких элементов состоит система «генерация ПД»? Движение ионов натрия внутрь клетки — деполяризация, — движение ионов калия наружу — реполяризация — работа натриево-калиевого насоса — восстановление исходной разности концентраций натрия и калия по обе стороны мембраны.

В чем состоит действие цианидов (соединений синильной кислоты)? Они парализуют работу дыхательных ферментов. Поэтому прекращаются окислительные процессы, которые необходимы, в частности, для ресинтеза АТФ. Сопоставим полученные результаты. Действие цианидов лишает живую ткань основного источника энергии. На что расходуется энергия в функционирующем нерве? На работу ионных насосов, которые перемещают ионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  против градиента концентрации. При отсутствии энергии концентрации ионов по обе стороны мембраны выравниваются, клетка утратит возбудимость и перестанет функционировать. Кроме того, нарушатся и все другие процессы в клетке, требующие поступления энергии. Например, синтез белка и т. д. ▷

**163.** Нерв раздражают с частотой 10, 100 и 1 000 раз в секунду. Сколько ПД будет возникать в каждом случае?

**Решение.** Нерв (так же, как и другие возбудимые образования) не может возбуждаться со сколь угодно большой частотой. Этому препятствует период полной невозбудимости — АРП, который продолжается примерно 2 мс после начала ПД. При частоте 10 Гц интервал между раздражителями составляет 0,1 с. За это время АРП уже давно закончится, и нерв, следовательно, все 10 раз ответит возникновением

ПД. При частоте 100 Гц интервал между раздражениями (0,01 с) тоже достаточно велик и мы получим 100 ПД. При частоте же 1000 Гц интервал между раздражениями слишком мал ( $0,001 \text{ с} = 1 \text{ мс}$ ), и поэтому каждый второй импульс будет попадать в АРП, возникающий после предыдущего возбуждения. Естественно, что при этом ПД не появится. Поэтому общее число ПД составит в этом случае не свыше 500. ▷

**164.** *На НМП ставят два опыта. В каждом из них на нерв поочередно наносят два раздражения разной силы и регистрируют величину возникающего при этом потенциала, а также сокращение мышцы. В первом опыте величина потенциала при действии более слабого раздражителя была меньше, а при действии более сильного — больше. Однако мышца ни разу не сократилась. Во втором опыте величина потенциала была одинаковой в каждом случае, но мышца оба раза сократилась. Объясните результат опытов.*

**Решение.** В зависимости от степени Вашей подготовленности задача может показаться и очень простой, и почти загадочной. Но как только мы начинаем работать по правилам, все проясняется. Применим правило АСФ. В данном случае мы имеем систему «возникновение потенциала действия». В задаче 162 мы уже рассматривали эту систему. Но при анализе ее элементов наша задача что-то не решается. Не будем суетиться и тем более впадать в панику. Посмотрим внимательней, не пропустили ли мы при построении системы «генерация ПД» какой-нибудь элемент, который в задаче 162 не имел значения. Ага, вот он — локальный потенциал. Теперь вернемся к решению. Если при раздражении нерва возникающее возбуждение доходит до мышцы и вызывает ее сокращение, значит, возник ПД, который распространяется по нерву. Если же мышца не сократилась, то возбуждение до нее не дошло. Следовательно, не возникал ПД. Однако в условии задачи говорится, что потенциал все же появлялся. Обратите внимание — не потенциал действия, а просто потенциал. Условие задачи не следует читать бегло. Таким образом в первом опыте возникал локальный потенциал, а во втором — ПД. ПД подчиняется закону «все или ничего» то есть, он или вообще не возникает, или достигает максимальной для данных условий величины независимо от силы раздражения. Локальный же потенциал зависит от силы раздражителя и при ее увеличении изменяется градуально, т. е., постепенно, пока не достигнет КУД, после чего процесс идет лавинообразно и возникает ПД.

Таким образом, в первом опыте применялись подпороговые раздражители и возникал локальный ответ разной величины, а во втором



опыте действовали надпороговыми раздражителями и в нерве возникал ПД, что приводило к сокращению мышцы. ▷

**165.** В заключение более сложная задача, для решения которой нужно с одной стороны сопоставить уже имеющиеся у Вас знания, а с другой — получить дополнительную информацию.

При недостаточности внутрисекреторной функции околощитовидных желез появляются произвольные мышечные сокращения и судороги. Объясните механизм этого явления.

**Решение.** У Вас есть уже небольшой опыт и он должен подсказать, что и здесь следует применить правило АСФ.

Рассмотрим систему «околощитовидные железы» и уточним, в чем состоит их внутрисекреторная деятельность. Они продуцируют паратгормон, который регулирует уровень кальция в крови. При недостаточности желез выработка паратгормона уменьшается, что приводит к снижению уровня кальция в крови. Поскольку никаких других существенных изменений при этом не возникает, можно сделать вывод, что появление произвольных мышечных сокращений связано с понижением уровня кальция в крови. На макроуровне этого достаточно. Однако нам нужно объяснить механизм явления. Поэтому требуется переход на микроуровень.

Если мышцы сокращаются произвольно, это говорит о резком повышении их возбудимости. В таком случае любое случайное воздействие может вызвать сокращение. Следовательно, можно сделать еще один шаг и предположить, что недостаток кальция в крови повышает возбудимость мышц. Теперь остается установить, действует ли кальций непосредственно на такие показатели, которые определяют возбудимость мышц. Таких сведений у Вас может не быть. Тогда для получения недостающей информации обратимся к соответствующей литературе, из которой узнаем, что кальций увеличивает пороговый потенциал, он «отдвигает» КУД от уровня МП, делает величину КУД менее отрицательной. А это понижает возбудимость мышц. При недостатке же кальция возникает обратный эффект. Величина КУД делается более отрицательной и приближается к величине МП. Пороговый потенциал при этом значительно уменьшается, и возбудимость мышцы резко возрастает. Это и приводит к появлению произвольных сокращений и судорог. ▷

### Задачи для самоконтроля

**166.** В ходе измерения величины ПП микроэлектродным методом она со временем начинает уменьшаться. В чем причина этого явления?

**167.** Батрахотоксин — сильный нейротоксин, который значительно увеличивает натриевую проницаемость мембраны в покое. Как этот яд повлияет на величину ПП?

**168.** Величина ПП даже при отсутствии воздействия на клетку или волокно испытывает некоторые колебания. С чем это связано?

**169.** Гигантский аксон помещен в среду, ионный состав которой идентичен естественным условиям. При этом величина ПП имеет обычное значение. Затем ставят два опыта: а) аксон перфузируют изотоническим раствором NaCl, б) продолжая перфузию, заменяют наружную среду раствором, идентичным по ионному составу внутреннему содержимому аксона. Что произойдет в каждом случае с величиной ПП?

**170.** Во время фазы реполяризации ПД на нерв повлияли препаратом, который способствует дополнительному открытию калиевых каналов. Как это скажется на продолжительности фазы следовой гиперполяризации?

**171.** В области аксонного холмика возбудимость нейрона наибольшая. Почему?

**172.** Концентрацию ионов натрия внутри нервной клетки повысили. Как это повлияет на возникновение ПД?

**173.** Если бы при раздражении нерва активация натриевых и калиевых каналов происходила не последовательно, а одновременно, к чему бы это привело?

**174.** Может ли какое-либо вещество повлиять на состояние нервной клетки, если оно не способно пройти через клеточную мембрану?

**175.** Если вызвать в нервной клетке возбуждение, повлияет ли это на электропроводность ее мембраны?

**176.** Известно, что возбуждение нерва или мышцы можно вызвать, применяя различные раздражители — электрические, химические, механические и т. д. Чем объяснить, что раздражители разной природы вызывают один и тот же эффект — возбуждение?

**177.** На нерв воздействуют фактором, который не влияет на КУД. Тем не менее пороговый потенциал увеличивается. Чем это можно объяснить? Как при этом изменяется возбудимость нерва?

**178.** Раздражают с одинаковой частотой два нерва — большого и малого диаметра. Оба нерва находятся в бескислородной среде. Какой из нервов раньше перестанет генерировать ПД при условии, что раздражение будет длительным?

**179.** Изобразите графически ПД, зарегистрированный при внутриклеточном и внеклеточном отведении. Почему эти кривые различаются?

**180.** Если обработать нерв протеолитическими ферментами, то пострадают ли при этом механизмы, связанные с генерацией ПД?

### Решения задач для самоконтроля

**166.** Применим прямое правило APP-BC: Взаимодействуют системы «клетка» и «микроэлектрод». Ключевое слово — «со временем». Сразу же после введения микроэлектрода ПП не изменяется, а потом начинает прогрессивно уменьшаться.

Сравним узлы пересечения систем. В каждом из них взаимодействующая пара элементов — это «мембрана» и «кончик микроэлектрода». Казалось бы, различий между узлами пересечения нет. Но введем важное уточнение. При введении микроэлектрода он прокалывает мембрану и появляется новый элемент — «отверстие в мембране». Именно этот элемент и определяет то, что нас интересует — различия между узлами пересечения. Сразу же после прокола мембрана в силу своей эластичности обхватывает кончик микроэлектрода. Но со временем начинается деструкция поврежденного участка мембраны, отверстие расширяется и через него происходит утечка ионов. Это и приводит к уменьшению ПП.

**167.** Ответ ясен из решения задачи 154. Обратите внимание на различия в условиях задач.

**168.** В условии задачи нет никакой дополнительной информации. Поэтому ответ можно дать только в общей форме. Величина ПП зависит от потоков ионов калия, натрия и хлора. Эти потоки в свою очередь зависят от разности концентраций этих тонов по обе стороны мембраны и от ее проницаемости. Даже в состоянии покоя эти концентрации и проницаемость мембраны могут испытывать небольшие колебания под влиянием случайных факторов.

**169.** Правило АСФ. Какое главное условие возникновения ПП? Разная концентрация ионов калия по обе стороны мембраны. Что произойдет (ситуация а), если аксон перфузируют раствором хлористого натрия? Ионы калия будут вымываться из аксона и заменяться ионами натрия. Концентрации калия по обе стороны мембраны станут выравниваться и ПП уменьшится до нуля. В ситуации б) неравновесность концентраций калия восстановится, но теперь уже снаружи его ионов будет больше, чем внутри. ПП восстановится по величине, но диффузия ионов калия пойдет в обратном направлении и поэтому внутри аксона заряд будет не отрицательным, как в обычных условиях, а положительным.

**170.** Правило АСФ. Система «фаза реполяризации ПД». В чем сущность этой фазы? Поток натрия в клетку сменяется потоком калия из клетки. Естественно, при этом закрываются натриевые каналы и открываются калиевые. С чем связана фаза следовой гиперполяризации? С избыточным входом в клетку ионов калия, что приводит к увеличению МП по сравнению с исходным

состоянием. Дополнительное открытие калиевых каналов будет в таком случае способствовать повышению величины следовой гиперполяризации.

**171.** Правило АСФ. На макроуровне ответ можно дать сразу. Чем определяется возбудимость нерва? Величиной порогового потенциала. Чем она меньше, тем возбудимость выше. Значит, в области аксонного холмика пороговый потенциал наименьший и поэтому генерация ПД начинается именно в этом участке. Конкретизировать ответ нужно уже на микроуровне. Оказывается, в области аксонного холмика в мембране имеется особенно много ионных каналов. Это обеспечивает более интенсивный поток ионов, приводящий к появлению ПД.

**172.** Разность концентраций натрия по обе стороны мембраны снизится и ПД уменьшится или вообще не возникнет.

**173.** Вход натрия в клетку сразу же компенсировался бы выходом калия, поэтому не происходила бы деполяризация мембраны и ПД не мог бы возникнуть.

**174.** Задача решается очень просто по правилу АСС. Система «клетка» состоит из двух основных подсистем — «цитоплазма» и «мембрана». Если вещество не проникает в клетку, значит, оно может подействовать только на мембрану. Это действие может выразиться в блокаде ионных каналов, нарушении работы каких-то ферментов, повреждении структурных компонентов мембраны и т. п. Во всех случаях состояние клетки изменится.

**175.** Правило АСФ. Электропроводность — это способность проводить электрический ток. Во время возбуждения ионные потоки через мембрану резко увеличиваются, следовательно, электропроводность возрастает.

**176.** Все эти раздражители способны вызвать деполяризацию мембраны, что приводит к возбуждению.

**177.** Пороговый потенциал — это разность между уровнями МП и КУД. Если уровень КУД не изменился, а пороговый потенциал увеличился, значит, увеличился МП, произошла гиперполяризация мембраны. Это приводит к снижению возбудимости.

**178.** На примере этой задачи можно подробно рассмотреть методику применения правила АРР-ВС. Итак, правило простое, поскольку ожидаются различия получаемых результатов, но пока неизвестно, какие. Вариант 1-2. Система «раздражение в бескислородной среде» взаимодействует с двумя системами — «нерв большого диаметра» и «нерв малого диаметра». Для анализа узлов пересечения необходимо установить, какой элемент будет определять получение различных результатов: В бескислородной среде нарушаются метаболические процессы. Таким образом в узле пересечения с одной стороны будет элемент «отсутствие кислорода», а с другой — «метаболические процессы». Причем не любые, а в первую очередь те, которые связаны с освобождением энергии, необходимой для генерации ПД. Теперь найдем определяющий элемент. Он представлен работой натриево-калиевого насоса. При возникновении ПД ионы натрия и калия движутся по градиенту концентрации и это приводит к постепенному выравниванию их разности по обе стороны мембраны. Но бла-

годаря работе натриево — калиевого насоса обеспечивается движение ионов против градиента концентраций и восстановление исходной их разности. Для этого приходится затрачивать энергию. В бескислородной же среде насос работать не сможет. Это приведет к выравниванию концентраций и прекращению генерации ПД.

Таким образом в окончательном виде узел пересечения будет выглядеть так:

«раздражение нерва» — «выравнивание ионных концентраций по обе стороны мембраны». Теперь остается выяснить, в каком же нерве такое выравнивание произойдет быстрее. Очевидно, там, где общее количество ионов меньше. Вот мы и пришли к главному различию узлов пересечения — в тонком нерве содержится меньше ионов, чем в толстом. Это понятно. Но тогда ясно, что по этой причине в толстом нерве в условиях опыта выравнивание ионных концентраций будет происходить медленнее, чем в тонком. Значит, в бескислородной среде тонкий нерв перестанет генерировать ПД раньше, чем толстый.

**179.** Правило АСФ. Нужно сравнить, какие процессы происходят при регистрации ПД в случае внутри- и внеклеточного отведения. При внутриклеточном отведении регистрируют разность потенциалов между содержимым клетки и ее наружной поверхностью. Для этого один электрод (микро) вводят внутрь клетки, а другой находится снаружи. Получаем такую, хорошо Вам известную кривую (рис. 7.6). Она отражает следующие изменения МП — локальный ответ, деполяризация с самоускорением, пик, реполяризация, следовые потенциалы.

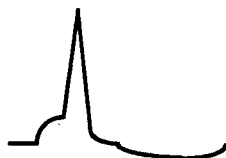


Рис. 7.6

При внеклеточном же отведении регистрируют совсем другие показатели. Это разность потенциалов между возбужденным участком на поверхности мембраны и соседним невозбужденным ее участком. Поскольку мы учитываем состояние двух участков, то регистрация должна продолжаться до тех пор, пока возбуждение не пройдет через оба этих участка. Таким образом при внеклеточном отведении мы улавливаем движение возбуждения по нерву. Результат отражен на рис. 7.7. Это так называемое двухфазное (в обе стороны от нулевой линии) колебание ПД. Кривая искусственно растягнута, чтобы наглядней представить

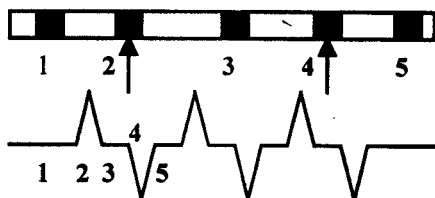


Рис. 7.7. Стрелки — расположение отводящих электродов на нерве.  
■ — движение возбужденного участка по нерву

каждую из ее частей. Объяснить, почему эти части выглядят именно так, Вы, конечно, сможете самостоятельно.

**180.** Протеолитические ферменты расщепляют белковые молекулы. Эти молекулы входят в состав стенок ионных каналов и «задвижек», открывающих и закрывающих каналы. Следовательно, нарушится их работа со всеми вытекающими из этого последствиями.

Итак, мы рассмотрели одно из основных понятий физиологии — возбудимость и возникающее на ее основе возбуждение. В ходе решения задач Вы должны были убедиться в том, что умеете активно использовать эти понятия на практике. Такое умение должно проявляться на двух уровнях. На макроуровне Вы устанавливаете наличие или отсутствие возбудимости, ее повышение или понижение, наличие или отсутствие возбуждения. На микроуровне Вы анализируете конкретные механизмы, обуславливающие наличие возбудимости и возбуждения и их изменения. Это процессы, лежащие в основе биопотенциалов покоя и действия.

Решая задачи, Вы не только более глубоко усваиваете изучаемые вопросы и проверяете правильность усвоения. Важная особенность данного пособия состоит в том, что оно призвано помочь Вам овладеть некоторыми приемами решения. По мере такого овладения дорога к истине должна становиться для Вас все более понятной.

Для облегчения Вашей работы первые задачи, которые Вы начали решать, в большинстве своем были сравнительно простыми. Лишь в некоторых случаях целесообразно было организовывать решение по приведенным выше правилам. По мере продвижения вперед задачи будут усложняться, а роль правил, применяемых для их решения, возрастать.

## 7.3. Законы раздражения

### Тренировочные задачи

**181.** *Можно ли перерезать нерв так, чтобы иннервируемая им мышца (например, в НМП лягушки) не сократилась? Возможны два варианта. Какой из них легче осуществить на практике?*

**Решение.** Правило АСФ. Анализируем систему «раздражение». Если раздражитель не вызывает возбуждения в возбудимой ткани, находящейся в нормальном состоянии, значит, параметры этого раздражителя не соответствуют какому-либо из законов раздражения. При перерезке нерва наносится сильное механическое воздействие, следовательно,

нарушение закона порога не имеет места. Остаются два других закона. Соответственно нерв нужно перерезать или очень медленно и равномерно (закон крутизны нарастания) или очень быстро (закон времени). Практически легче осуществить второе. ▷

**182. Задача на выявление методической ошибки при постановке опыта.**

Мышца лягушки касается двух электродов, на которые подаются частые электрические импульсы. К нашему удивлению, при включении раздражения мышца, вместо того чтобы дать слитное длительное сокращение (тетанус), начинает работать, как маятник, ритмически сокращаясь и расслабляясь. В чем дело?

**Решение.** Всякий раз, когда мы в эксперименте получаем неожиданный результат, хочется думать, что сделано хотя бы маленькое, но открытие. К сожалению, гораздо чаще причина кроется в методической погрешности. Поэтому анализ всегда нужно начинать с поиска такой ошибки. Это поможет Вам уберечься от ложных открытий.

В данном случае, если мышца сокращается ритмично, значит, раздражитель действует на нее прерывисто. Но ведь электрические импульсы мы подаем непрерывно. Может быть, где-то прерывается электрическая цепь, скажем, плохо закреплен и болтается провод? Нет, все в порядке. В чем же дело? Вы уже знаете, что метод проб и ошибок (МППО) — малоэффективный инструмент. Строго говоря — это вообще не метод, а игра в «угадайку» по принципу «а может это?», «а может то»? Попробуйте предложить эту задачу Вашим коллегам, которые не знакомы с нашими правилами, и пока они будут угадывать решение, мы пойдем уже испытанным путем

Итак, имеются две системы «генерация раздражающих импульсов» и «действие раздражающих импульсов». В первой системе никаких загадок быть не может. Частота раздражения установлена на приборе и совершенно очевидно, что все генерируемые импульсы доходят до электродов. Но в таком случае в ответ на частые раздражения мышца должна дать слитное сокращение — гладкий тетанус. Почему же она работает как маятник? Будет замечательно, если Вы сразу же дадите хотя и предварительный, но абсолютно правильный ответ — значит, что-то происходит в узле пересечения «электроды — мышца». Именно в этом узле частое раздражение превращается в редкое. Нечистая сила здесь не при чем. Просто в узле пересечения появился элемент, которого нет на выходных клеммах прибора. Этот элемент связан с мышцей. Очевидно, он изменяет свое состояние, иначе никаких осложнений не возникало бы. А теперь внимательно посмотрите на условие задачи и найдите ключевое подсказочное слово. Вот оно — «касается».

Мышца не лежит на электродах, а касается их. При сокращении ее конфигурация изменяется и она отходит от электродов. Естественно, действие тока в этом случае прекращается, мышца расслабляется и после этого снова касается электродов. Опять происходит сокращение, отход мышцы от электродов и т. д. на протяжении всего опыта.

Такая ситуация, действительно, встречалась иногда на практических занятиях.

Итак, причина необычной реакции установлена. Осталось устранить ее. Для этого разместим электроды на мышце иначе. Например, не сбоку, а снизу. ▷

**183.** *Два человека случайно подверглись кратковременному действию переменного тока одинакового высокого напряжения, но разной частоты. В одном случае частота тока составляла 50 Гц, в другом — 500 000 Гц. Один человек не пострадал, другой получил электротравму. Какой именно?*

**Решение.** Поскольку речь идет о разных воздействиях, приводящих к неодинаковым результатам, применим прямое правило АРР-ВС.

Раздражители отличаются частотой. Это значит, что различна продолжительность каждого колебания тока (соответственно 0,02 с и 0,000002 с). Других различий нет, потому что напряжение во всех случаях одинаковое. Во второй ситуации величина тока при каждом его колебании нарастает очень быстро, но само колебание продолжается столь малое время, что за него ионы не успевают пройти через мембрану и вызвать деполяризацию, а только колеблются «взад-вперед» Возбуждение не возникает. В первой же ситуации и продолжительность каждого колебания и скорость нарастания тока достаточны, чтобы вызвать возбуждение. Поэтому сетевой ток напряжением 110 и 220 В и частотой 50 Гц опасен для жизни и даже при кратковременном воздействии может привести к электротравме. ▷

**184.** *Экспериментальную проверку закона полярности производят на НМП следующим образом. На нерве устанавливают электроды постоянного тока. Между ними нерв туго перевязывают, нарушая его проводимость. В этих условиях можно выявить действие только того полюса, который ближе к мышце (от дальнего электрода возбуждение не дойдет до мышцы из-за перевязки нерва). Меняя положение полюсов, определяют, какой полюс действует при замыкании, а какой — при размыкании постоянного тока. Как нужно видоизменить опыт, чтобы получить результат, не изменяя положения полюсов и НМП?*



**Решение.** Правило АСС. В любом случае перевязка должна поочередно отделять один из полюсов от мышцы. Следовательно, это должен быть то катод, то анод. Как же добиться этого, не нарушая условия задачи? Построим простейшую систему «нерв первый полюс — перевязка — второй полюс — мышца». Если нельзя менять положение полюсов, значит, нужно изменять положение мышцы. По условию это не разрешается. В таком случае, если мышца должна быть то слева, то справа, а ее положение менять нельзя, остается единственный выход — использовать одновременно две мышцы — и слева, и справа.

Приготовим второй препарат и положим его нерв на электроды в обратном направлении, также перевязав нерв между электродами: Теперь при замыкании тока будет сокращаться одна мышца, а при размыкании — другая в зависимости от того, какой полюс оказывает раздражающее действие. ▷

**185.** На нерве установлены два электрода, через которые наносят электрическое раздражение. Затем расстояние между электродами увеличивают сначала ненамного, а потом — значительно. Как изменится порог раздражения в каждом случае?

**Решение.** Задача может показаться весьма трудной, так как непонятно, с чего начать. Но посмотрим на нее внимательней. Речь идет о системе «раздражение нерва». Рассматриваются отдельные элементы системы (электроды, расстояние между ними.) Очевидно, целесообразно применить правила АСС и АСФ одновременно, поскольку в данном случае они тесно связаны. Изобразим систему графически (рис. 7.8). Из рисунка видно, что при воздействии на нервное волокно, например, источником постоянного тока движение зарядов происходит сначала от одного полюса через мембрану, затем внутри волокна через аксоплазму и, наконец, снова через мембрану, но в обратном направлении ко второму полюсу.

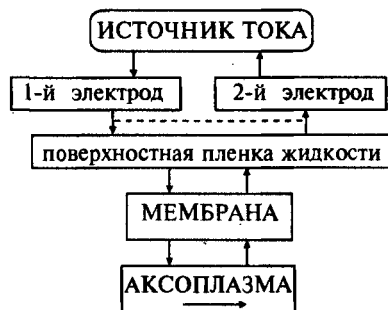


Рис. 7.8. Система «раздражение нерва при разных расстояниях между электродами»

Раздражающее действие ток оказывает только при прохождении через мембрану, что приводит к ее деполяризации. Однако в связи с тем, что поверхность нерва покрыта электропроводной жидкостью, например, раствором Рингера, происходит шунтирование, ветвление

тока. Часть его идет между полюсами по поверхности нерва, уменьшая долю тока, проходящего через мембрану. Вот та сущность явления, которую нужно иметь в виду, приступая к решению задачи.

Теперь для облегчения решения рассмотрим элементы системы более подробно. По отношению к действующему току она состоит из трех элементов: сопротивление жидкости на поверхности мембраны, сопротивление самой мембраны и сопротивление аксоплазмы. Понятно, что сопротивление мембраны не зависит от расстояния между электродами на ее поверхности. Величина же двух остальных элементов возрастает с увеличением межэлектродного расстояния.

При не очень значительном раздвигании электродов увеличение сопротивления на поверхности мембраны уменьшит степень шунтирования, и через мембрану пройдет большая доля тока из общей его величины. Это означает, что порог раздражения уменьшится, можно будет взять более слабый раздражитель. Если же намного увеличить расстояние между электродами, то значительно возрастает сопротивление аксоплазмы (расстояние, преодолеваемое током внутри волокна будет слишком большим). В связи с возрастанием общего сопротивления уменьшится сила тока, проходящего через мембрану. Поэтому чтобы вызвать возбуждение, придется повысить напряжение раздражающего тока. Значит, порог раздражения увеличится. ▷

**186.** Если повредить мышцу НМП, а затем набросить на нее нерв так, чтобы он касался поврежденного и интактного участка, мышца сократится. Если повторить эту процедуру 5 раз, какое максимальное количество сокращений можно получить?

**Решение.** Правило АСС. Возьмем систему «мышца». Поврежденный участок заряжен отрицательно, а неповрежденный — положительно. Поэтому набрасывание нерва на эти участки равносильно подведению к нему полюсов постоянного ток. Следовательно, мышца будет сокращаться только при замыкании и размыкании тока, то есть, при набрасывании и снятии нерва. Таким образом, при пяти опытах можно получить максимум 10 сокращений. Однако, как известно из закона полярности, анод действует слабее катода. Поэтому при снятии нерва (размыкании) возбуждение может возникать не всегда и число сокращений будет меньше десяти ▷

**187.** Может ли воздействие на человека высокочастотного тока, который не вызывает возбуждения (из-за кратковременности действия каждого колебания тока,) привести тем не менее к патологическому эффекту?

**Решение.** Предварительно вернитесь к решению задачи 183. Теперь все должно стать понятным. Из — за кратковременности каждого колебания тока ионы не успевают пройти через мембрану и вызвать деполяризацию. Однако при каждой перемене направления тока ионы смещаются от исходного положения. Эти движения частиц приводят к выделению тепловой энергии. Если энергия высокочастотного поля велика, то выделяется много тепла, и может произойти тепловое повреждение тканей. ▷

### Задачи для самоконтроля

**188.** Нерв раздражают электрическим импульсом. В момент, когда локальный ответ достигает 80 % порогового потенциала, на нерв подают напряжение такой же величины, но обратного знака. Возникнет ли ПД?

**189.** Французский физиолог Дюбуа-Реймон обнаружил зависимости между продолжительностью действия раздражителя и величиной порога раздражения. В своих опытах на нерве он изменял время действия раздражителя от 2 с до 0,01 с. Между тем мы знаем, что такая зависимость существует (закон времени). В чем причина отрицательного результата, полученного Дюбуа-Реймоном?

**190.** Эта задача непосредственно связана с предыдущей. Как Вы полагаете, на каком объекте из нижеперечисленных было в 70-х годах прошлого столетия установлено, что порог раздражения изменяется в зависимости от продолжительности раздражающего стимула: седалищный нерв лягушки, икроножная мышца крысы, гладкая мышца мочеоточника кролика, сетчатка глаза человека? Принципиально такая зависимость имеет место у всех возбудимых объектов.

**191.** Производят внутриклеточное раздражение постоянным током. Внутри клетки вводят катод, снаружи размещают анод. Как изменится пороговый потенциал?

**192.** Протекание в возбудимых тканях процесса возбуждения во времени характеризуют такие показатели как хронаксия и лабильность. Какой из них дает более полную характеристику и почему?

**193.** При медленном нарастании силы раздражителя в нерве развивается явление аккомодации. Как нужно поставить эксперимент, чтобы построить кривую аккомодации?

**194.** При раздражении нерва током медленно нарастающей силы происходит значительное увеличение порогового потенциала. Можно ли связать этот эффект с возникновением явления аккомодации?

## Решения задач для самоконтроля

**188.** ПД не возникает, так как подаваемое напряжение имеет обратную полярность и поэтому появившийся локальный ответ не сможет достичь КУД.

**189.** На примере этой задачи Вы познакомитесь с важным положением, которое может впоследствии пригодиться в Вашей практической деятельности. В медицине (и не только в ней) встречаются ситуации, когда к отрицательному выводу в отношении какого-либо воздействия приходят только потому что не были найдены оптимальные параметры этого воздействия (интенсивность, продолжительность, частота, время суток и т. д.). Во времена Дюбуа-Реймона техника еще не позволяла получать очень короткие электрические импульсы. Поэтому он был вынужден остановиться на продолжительности импульса 0,01 с. Если бы он смог уменьшить продолжительность до тысячных долей секунды, то искомая зависимость была бы установлена.

**190.** Правило АРР-ВС. Между перечисленными системами можно найти много различий. Однако в условии есть ссылка на предыдущую задачу. Из ее решения следует что основная трудность носила технический характер и была связана с невозможностью наносить очень короткие раздражения. Стало быть, чтобы получить нужный результат, требуется из наших систем выбрать такую, у которой элемент «скорость возникновения возбуждения» имеет наименьшую величину и соответственно возбуждение возникает и протекает наиболее медленно. Тогда интересующую нас зависимость можно было бы обнаружить и при использовании относительно продолжительных воздействий. Среди перечисленных систем такой самый «медленный» элемент — гладкая мышца мочеоточника кролика. Именно на ней и удалось установить закон «силы — времени».

**191.** При таком расположении полюсов содержимое клетки приобретает под влиянием катода еще более отрицательный заряд. Пороговый потенциал увеличивается и поэтому возбуждение не может возникнуть, так как не происходит деполяризация.

**192.** Правило АСФ. Нужно сравнить элементы системы «протекание возбуждения во времени». Один элемент — «хронаксия» — характеризует время, в течение которого должен действовать ток силой две реобазы, чтобы вызвать возбуждение. Элемент же «лабильность» характеризует максимальное количество импульсов возбуждения, которое может дать возбудимое образование в единицу времени. Таким образом лабильность в отличие от хронаксии характеризует не только начальную стадию импульса возбуждения — его возникновение, но и протекание всего импульса. Кроме того, хронаксия связана лишь с одиночным импульсом, а лабильность с множеством импульсов, как-то между собой взаимодействующих. Поэтому более полную характеристику дает лабильность.

**193.** Нужно ступенчато уменьшать крутизну нарастания тока и каждый раз увеличивать силу раздражения. Затем построить кривую, отражающую зависимость порога раздражения от крутизны (быстроты) нарастания тока.

**194.** Правило АСФ. Аккомодация нерва выражается в понижении его возбудимости при медленном нарастании силы раздражения. Увеличение порогового потенциала приводит к понижению возбудимости. Следовательно, можно говорить о том, что наблюдается аккомодации. Если же пороговый потенциал будет увеличиваться быстрее, чем деполяризуется мембрана, то возбуждение вообще не возникнет.

Итак, в зависимости от свойств возбудимых тканей и особенностей действующего раздражителя возникает или не возникает возбуждение. Решение вышеприведенных задач должно было помочь Вам научиться анализировать соответствующие ситуации. Такой анализ необходим не только при изучении физиологии, но и в условиях клиники.

После того как возбуждение возникло, оно должно распространиться, в противном случае этот процесс был бы бесполезным для организма. Проведение возбуждения в нервных волокнах и синапсах имеет ряд особенностей. Для понимания и усвоения этих особенностей предлагается следующая группа задач.

## 7.4. Проведение возбуждения в нерве

### Тренировочные задачи

**195.** Один конец нерва раздражают электрическим током. На другом его конце размещены две пары электродов. При помощи одной из них можно регистрировать на осциллографе ПД, при помощи другой — измерять посредством микроамперметра силу тока, проходящего через участок нерва. Затем нерв раздавливают в средней части. Что покажут приборы, если теперь снова нанести раздражение?

**Решение.** Применим правило АСС. Нерв, как физиологический объект — это возбудимое образование, способное генерировать ПД. При раздавливании участка нерва нарушается его анатомофизиологическая целостность и повреждаются элементы системы «нерв». В результате утрачивается способность проводить возбуждение. После этого в условиях опыта на осциллографе не будут зарегистрированы ПД при раздражении нерва. (Электроды расположены за поврежденным участком, а раздражение наносят до этого участка).

В то же время как физический объект нерв — проводник второго рода. После раздавливания нерва элемент «электролиты» не исчезнет из аксоплазмы и система «проводник второго рода» существенно

не изменится. Поэтому способность проводить ток сохранится и микроамперметр покажет величину этого тока. Важно уяснить разницу. ПД — это физиологическое явление, имеющее электрическую основу. Прохождение же тока по аксоплазме нерва — чисто физическое явление, для которого важно наличие ионов, а не физиологическое состояние нерва. ▷

**196.** *В результате патологического процесса поражен участок нерва, содержащий несколько перехватов Ранвье. Проведение возбуждения прекратилось. Как можно восстановить его?*

**Решение.** Правило АСС. Поскольку система повреждена, ее нужно «починить». Возбуждение не может «перепрыгнуть» сразу через несколько перехватов Ранвье, пораженных патологическим процессом. (Очень хорошо, если Вы подумаете: «А почему?» Когда такой вопрос станет возникать у Вас автоматически при встрече с утверждением, сущность которого Вам неясна, можете смело праздновать победу.) Чтобы восстановить проведение возбуждения в пораженном участке, нужно поместить в нем проводник электрического тока, например, тонкую проволочку или металлические опилки. ▷

**197.** *Седлищный нерв лягушки содержит аксоны мотонейронов, аксоны чувствительных клеток и аксоны нейронов симпатических ганглиев. Представим, что у нас имеется препарат, избирательно блокирующий проведение возбуждения в двигательных и чувствительных волокнах. Как доказать в эксперименте, что препарат подействовал и теперь в нерве работают только симпатические волокна?*

**Решение.** Понятно, что следует применить правило САС. Нужно сравнить особенности каких-то элементов в каждой из трех рассматриваемых систем. Проще всего использовать порог раздражения и скорость проведения возбуждения. Порог раздражения у симпатических волокон в сто раз выше, чем, например, для волокон А — альфа, а скорость проведения в 10–100 раз меньше, чем в двигательных и чувствительных волокнах.

Следовательно, для решения задачи достаточно сравнить величины одного из этих показателей (или их обоих) до и после воздействия препарата. ▷

**198.** *Скорость проведения возбуждения в мякотных волокнах пропорциональна диаметру волокна, а в безмякотных — корню квадратному из диаметра. Чем объясняется наличие такой зависимости и ее различие для указанных двух групп волокон, т. е., меньшая выраженность зависимости для безмякотных волокон?*

**Решение.** Задача состоит из двух частей. Рассмотрим их последовательно. Начнем с мягкотных волокон. Сначала применим правило АСФ. Требуется ответить всего на один вопрос — как распространяется возбуждение в мягкотных волокнах? Сальтаторно, скачками от одного перехвата Ранвье к другому. Теперь на минуту нужно вспомнить правило АРР-ВС. Какие отличия между тонкими и толстыми волокнами связаны с перехватами Ранвье? Если Вы этого не помните — не страшно. Важно, что мы установили, какую информацию следует получить. Оказывается, что в толстых волокнах расстояние между перехватами Ранвье больше. Поэтому скачок нервного импульса длиннее и возбуждение распространяется с большей скоростью.

В безмякотных волокнах причина другая. В этих волокнах возбуждение движется не скачками, а от участка к соседнему участку. Каждый раз возникающий круговой ток проходит через соседние участки мембраны и последовательно деполяризует их. Решающую роль здесь играет элемент «сопротивление аксоплазмы». Чем толще волокно, тем меньше это сопротивление и тем быстрее ток возрастает до величины, достаточной для деполяризации мембраны и достижения КУД. Соответственно скорость распространения возбуждения увеличивается. Но этот фактор действует в меньшей степени, чем увеличение расстояния между перехватами Ранвье. Поэтому в безмякотных волокнах зависимость скорости распространения ПД от диаметра волокна выражена меньше, чем в мягкотных. ▷

**Внимание!** Объем очередной нашей задачи по сравнению с предыдущими увеличен. Это означает, что Вам придется иметь дело с большим количеством элементов, требующих сопоставления. Последовательность мышления в данной задаче особенно необходима.

**199.** *Выполнен эксперимент на двух нервах. На каждом из них установлены раздражающие электроды и две пары отводящих электродов. Первая пара размещена рядом с раздражающими электродами, вторая на некотором расстоянии от них. Каждый нерв однократно раздражают ударом тока и регистрируют ПД.*

*Получены следующие кривые (рис. 7.9). Затем каждый из нервов начинают раздражать ударами тока нарастающей силы. Как при этом будет изменяться амплитуда ПД у первого и второго нерва?*

**Решение.** Хотя ответ на первую часть задачи Вам может быть уже известен из учебника, попробуем найти его по правилам. Наверно, Вы довольно быстро определили, что задача на обратное правило АРР-ВС. Действительно, на двух нервах получены разные результаты, а почему —

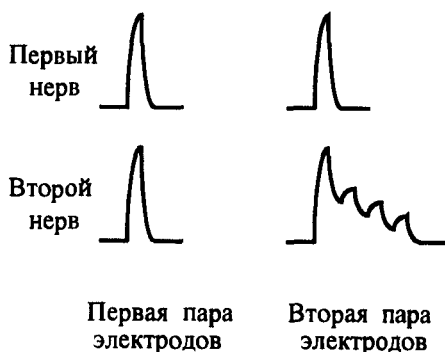


Рис. 7.9

пока неясно. В соответствии с правилом будем сравнивать узлы пересечения. Действующая система для обоих нервов одна и та же — «раздражение». Но нас интересует не само раздражение ведь оно для обоих нервов абсолютно одинаково, а то, что возникает после него, а именно: — возбуждение. Отводящие электроды находятся не непосредственно в раздражаемом участке, а на расстоянии (малом и большом) от него.

Следовательно, в данном опыте мы исследуем не возникновение возбуждения, а его распространение по двум разным нервам. Таким образом нужно построить узлы пересечения для варианта 1-2 (рис. 7.10). Очевидно, что в каждом узле пересечения находятся ПД и нервные волокна. Почему же были получены разные результаты? Единственный ответ — различия нервных волокон каждого из нервов. В первом нерве они все имеют одинаковый диаметр и возбуждение распространяется по ним с одинаковой скоростью. В результате и на малом, и на большом расстоянии от места раздражения мы получаем слитный ПД. «Расслоение» же ПД во втором нерве можно объяснить только тем, что его волокна имеют неодинаковый диаметр. Поэтому возбуждение движется по ним с разной скоростью и в более отдаленный участок нерва приходит в разное время.

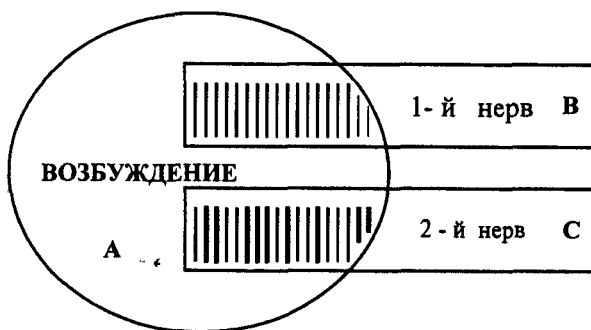


Рис. 7.10. Распространение возбуждения в разных нервах



Первая часть задачи решена. Перейдем ко второй. Теперь различия между нервами установлены и нужно определить ожидаемые результаты. Следовательно, применим прямое правило АРР-ВС. Если в первом нерве все волокна одинаковы (это допущение в известной степени условно, но оно необходимо для логики наших рассуждений), то и возбудимость их одинакова или по крайней мере близка. Поэтому при увеличении силы раздражения амплитуда суммарного ПД будет изменяться мало или вообще не изменится. Во втором же нерве волокна разные, следовательно, и возбудимость их разная. В таком случае на более слабые раздражения ответят только самые возбудимые волокна. При увеличении силы раздражения начнут возбуждаться менее возбудимые и т. д. Суммарная амплитуда ПД будет возрастать до тех пор, пока не возбуждятся все волокна. ▷

**200.** Если рассматривать организм в эволюционном ряду, то выясняется, что развитие рефлекторной деятельности совпадает с миелинизацией нервных волокон. Чем можно объяснить это совпадение?

**Решение.** Вспомним принцип целесообразности. Рефлекторные реакции обеспечивают приспособление организмов к воздействию факторов внешней и внутренней среды. Эффективность приспособления зависит, в частности, от того, насколько быстро протекают соответствующие реакции. А миелинизация нервных волокон как раз и обеспечивает более быстрое проведение возбуждения. ▷

**201.** Как изменится количество молекул медиатора в окончаниях аксона, если в аксон ввести вещество, угнетающее метаболические процессы?

**Решение.** Правило АСФ. Медиатор синтезируется в теле нервной клетки и по аксону транспортируется в окончания. Этот процесс (аксонный транспорт) идет с затратой энергии. При ее нехватке транспорт нарушается. Значит, количество молекул медиатора в нервных окончаниях уменьшится. ▷

**202.** Почему возбуждение, переходя в участок, соседний с возбужденным, не возвращается в уже пройденную точку? (рис. 7.11). В участке 1 возник ПД. Это приводит к появлению местного тока, который, проходя через мембрану в участке 2, деполяризует ее и в этом участке возникает новый ПД. Затем тот же процесс повторяется по отношению к участку 3. Но почему при этом не возникает ПД и в участке 1, тоже соседствующим с участком 2, но с другой стороны?

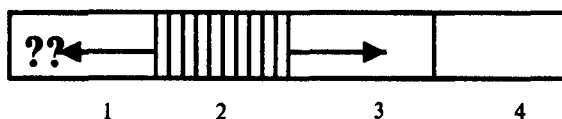


Рис. 7.11

**Решение.** Применим обратное правило АРР-ВС. Узлы пересечения очевидны — ПД в участке 2 воздействует на участки 1 и 3. Результаты воздействия различны. Значит, нужно найти различия между участками 1 и 3.

В участке 3 возбудимость нормальная, а вот в участке 1 еще не закончился АРП, который и не позволяет возникнуть возбуждению. Когда же возбудимость в участке 1 восстановится, то возбуждение уже перейдет в участок 3 и теперь по той же причине не сможет возбудиться участок 2 и т. д. ▷

**203.** После решения предыдущей задачи Вам будет нетрудно обосновать проведение изящного опыта, поставленного в свое время на животном, у которого в одном из участков нервной системы имеется замкнутое кольцо. Если в каком-то месте нанести на это кольцо раздражение, то возбуждение пойдет в обе стороны от места раздражения и волны его, встретившись погасят друг друга, потому что в каждом из соседних возбужденных участков в момент встречи будет АРП. Как был поставлен опыт, в котором возбуждение «бегало по кругу» в течение многих часов?

**Решение.** Применим правило АСФ. Возбуждение в двух соседних участках погашается, потому что в каждом из них АРП. Убрать состояние невозбудимости невозможно — это коренное свойство возбудимых тканей. В таком случае остается убрать один из возбужденных участков, чтобы он не мог погашать встречное возбуждение. Для этого нужно сделать так, чтобы после нанесения раздражения возбуждение могло двигаться только в одну сторону. С этой целью участок нервного кольца по одну сторону от раздражающих электродов на очень короткое время блокировали. Возбуждение после раздражения могло поэтому двигаться только в одном направлении. Но за время пробега волны возбуждения по всему кольцу возбудимость заблокированного участка восстановилась и теперь возбуждение беспрепятственно двигалось по кругу, как уже было сказано, в течение многих часов. ▷

Опыт, действительно, очень красив. Помимо прочего он лишний раз показывает, что в организме можно получать самые необычные реакции, если искусственным путем вмешиваться в работу механизмов, сложившихся за миллионы лет эволюции.

**204.** В каком нерве при возбуждении выделяется больше тепла — мякотном или безмякотном? Почему?

**Решение.** Применим правило АСФ. Почему в живых тканях выделяется тепло при их функционировании? Это связано с протеканием экзотермических реакций. При возбуждении нерва они обеспечивают выработку энергии, которая расходуется на работу натриево-калиевого насоса. Чем больше ионов натрия и калия проходит через мембрану, тем интенсивней должен работать насос. В мякотном нерве ионы проходят только в перехватах Ранвье, в безмякотном — на всем его протяжении. (Вот главная информация, без которой нельзя решить задачу). Поэтому в безмякотном нерве расходуется больше ионов. Следовательно, при его возбуждении затрачивается больше энергии и выделяется больше тепла. ▷

**205.** В свое время русский физиолог Н. Е. Введенский в эксперименте на НМП доказал, что нерв даже при длительном раздражении лишь в очень малой степени подвержен утомлению.

*Трудность заключалась в том, что в то время не существовало приборов для регистрации ПД, а мышца, которую использовали в качестве индикатора утомления нерва, утомляется гораздо быстрее, чем нерв. Как бы Вы поставили опыт?*

**Решение.** Правило АСС. Мы имеем систему «нерв—мышца». Мышца отвечает на возбуждение нерва. Однако при этом она быстро утомляется. Как же сделать, чтобы нерв можно было раздражать непрерывно, а мышца сокращалась бы только в момент проверки состояния нерва? Очевидно, нужно нарушить проводимость участка нерва перед мышцей и восстанавливать нормальное проведение только в нужный момент. Это можно сделать при помощи воздействия сильного постоянного тока, который вызывает явление катодической депрессии. При выключении тока проводимость нерва восстанавливается и мышца сокращается, что подтверждает отсутствие утомления нерва. ▷

**Примечание.** При выключении сильного постоянного тока возбудимость нерва восстанавливается не сразу. Это искажает получаемый результат. Поэтому Введенский применил метод минимальной поляризации. Блок вызывали сильным током, а поддерживать возникшую после этого непроводимость нерва можно было уже относительно слабым током. При его выключении проводимость восстанавливалась сразу же. В этих условиях нерв не обнаруживал утомления даже после многочасового раздражения.

## Задачи для самоконтроля

**206.** При удалении зуба для обезболивания используют раствор анестетика. Почему его вводят не в десну возле удаляемого зуба, а в область прохождения чувствительного нерва?

**207.** Для проверки закона изолированного проведения возбуждения можно использовать седалищный нерв лягушки, который образуется тремя отдельно выходящими из спинного мозга корешками. Раздражение отдельного корешка вызывает сокращение различных мышц. Однако, если корешки расположить близко друг от друга, то теперь раздражение надпороговым током каждый раз вызывает сокращение всей лапки. В чем причина?

**208.** Зарегистрированы два процесса. Один — сокращения мышцы, преобразованные в электрические сигналы. Другой — потенциалы действия этой мышцы — ЭМГ. Если полученные кривые по характеру зубцов мало отличаются друг от друга, то можно ли использовать какой-то дополнительный признак, чтобы определить, где запись потенциалов действия, а где — сокращений мышцы?

**209.** При перерезке двигательного нерва мышца, которую он иннервировал, атрофируется. Чем можно объяснить это?

**210.** Нежная мышца лягушки иннервируется двумя веточками одного и того же нервного волокна. Как нужно поставить на этом объекте опыт, чтобы доказать закон двустороннего проведения возбуждения?

**211.** Это более сложная задача. Прежде чем приступить к решению, взгляните в задачу 199. На смешанный нерв нанесли два раздражения разной силы. При этом установили, что в обоих случаях величины возникающего ПД были одинаковы, а составной ПД, который регистрировали на некотором расстоянии от места раздражения, носил обычный характер. Затем нерв обработали некоторым веществом и после этого опыт повторили. Обнаружилось, что применяемые раздражители теперь вызывали ПД не одной и той же величины, а разной. Изменился ли при этом характер кривой составного ПД?

**212.** Известно, что прохождение тока сопровождается падением напряжения по длине проводника. Многие аксоны имеют большую длину и обладают весьма большим сопротивлением. Однако амплитуды ПД в начале и в конце аксона одинаковы. Чем это объясняется?

**213.** Вы знакомы с законом двустороннего проведения возбуждения в нервном волокне. Однако в реальных условиях возбуждение

движется по нервным волокнам в одном направлении — или центростремительно, или центробежно. Нет ли здесь противоречия?

**214.** Миелинизированные аксоны лягушки проводят импульсы возбуждения со скоростью 30 м/с, а аксоны кошки такого же диаметра — в три раза быстрее. Почему?

**215.** Почему при сальтаторном проведении возбуждения в миелинизированных волокнах ПД может возбудить не только соседний перехват Ранвье, но и один-два следующих?

### Решения задач для самоконтроля

**206.** Правило АСС. При введении анестетика в участок, где проходит ствол чувствительного нерва, блокируется проведение болевых импульсов из всех областей, иннервируемых этим нервом. Если же сделать такую инъекцию в десну возле удаляемого зуба, то анестезия возникнет только в этом ограниченном участке. В первом случае блокада более надежна.

**207.** Правило АРР-ВС. В узлах пересечения элементы «раздражение» и «расстояние между корешками». От сближения корешков их физиологические свойства изменяться не могут. Значит нужно рассмотреть особенности элементов, входящих в узел пересечения при изменении одного из них — расстояния между корешками. При действии на нерв достаточно сильного тока образуются петли тока вокруг раздражаемого участка. Эти петли могут захватить рядом лежащие корешки, если они лежат достаточно близко, и вызвать их раздражение.

**208.** Типичный пример на правило АСФ. Система «ПД» имеет двухфазный характер при внеклеточной регистрации. При записи же сокращений системы «мышца» отклонения кривой происходят только в одну сторону от нулевой линии. Таким образом, если на кривой все зубцы отклоняются только вверх от нулевой линии, то это запись сокращений мышцы. Если же каждый зубец отклоняется и вверх, и вниз, то перед нами ЭМГ.

**209.** Иннервация мышцы обеспечивает не только ее сократительную деятельность, но и трофические влияния. В частности, нервные импульсы стимулируют активность ряда ферментов, например, АТФазы, синтез белков и т. д. При денервации нарушается синтез белков в мышце, уменьшается ее масса — происходит атрофия.

**210.** Правило АСС. Посмотрим на рис. 7.12. Нужно добиться, чтобы возбуждение пошло и «вверх» и «вниз». Для этого перережем веточку А и будем раздражать ее выше места перерезки. Мышца сократится, что и требовалось

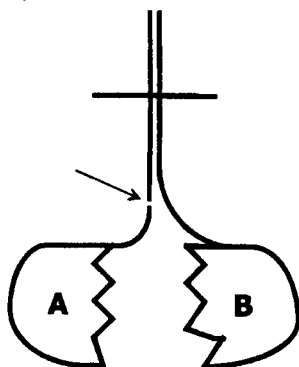


Рис. 7.12

доказать. Для чистоты опыта дополнительно перережем общий ствол волокна, чтобы исключить возможное влияние нервной клетки.

**211.** Это более сложная задача, поэтому нужно, не торопясь, строго последовательно проанализировать условие. Предварительно загляните еще раз в задачу № 199. Правило АСФ. Сначала раздражитель разной силы вызывал ПД одинаковой амплитуды. Значит, в каждом случае возбуждались все волокна данного нерва. Составной характер ПД говорит о том, что в нерве имеются волокна, обладающие разной скоростью проведения возбуждения. После воздействия препарата раздражители разной силы стали вызывать ПД неодинаковой величины. Из этого следует, что более слабый раздражитель возбуждал меньшее количество волокон, а более сильный — большее. В таком случае введенный препарат снизил возбудимость определенной группы волокон и теперь для них более слабый раздражитель стал подпороговым. Если же данная группа волокон перестала возбуждаться, то на кривой составного ПД выпадает соответствующий ей зубец.

**212.** Правило АРР-ВС. В обычном проводнике разность потенциалов прилагается к концам проводника. В нерве же разность потенциалов возникает в ходе проведения возбуждения не между его началом и концом, а между двумя соседними участками, между которыми и проходит местный ток. Значит, элемент, определяющий различия между узлами пересечения, — это расстояние между точками, к которым прилагается разность потенциалов. В нерве это расстояние очень мало и поэтому падения напряжения на столь малом участке практически не происходит. Возникший же местный ток вызывает деполяризацию соседнего участка мембраны, после чего картина повторяется. Таким образом возбуждение и сопутствующий ему местный ток каждый раз возникают заново. Это и обеспечивает безкрементное, без снижения амплитуды ПД проведение возбуждения. Аналогия в технике — ретрансляция слабых сигналов.

**213.** Правило АСС. В эксперименте раздражение могут наносить на любой участок нерва. Возбуждение от него может идти и «вверх» и «вниз». В естественных же условиях возбуждение возникает или в рецепторных элементах и от них идет «наверх», или в теле нервной клетки и от нее идет «вниз».

**214.** Правило АРР-ВС. Какие системы следует сравнивать? «Аксон лягушки» и «аксон кошки». Очевидно, что суть не в самих аксонах, а в их обладателях. Различий между кошкой и лягушкой очень много. Какое же из них может непосредственно влиять на скорость проведения возбуждения — процесс, включающий как физические, так и химические реакции? После этой подсказки Вы, наверно, сразу догадаетесь, что дело в температуре тела. У кошки она всегда выше, чем у лягушки, это определяет более быстрое протекание химических реакций, что, в частности, увеличивает и скорость проведения возбуждения в нервах.

**215.** В данной задаче, как и в ряде других, можно использовать и прямое, и обратное правило АРР-ВС. Прямое правило. Идем от различий к результату. Амплитуда ПД в 4–5 раз превышает величину, необходимую для возбуждения соседнего перехвата (фактор надежности). Поэтому действие местного тока может распространиться и на соседние перехваты. Обратное правило.

Идем от различных результатов к элементам, их обусловившим. Если действие местного тока может распространиться на несколько перехватов, а не только на ближайший, значит, амплитуда ПД превышает уровень, позволяющий возбудить только соседний перехват.

## 7.5. Мионевральная передача

### Тренировочные задачи

**216.** Мышцу НМП подвергают непрямому раздражению. Через некоторое время амплитуда сокращений начинает уменьшаться. Означает ли это, что в мышце наступило утомление? Как поставить проверочный опыт?

**Решение.** Задача простая. Это легко подтвердить применением правил. В данном случае проще всего использовать правило АСС. НМП состоит из нерва, мышцы и мионевральных синапсов. Для того чтобы мышца сократилась, возникшее в нерве возбуждение должно распространиться по нервным волокнам, пройти через мионевральные синапсы и возбудить мышцу. Чтобы ответить на вопросы задачи, нужно перейти к прямому раздражению мышцы. При этом амплитуда сокращений, которая при непрямом раздражении начала уменьшаться, возрастает. Следовательно, утомление возникло не в мышце, а в другой части НМП (в синапсах). ▷

**217.** В одном опыте вызывали деполяризацию мембраны нервного волокна, пока не возник ПД. В другом опыте в область синаптической щели вводили АХ, пока не возник ПКП. В каком случае имела место более значительная крутизна нарастания потенциала?

**Решение.** Сравниваются две ситуации с заранее известным результатом. Поэтому применим прямое правило АРР-ВС. При возникновении ПД его величина растет сначала градуально, а затем скачком. Это связано с тем, что в мембране нервного волокна имеются электровозбудимые каналы, ионная проводимость которых зависит от величины МП. При уменьшении МП до определенной величины (КУД) градуальный процесс переходит в лавинообразный, то есть с очень большой крутизной нарастания. Каналы в постсинаптической мембране концевой пластинки являются хемовозбудимыми. Количество открывающихся при возбуждении каналов пропорционально количеству молекул АХ. Поэтому ПКП нарастает только градуально и крутизна нарастания меньше, чем у ПД. ▷

**218.** После обработки синаптической области препаратом ЭДТА ПКП не возникал. Чем это объясняется?

**Решение.** Без ЭДТА ПКП возникает, при действии ЭДТА — нет. Таким образом заранее известны и различия узлов пересечения (наличие или отсутствие ЭДТА) и различия получаемых результатов. Значит, остается уточнить, в чем конкретно состоит действие ЭДТА. Этот препарат связывает ионы кальция, которые, проникая в пресинаптические окончания, вызывают выход медиатора в синаптическую щель. Если ионы кальция связаны, медиатор не освобождается и ПКП не возникает. ▷

**219.** После действия лекарственного препарата на область мионевральных синапсов возбуждение перестало переходить с нерва на мышцу. Перфузия этой области ацетилхолином не сняла возникшую блокаду. Как установить, на какое звено в цепи синаптических процессов действует препарат?

**Решение.** Основной вопрос задачи подсказывает, что целесообразно применить правило АСФ. Если необходимо найти пострадавшее звено в системе, построим предварительно саму систему. В качестве таковой в данном случае будем рассматривать не только совокупность структур, но и совокупность процессов, а именно — каждый цикл возбуждения состоит из таких звеньев: деполяризация мембраны пресинаптических нервных окончаний, высвобождение АХ (предварительно должен осуществиться синтез АХ), взаимодействие АХ с холинорецептором (что приводит к возникновению ПКП и затем ПД), расщепление АХ. Поскольку перфузия АХ не дала эффекта, остаются две возможности — блокада холинорецептора или угнетение АХЭ. Проанализируем оба варианта. Взаимодействие АХ с холинорецептором приводит в конечном счете к деполяризации мембраны мышечного волокна и возникновению ПД. АХЭ расщепляет АХ, устраняя его действие, после чего деполяризация проходит и возможно возникновение нового ПД. Таким образом, если мы обнаружим, что ПКП и ПД не возникают, значит, препарат блокирует холинорецептор, а если окажется, что ПД возникает, но затем отмечается стойкая деполяризация, то это говорит об угнетении препаратом активности АХЭ. В обоих случаях мышца не будет возбуждаться. ▷

**220.** В несвежих продуктах (мясо, рыба, недоброкачественные консервы) может содержаться микробный токсин ботулин. Он действует на мионевральные синапсы подобно устранению ионов кальция. Почему отравление может оказаться смертельным?

**Решение.** Правило АСФ. Ионы кальция способствуют выделению медиатора в синаптическую щель. При отсутствии кальция медиатор



не освобождается и нарушается переход возбуждения с нерва на скелетную мышцу. Однако прекращение работы скелетных мышц само по себе не является смертельным. Значит, суть в тех мышцах, которые, являясь, как и скелетные, поперечнополосатыми, обеспечивают какую-то жизненно важную функцию. Это дыхательные мышцы. Если они перестают возбуждаться, происходит остановка дыхания. ▷

**221.** *Вещество гемихолиний угнетает поглощение холина пресинаптическими окончаниями. Как это влияет на передачу возбуждения в мионевральном синапсе?*

**Решение.** Правило АСФ. Построим систему «кругооборот холина». Холин — один из продуктов расщепления АХ. После этого он частично поступает в пресинаптические окончания и участвует в ресинтезе АХ. Поэтому, если подавить этот последний процесс, то будет нарушен синтез медиатора и, следовательно, пострадает передача возбуждения в синапсе. ▷

### Задачи для самоконтроля

**222.** Представим себе условно вещество, которое, попадая в синапс, значительно суживает синаптическую щель и одновременно блокирует выделение медиатора. Сможет ли возбуждение пройти через такой синапс?

**223.** При раздражении нерва НМП в мышце возникали ПД. Затем область концевой пластинки перфузировали раствором, содержащим ионы магния. При этом ПД в мышце перестали возникать. В чем причина?

**224.** Как изменится скорость поступления холина в нервное окончание при частой стимуляции нерва?

**225.** Миастения гравис — заболевание, при котором уменьшено количество холинорецепторов в постнаптических мембранах и поэтому ослаблена реакция мышц на раздражение нерва (мышечная слабость). Почему состояние таких больных несколько улучшается при введении антихолинэстеразных препаратов?

**226.** Какая из трех нижеперечисленных реакций может иметь место при действии кураре: возникает ПКП и затем ПД; ПКП есть, а ПД нет; ПД есть, а ПКП нет?

**227.** Больному производят операцию под поверхностным наркозом, который обладает рядом преимуществ. Однако при этом возможно

появление случайных движений и повышение тонуса мышц, что нежелательно. Какие действия Вы предпримете, чтобы избежать этих явлений?

**228.** Как доказать в эксперименте, что холинорецепторы находятся только в концевой пластинке, но не в других участках мембраны мышечного волокна?

**229.**

**Внимание!** Перед Вами научно-фантастическая задача. Подобные задачи также предназначены для развития физиологического мышления, но в отличие от обычных учебных задач, Вам предоставляется право на то, что называют полетом воображения. Разумеется, фантазировать нужно не на ровном месте, а опираясь на уже известные науке факты. При этом очень желательно, чтобы Вы конкретизировали свой ответ, то есть, описали не только само предполагаемое явление, но и возможный его механизм.

Итак, придумайте новый тип синапса, в котором возбуждение передавалось бы не электрическим путем (как в электрическом синапсе) и не при помощи медиатора (как в химическом синапсе). Новым должен быть только механизм синаптической передачи, все остальные процессы остаются неизменными

### Решения задач для самоконтроля

---

**222.**

**Внимание!** Условие задачи не вполне корректно.

Если в синапсе выделяется медиатор, значит, он химический. Если синаптическую щель значительно сузить, то станет возможным и электрический механизм передачи возбуждения. Но в этом процессе участвуют и особые структуры, соединяющие пре- и постсинаптическую мембраны. Поскольку в условии задачи об этом ничего не говорится, то окончательный ответ дать нельзя. Если такое сомнение у Вас возникло, значит, работа над пособием идет весьма успешно.

**223.** Правило АСФ. Нужно перечислить все элементы системы «передача возбуждения в мионевральном синапсе» и вспомнить (или выяснить), на какой из этих элементов влияют ионы магния. Оказывается, они препятствуют входу ионов кальция в пресинаптические окончания и тем самым блокируют выход медиатора в синаптическую щель.

**224.** Правило АСФ. Холин образуется в результате гидролиза АХ, который осуществляет АХЭ. При длительной стимуляции выделяется больше АХ и,

следовательно, образуется и больше холина. Поэтому скорость его поступления в нервное окончание возрастает.

**225.** Правило АСФ. Один элемент системы дан в условии — холинорецепторы. Второй элемент очевиден — АХ. У здорового человека количества и медиатора, и холинорецепторов достаточны, чтобы вызывать полноценное возбуждение в мышце. Но у больного количество активных холинорецепторов значительно уменьшено. Чтобы хотя бы отчасти компенсировать это, увеличивают количество медиатора путем блокады АХЭ. Ингибиторы АХЭ тормозят разрушение молекул АХ и тем самым продлевают их действие, что и дает терапевтический эффект.

**226.** Задача с подвохом. В таких случаях Вы не должны бояться давать отрицательный ответ, если уверены в своей правоте. Все три ответа неверны. Кураре блокирует холинорецепторы. Поэтому не может возникнуть ПКП, а без него не будет развиваться ПД.

**227.** Ответ очевиден. Больному нужно ввести вещество, временно блокирующее передачу возбуждения в мионевральных синапсах — миорелаксант.

**Внимание!** Очень хорошо, если у Вас возникнет дополнительный вопрос — а не пострадает ли при этом дыхание? Вопрос совершенно справедливый, потому что действие миорелаксанта может сказаться на работе дыхательных мышц. Поэтому в подобных случаях больного переводят на искусственное дыхание.

**228.** Правило АРР-ВС. Какое главное отличие концевой пластинки от других участков мембраны мышечного волокна? То, что концевая пластинка может взаимодействовать с АХ и давать ПКП. Как проверить это? Введем микропипеткой АХ в ту и другую область и убедимся, что ПКП возникнет только в концевой пластинке.

**229.** Как Вы понимаете, в этой задаче не может быть однозначного ответа. Все дело в Вашей физиологической фантазии. Но при этом фантазия должна быть научной. Например, можно представить, что когда возбуждение приходит в нервное окончание, то под влиянием изменившегося электрического поля в мембране начинает люминисцировать особое вещество. Это свечение воздействует на другое вещество, которое находится уже в постсинаптической мембране. Распадаясь под влиянием света, это последнее деполяризует мембрану и в результате возникает ПД. Попробуйте придумать другие примеры и максимально их конкретизировать, опираясь на имеющиеся у Вас знания.

## 7.6. Мышцы

### Тренировочные задачи

**230.** Величина МП мышечного волокна уменьшилась. Станет ли при этом разница между возбудимостью этого волокна и иннервирующего его нервного волокна больше или меньше?

**Решение.** Возбудимость характеризуется величиной порогового потенциала. Для мышечных волокон эта величина больше, так как у них МП более отрицателен, чем у нервных волокон. При уменьшении МП мышечного волокна его пороговый потенциал тоже уменьшится и, следовательно, уровень возбудимости повысится и приблизится к таковому у нервного волокна. ▷

**231.** *Икроножную мышцу лягушки раздражали одиночными электрическими ударами. Установили минимальную частоту раздражения, при которой возникали соответственно зубчатый и гладкий тетанус. Затем в мышце вызвали утомление и повторили определение. Какой теперь станет минимальная частота, вызывающая зубчатый и гладкий тетанус (увеличится или уменьшится?) Для какого вида тетануса изменения окажутся более значительными?*

**Решение.** Применим обратное правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Выбор правила определяется допущением, что при одной и той же частоте раздражения характер сокращений у свежей и утомленной мышцы изменится. А зная это, уже нетрудно установить, как нужно изменить частоту для утомленной мышцы, чтобы получить нужное сокращение. Итак, чем отличаются одиночные сокращения свежей и утомленной мышцы? Для ответа нужно вспомнить, что сокращение утомленной мышцы по сравнению со свежей более растянуто во времени, причем в большей степени увеличивается фаза расслабления. Таким образом в узлах пересечения со стороны системы «раздражение» будет один и тот же элемент — «частота», а со стороны систем «свежая мышца» и «утомленная мышца» — разная продолжительность фаз укорочения и расслабления, особенно, последней. Следовательно, если все сокращения в целом удлинились, то их суммация и возникновение тетануса будут происходить уже при более редких раздражениях. А поскольку фаза расслабления удлинится больше, чем фаза укорочения, то для получения зубчатого тетануса частота раздражения уменьшится в большей степени, чем для получения гладкого. ▷

**232.** *К покоящейся мышце подвесили груз. Как при этом изменится ширина H-зоны саркомера?*

**Решение.** H-зона — это центральный участок толстой протофибриллы — мизиновой нити, который не перекрыт тонкими протофибриллами (актиновыми нитями). При растяжении мышцы степень перекрытия миозиновых нитей уменьшается, так как актиновые нити частично выходят из промежутков между миозиновыми нитями. Соответственно ширина H-зоны увеличивается. ▷

**233.** На мышечное волокно наносят с очень малым интервалом два раздражения и регистрируют одновременно миограмму и ЭМГ. На какой из этих двух кривых можно установить, попало второе раздражение в АРП или нет?

**Решение.** Задача простая, но она демонстрирует необходимость строго последовательных рассуждений. Правило АСФ. Если второе раздражение попадает в АРП, волокно сократится только при первом раздражении, а если не в АРП, то волокно ответит на оба раздражения. Можно ли на миограмме увидеть, что имели место два сокращения? Можно, но только в том случае, когда второе раздражение попадает в фазу расслабления. В нашем же случае интервал между раздражениями очень мал (так как возможно попадание второго воздействия в АРП). Продолжительность АРП во много раз меньше продолжительности фазы укорочения. Поэтому, если даже волокно сократится оба раза, на миограмме мы получим только одно суммарное сокращение. В то же время на ЭМГ будет зарегистрирован соответственно один или два ПД. Итак, ответ — на ЭМГ. ▷

**234.** Совпадают ли физическое и физиологическое понятия работы мышц?

**Решение.** Нет, не всегда совпадают. В физическом смысле механическая работа измеряется произведением силы на расстояние. В случае изотонического сокращения мышца действительно, перемещает какой-то груз на некоторое расстояние. Однако при изометрическом сокращении (например, при попытке поднять непосильный груз) укорочения мышцы не происходит. Значит, в физическом смысле механическая работа равна в этом случае нулю. Тем не менее в мышце затрачивается энергия, которая идет на развитие напряжения в мышечных волокнах. Следовательно, в физиологическом смысле работа совершается. ▷

**235.** Почему быстрые мышцы при сокращении потребляют в единицу времени больше энергии АТФ, чем медленные?

**Решение.** Основное отличие быстрых мышц от медленных состоит в том, что они, как показывает само название, укорачиваются более быстро. Это ответ на макроуровне. Однако в условии задачи говорится об использовании энергии АТФ. Следовательно, необходимо перейти на макроуровень. Применим правило АСФ и построим систему «молекулярный механизм сокращения». Она выглядит так. Прикрепление поперечных мостиков миозиновых нитей к актиновым нитям — активация АТФазы активным центром миозина, содержащимся в головке

**Решение.** Возбудимость характеризуется величиной порогового потенциала. Для мышечных волокон эта величина больше, так как у них МП более отрицателен, чем у нервных волокон. При уменьшении МП мышечного волокна его пороговый потенциал тоже уменьшится и, следовательно, уровень возбудимости повысится и приблизится к таковому у нервного волокна. ▷

**231.** *Икроножную мышцу лягушки раздражали одиночными электрическими ударами. Установили минимальную частоту раздражения, при которой возникали соответственно зубчатый и гладкий тетанус. Затем в мышце вызвали утомление и повторили определение. Какой теперь станет минимальная частота, вызывающая зубчатый и гладкий тетанус (увеличится или уменьшится?) Для какого вида тетануса изменения окажутся более значительными?*

**Решение.** Применим обратное правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Выбор правила определяется допущением, что при одной и той же частоте раздражения характер сокращений у свежей и утомленной мышцы изменится. А зная это, уже нетрудно установить, как нужно изменить частоту для утомленной мышцы, чтобы получить нужное сокращение. Итак, чем отличаются одиночные сокращения свежей и утомленной мышцы? Для ответа нужно вспомнить, что сокращение утомленной мышцы по сравнению со свежей более растянуто во времени, причем в большей степени увеличивается фаза расслабления. Таким образом в узлах пересечения со стороны системы «раздражение» будет один и тот же элемент — «частота», а со стороны систем «свежая мышца» и «утомленная мышца» — разная продолжительность фаз укорочения и расслабления, особенно, последней. Следовательно, если все сокращения в целом удлинились, то их суммация и возникновение тетануса будут происходить уже при более редких раздражениях. А поскольку фаза расслабления удлинится больше, чем фаза укорочения, то для получения зубчатого тетануса частота раздражения уменьшится в большей степени, чем для получения гладкого. ▷

**232.** *К покоящейся мышце подвесили груз. Как при этом изменится ширина Н-зоны саркомера?*

**Решение.** Н-зона — это центральный участок толстой протофибриллы — мизиновой нити, который не перекрыт тонкими протофибриллами (актиновыми нитями). При растяжении мышцы степень перекрытия миозиновых нитей уменьшается, так как актиновые нити частично выходят из промежутков между миозиновыми нитями. Соответственно ширина Н-зоны увеличивается. ▷

**233.** На мышечное волокно наносят с очень малым интервалом два раздражения и регистрируют одновременно миограмму и ЭМГ. На какой из этих двух кривых можно установить, попало второе раздражение в АРП или нет?

**Решение.** Задача простая, но она демонстрирует необходимость строго последовательных рассуждений. Правило АСФ. Если второе раздражение попадает в АРП, волокно сократится только при первом раздражении, а если не в АРП, то волокно ответит на оба раздражения. Можно ли на миограмме увидеть, что имели место два сокращения? Можно, но только в том случае, когда второе раздражение попадает в фазу расслабления. В нашем же случае интервал между раздражениями очень мал (так как возможно попадание второго воздействия в АРП). Продолжительность АРП во много раз меньше продолжительности фазы укорочения. Поэтому, если даже волокно сократится оба раза, на миограмме мы получим только одно суммарное сокращение. В то же время на ЭМГ будет зарегистрирован соответственно один или два ПД. Итак, ответ — на ЭМГ. ▷

**234.** Совпадают ли физическое и физиологическое понятия работы мышц?

**Решение.** Нет, не всегда совпадают. В физическом смысле механическая работа измеряется произведением силы на расстояние. В случае изотонического сокращения мышца действительно, перемещает какой-то груз на некоторое расстояние. Однако при изометрическом сокращении (например, при попытке поднять непосильный груз) укорочения мышцы не происходит. Значит, в физическом смысле механическая работа равна в этом случае нулю. Тем не менее в мышце затрачивается энергия, которая идет на развитие напряжения в мышечных волокнах. Следовательно, в физиологическом смысле работа совершается. ▷

**235.** Почему быстрые мышцы при сокращении потребляют в единицу времени больше энергии АТФ, чем медленные?

**Решение.** Основное отличие быстрых мышц от медленных состоит в том, что они, как показывает само название, укорачиваются более быстро. Это ответ на макроуровне. Однако в условии задачи говорится об использовании энергии АТФ. Следовательно, необходимо перейти на макроуровень. Применим правило АСФ и построим систему «молекулярный механизм сокращения». Она выглядит так. Прикрепление поперечных мостиков миозиновых нитей к актиновым нитям — активация АТФазы активным центром миозина, содержащимся в головке

поперечного мостика, — расщепление АТФ на АДФ и фосфорный остаток — выделение энергии, которая позволяет мостику совершать гребковое движение — укорочение саркомера — работа кальциевого насоса — отщепление мостика и затем многократное повторение этого цикла. Теперь понятно, что при быстром сокращении мостики совершают больше гребковых движений в единицу времени, соответственно на это затрачивается больше энергии АТФ. ▷

**236.** *Как изменится минимальная частота раздражений, вызывающая тетанус, если будет ослаблена работа кальциевого насоса в мышце? Можно ли уменьшить этот эффект путем охлаждения мышцы?*

**Решение.** Применяем правило АСФ. Выделим из системы «мышечное сокращение» ту ее часть, которая связана с работой кальциевого насоса. Этот насос откачивает ионы кальция из межклеточной среды в систему саркоплазматического ретикулума. При этом используется энергия АТФ. Когда концентрация  $\text{Ca}^{++}$  в межклеточной среде уменьшается, происходит отсоединение поперечных мостиков миозина от актиновых нитей и расслабление мышцы. Если работа кальциевого насоса ослабевает, то уход  $\text{Ca}^{++}$  из межклеточной среды замедлится, расслабление мышцы также замедлится и тетанус будет возникать при более низкой частоте раздражения. Поскольку охлаждение замедляет скорость химических реакций, то оно будет способствовать не ослаблению, а усилению указанного эффекта. ▷

**237.** *В опыте на животном раздражали нервы, иннервирующие мышцы № 1 и № 2. Первая мышца при этом сократилась, а вторая — расслабилась. Затем раздражали непосредственно каждую из этих мышц с частотой 15 в минуту. В какой из мышц при этом возникло длительное сокращение типа тетануса?*

**Решение.** Правило САС. У второй мышцы по сравнению с первой две особенности: 1 — мышца была сокращена еще до раздражения; 2 — раздражение вызвало угнетение (расслабление). Такие свойства присущи гладким мышцам в отличие от скелетных. Значит, первая мышца скелетная, а вторая — гладкая. Теперь проанализируем различия. Между скелетными и гладкими мышцами их много, но нас интересует только то, которое связано с возникновением длительного сокращения (тетанус). При очень малой частоте раздражения (15 в минуту) тетанус может возникать в мышце, сокращение которой протекает очень медленно. Ответ — во второй мышце (гладкой). ▷

**Примечание.** Проверьте, внимательно ли Вы читаете текст. Частота раздражений 15 в минуту, а не в секунду, как обычно указывается.



**238.** Из мочеточника и крупной артерии животного вырезаны отрезки одинаковой длины и помещены в раствор Рингера. Можно ли путем наблюдения (без каких-либо воздействий) отличить одно от другого? Различия во внешнем виде во внимание не принимаются.

**Решение.** Поскольку никакие воздействия не производятся, то тогда сами объекты должны вести себя по-разному. Одна из важных особенностей гладких мышц — наличие автоматии (способность к спонтанным сокращениям). Однако не во всех органах она выражена одинаково. Высокая активность имеет место в гладких мышцах желудка, кишечника, мочеточника, матки. Это понятно, если мы подумаем об особенностях функционирования этих органов. Очень низкая активность в мышцах артерий, семенных протоков. Следовательно, изолированный и помещенный в раствор Рингера отрезок мочеточника будет самопроизвольно сокращаться, а отрезок артерии — нет. ▷

### Задачи для самоконтроля

**239.** Опыт вторичного тетануса заключается в том, что нерв одного НМП накладывают на мышцу другого НМП. Затем раздражают электрическими импульсами нерв второго препарата. При этом сокращается тетанически не только мышца этого препарата, но и первая мышца. Почему из этого опыта можно сделать вывод, что возбуждение имеет прерывистую природу?

**240.** Правило средних нагрузок говорит о том, что любая мышца совершает наибольшую работу при средних нагрузках. Нарисуйте график, иллюстрирующий эту зависимость, для трех различных мышц до и после их утомления.

**241.** Основные зоны саркомера — I, A, H. Ширина какой из них не изменяется при сокращении мышцы?

**242.** Каков главный компонент электромеханического сопряжения в мышце? Как доказать ключевую роль этого компонента?

**243.** Почему при раздражении разных двигательных единиц одной и той же мышцы можно получить сокращения различной силы?

**244.** Мышца состоит из волокон, волокна из миофибрилл, а те в свою очередь из протофибрилл. Какие из перечисленных объектов укорачиваются во время сокращения?

**245.** В мышечных волокнах имеется система поперечных трубочек, а в нервных она отсутствует. В чем физиологический смысл этого различия?

**246.** На изолированной скелетной мышце поставили три опыта. Сначала мышцу раздражали в обычном состоянии, затем предварительно растянули ее (в небольшой степени) и раздражали током той же силы и, наконец, предварительно подвергли значительному растяжению и снова раздражали тем же током. Как различалась сила сокращений мышцы в этих трех опытах? В чем причина этих различий?

**247.** Возможно ли, чтобы при рабочей гипертрофии мышцы ее абсолютная сила не увеличилась? Объясните Ваш ответ.

**248.** Представьте себе, что у какого-то животного имеется полый орган, стенки которого содержат не гладкие, а скелетные мышцы. Какими экспериментами можно было бы установить это? Из всех возможностей выберите самую простую.

**249.** Известно, что муравей может тащить в челюстях добычу, которая во много раз превышает его собственный вес. Можно ли из этого заключить, что мышцы муравьев необычайно сильны?

**250.** Если рассмотреть рычаг, который образует мышца с поднимаемой ею костью, например, предплечьем, то нетрудно убедиться, что при работе рычага происходит очевидный проигрыш в силе. В чем физиологический смысл такого «попустительства» природы?

### Решения задач для самоконтроля

---

**239.** Это хорошая задача для проверки умения мыслить физиологически и строго последовательно. Правило АСФ. Почему сокращается мышца второго НМП? Потому что мы раздражаем ее нерв. Почему сокращение тетаническое? Потому что частота импульсов достаточно большая, не менее 20–30 в секунду. А почему сокращается первая мышца? Ее нерв лежит на мышце второго НМП и, следовательно, может раздражаться только какими-то процессами, происходящими в этой мышце. Теперь мы знаем, что это ПД, но во времена Матеуччи, впервые поставившего этот опыт, о биопотенциалах еще ничего не было известно и можно было говорить лишь о процессах, связанных с возбуждением. Но, если и в первой мышце возникло тетаническое сокращение, значит, процессы, происходившие во второй мышце, носили прерывистый характер.

**240.** У некоторых студентов эта задача вызывает затруднения, потому что они понимают правило средних нагрузок так, что величина этих нагрузок для разных мышц одинакова, что, конечно, неверно. На самом деле каждая мышца, как и любой организм в целом, имеет свой индивидуальный оптимум нагрузок. Особенно наглядно это видно на соответствующем рисунке. Из него следует также, что при утомлении мышцы оптимум нагрузок сдвигается в сторону меньших величин.

**241.** Зона А. Ее размеры зависят от длины толстых протофибрилл, которые в отличие от тонких никак не перемешаются в ходе сокращения. Ширина же зоны Н уменьшится.

**242.** Правило АСФ. Система «электромеханическое сопряжение» состоит из двух подсистем «электрический процесс» (распространение ПД) и «механический процесс» (сокращение мышцы). Какой элемент связывает эти подсистемы, обеспечивая переход электрического процесса в механический? Это ионы кальция. ПД распространяется по поперечным трубочкам, достигает продольных трубочек, и приводит в конечном счете к высвобождению из терминальных цистерн ионов кальция. Этим заканчивается электрическая часть процесса. А механическая часть начинается с того, что ионы кальция способствуют прикреплению поперечных мостиков миофибрилл к актиновым с последующим укорочением волокна. Доказать роль ионов кальция очень просто. Если убрать его из внутриклеточной жидкости, находящейся между миофибриллами, сокращение не будет возникать.

**243.** Задача решается автоматически применением правила АСС. Чем различаются различные двигательные единицы? Прежде всего количеством входящих в них мышечных волокон. Естественно, что двигательная единица, содержащая меньше волокон, будет при сокращении развивать меньшую силу.

**244.** Укорачиваются волокна, состоящие из миофибрилл. Входящие в состав миофибрилл протофибриллы не изменяют свою длину. А укорочение миофибрилл происходит за счет вдвигания тонких протофибрилл между толстыми.

**245.** Требуется сравнить особенности проведения возбуждения в нерве и мышце. Поэтому применим правило САС. Функция нерва — проводить возбуждение. Функция мышцы — сокращаться. Основной элемент системы «проведение возбуждения» — это местный ток, возникающий за счет разности потенциалов между возбужденным и невозбужденным участками нервного волокна. Основной элемент системы «сокращение мышцы» — это взаимодействие тонких и толстых протофибрилл при помощи поперечных мостиков. Теперь сравним работу этих элементов. Сокращение мышечного волокна происходит за счет процессов, протекающих внутри волокна в находящихся там миофибриллах. Подчеркнем — внутри волокна. Для того чтобы эти процессы могли осуществляться, и служит система поперечных трубочек и связанных с ними продольных. По ним ПД быстро распространяется внутрь волокна и вызывает освобождение из саркоплазматического ретикулума ионов кальция, которые инициируют процесс сокращения. А вот в нерве ПД распространяется за счет процессов, которые происходят только на его поверхности, в мембране. Поэтому для работы нерва система трубочек не нужна.

**246.** Правило АСС. Понятно, что анализ нужно вести на уровне не системы «мышца», а подсистемы «саркомер». Саркомер состоит из толстых протофибрилл, тонких протофибрилл, входящих в пространство между толстыми протофибриллами, поперечных мостиков в толстых протофибриллах и мембраны Z, в которой закреплены тонкие протофибриллы. Сокращение происходит за счет последовательных циклов соединения поперечных мостиков с тонкими протофибриллами, совершения «гребковых» движений с перемещением

тонких протофибрилл между толстыми, отсоединения мостиков и т. д. Если мышца предварительно растянута, то количество мостиков, которые могут взаимодействовать с тонкими протофибриллами, уменьшается и поэтому сила сокращения снижается. При очень значительном растяжении тонкие и толстые протофибриллы вообще не будут перекрываться и сила сокращения упадет до нуля.

**247.** Правило АСС. Абсолютная сила мышцы — это максимальная ее сила, деленная на площадь поперечного сечения. Рабочая гипертрофия мышц возникает в результате физической тренировки и максимальная сила при этом, конечно, увеличивается. Но, если площадь поперечного сечения возрастает в такой же степени, то понятно, что абсолютная мышечная сила останется неизменной.

**248.** Требуется сравнить особенности гладкой и скелетной мышц. Используем правило АСС. При этом постараемся выявить различные в функциональном отношении элементы в этих мышцах. Таких различий много и можно думать о любом. Но попробуем полностью учесть условие задачи. В нем говорится не о мышцах вообще, а конкретно о мышцах стенок полого органа. Такой орган легко растянуть, например, раздуванием или поступлением в него жидкости. В связи с этим вспомним о свойстве пластичности. Гладкие мышцы обладают пластичностью и поэтому при растяжении их напряжение изменяется в очень малой степени. Скелетные же мышцы пластичностью не обладают. Если бы они находились в стенках полого органа, то при его растяжении в мышцах возникло бы большее напряжение и соответственно значительно возросло бы давление, что физиологически невыгодно, например, в мочевом пузыре. В реальных же условиях давление в мочевом пузыре при растяжении его мочой почти не изменяется благодаря указанной особенности гладких мышц. Регуляция работы такого органа осуществляется за счет сигналов о растяжении его стенок.

**249.** Если Вы сразу выбрали правило АСС, значит, дело идет успешно. Понятно, что максимальная сила мышц, скажем, слона несравнима с таковой у мыши или кузнечика. Поэтому для сравнения мышц различных животных используют понятие абсолютной силы (см. задачу № 247).

Почему же муравей кажется таким сильным? Ответ одновременно и прост, и труден. Дело в том, что для решения приходится использовать не только физиологические, но и геометрические соображения, что для физиолога не совсем привычно. Оказывается, что с уменьшением размеров тела животного его масса уменьшается пропорционально третьей степени длины тела, а площадь поперечного сечения мышц, которая определяет абсолютную силу, — уменьшается соответственно лишь квадрату длины тела, т. е., в меньшей степени, чем масса тела. Таким образом определяющий элемент рассматриваемой системы — это «зависимость абсолютной силы мышц от размеров тела». Именно этот элемент и позволяет маленькому муравью перемешать груз большей не сам по себе, а по отношению к массе тела. Из этого следует, что муравьи производят на нас столь эффективное впечатление своей работоспособностью не потому что они очень сильные, а потому что очень маленькие.

**250.** В предыдущей задаче ответить, действительно, было весьма сложно из-за необычной геометрии. А в данной задаче, напротив, речь идет о самой обыкновенной физике. Любой школьник знает, что, если рычаг обеспечивает выигрыш в силе, то это сопровождается проигрышем в скорости перемещения и наоборот. Очевидно, для живых организмов более важной оказалась быстрота перемещения конечностей, чем затрачиваемая при этом энергия.

# Глава 8

---

## **Системы регуляции физиологических функций**

---

### **8.1. Свойства нервных центров**

#### **Тренировочные задачи**

---

**251.** *Свойства нервных центров отличаются от таковых в нервных волокнах. Это проявляется в том, что распространение возбуждения в совокупностях нейронов (нейронных сетях) имеет ряд особенностей, которые не встречаются в нервных волокнах. С чем это связано?*

**Решение.** Ответ должен быть известен Вам заранее. Остается только убедиться, что он очень легко находится с помощью правила САС. Главное отличие системы «нервное волокно» от системы «нервный центр» состоит в том, что в последней имеется множество синапсов, обеспечивающих контакты между телами нейронов и их отростками. Именно особенности проведения возбуждения в синапсах и обуславливают ряд свойств нервных центров в целом. ▷

**252.** *В ответ на одиночный стимул раздражения мышца отвечает одиночным сокращением. Но, если нанести такое же раздражение на афферентный нерв, то возникающее рефлекторное сокращение мышцы оказывается тетаническим. Почему?*

**Решение.** Типичный пример для использования правила АРР-ВС. Вариант 1-2. В узлах пересечения в одном случае мышца (или двигательный нерв), а в другом — нервный центр. Какой же элемент обуславливает различия узлов пересечения этих систем с системой «одиночное раздражение»? Это способность нервных центров (в отличие от нервных или мышечных волокон) к трансформации ритма, когда, образно говоря, в ответ на одиночный выстрел возникает автоматная очередь, т. е., множество нервных импульсов, что и приводит к тетаническому сокращению мышцы. ▷

**253.** *Справедливо ли следующее утверждение «интегративная функция мотонейронов связана со степенью дивергенции афферентных волокон»?*

**Решение.** Задача только на внимание. Интегративная функция мотонейрона связана с тем, что к нему по многочисленным аксонам приходят импульсы из различных отделов ЦНС. Соответственно на мотонейроне имеется множество возбуждающих и тормозящих синапсов и он обрабатывает поступающие в них сигналы, обобщая полученную информацию и принимая решение об ответе. Однако схождение на одном нейроне множества аксонов называется не дивергенция, а конвергенция. Следовательно, утверждение неверно. ▷

**254.** *Мышечное волокно имеет, как правило, одну концевую пластинку и каждый ПКП обычно превышает пороговый уровень. На центральных же нейронах находятся сотни и тысячи синапсов и ВПСП отдельных синапсов не достигают уровня порога. В чем физиологический смысл этих различий?*

*Эта задача может послужить хорошей проверкой того, насколько понятие «физиологический смысл» стало для Вас «родным» Постарайтесь хорошенько подумать, прежде чем посмотреть решение.*

**Решение.** Правило САС. Мышечное волокно не обладает интегративной функцией. Оно должно сократиться в любом случае, когда величина ПКП превышает пороговый уровень. Нейрон же получает множество сигналов и поэтому ему приходится каждый раз выбирать, на какие из них отвечать и нужно ли вообще отвечать. Поэтому необходимо одновременное возбуждение многих синапсов и его алгебраическая суммация. В результате выявится преобладание ВПСП над ТПСП или наоборот и сформируется интегративный ответ. ▷

**255.** *При раздражении афферентного нерва одиночными импульсами ПД в соответствующем нейроне не возникал. Когда же производили ритмическую стимуляцию такими же импульсами, ПД появлялся. Затем нерв обработали веществом, которое удлиняло продолжительность АРП. Возникнет ли теперь в нейроне ПД, если снова ритмически раздражать афферентный нерв с той же частотой и силой?*

**Решение.** Правило АРР-ВС. Главная трудность — правильно выбрать взаимодействующие системы. Наиболее удобен вариант 1-2. Действующая система — это не «раздражение», как можно сразу подумать. Суть задачи в том, что при ритмической стимуляции происходила суммация подпороговых ВПСП в синапсах на нейроне. Тогда наш вариант 1-2

выглядит следующим образом (рис. 8.1). Система А — суммация ВПСР в нейроне. Система В — афферентный нерв с нормальной продолжительностью АРП. Система С — тот же нерв, но с увеличенной продолжительностью АРП. Раз узлы пересечения отличаются, то и результаты будут различными. Теперь остается достаточно простое рассуждение.

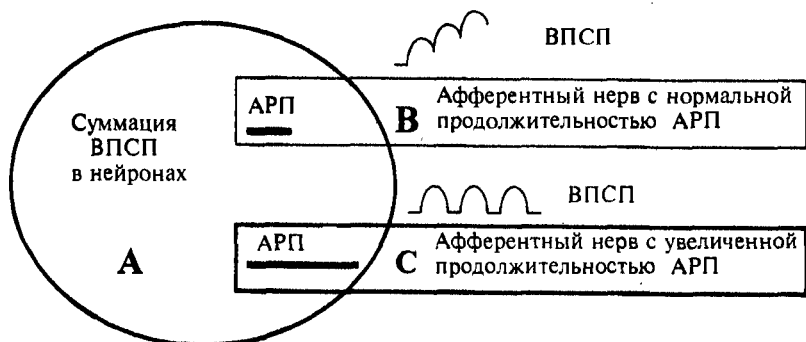


Рис. 8.1. Влияние продолжительности АРП на суммацию ВПСР в нейронах

Из условия следует, что в опыте наблюдалось явление суммации подпороговых ВПСР в синапсах. Это было возможно, потому что ВПСР продолжается дольше, чем АРП аксона. Поэтому новый импульс возбуждения поступает из аксона еще до того, как окончился предыдущий ВПСР, и тогда ВПСР могут суммироваться во времени, пока не будет достигнут пороговый уровень. Если же удлинить АРП аксона, то ВПСР будут заканчиваться раньше, чем сможет возникнуть новое возбуждение в аксоне, и суммация ВПСР не произойдет. ▷

**256.** Как доказать, что характер действия медиатора (возбуждающий или тормозящий) зависит не от его свойств, а от свойств постсинаптической мембраны?

**Решение.** Правило АСС. В данном случае система очень простая и состоит из двух элементов — медиатор—постсинаптическая мембрана. Если один и тот же медиатор всегда вызывает только возбуждение (или только торможение), значит, определяющую роль играют его свойства. Если нет, — то свойства постсинаптической мембраны. Получим ответ на примере АХ<sub>r</sub>. Он оказывает возбуждающее действие на мышечные волокна, клетки Реншоу, в некоторых синапсах вегетативных ганглиев, но в синапсах волокон сердечной мышце — тормозное. Значит, суть в свойствах постсинаптической мембраны, специфически отвечающей на действие данного медиатора. ▷



**257.** Аксон 1 вызывает надпороговое возбуждение в нейроне 1, а аксон 2 — такое же возбуждение в нейроне 2. Эти аксоны конвергируют на нейроне 3, причем каждый из них вызывает подпороговое возбуждение этого нейрона. Что произойдет при одновременном раздражении обоих аксонов?

**Решение.** Возбудятся все три нейрона. В третьем нейроне произойдет пространственная суммация, лежащая в основе явления облегчения. ▷

**258.** Если в предыдущем опыте значительно повысить возбудимость третьего нейрона, что произойдет при совместном раздражении обоих аксонов?

**Решение.** Теперь каждый аксон в отдельности сможет возбудить и третий нейрон. Вместо облегчения будет наблюдаться окклюзия. Сумма возбужденных нейронов при раздельном действии каждого аксона  $2 + 2 = 4$ , а при совместном — 3. В предыдущем опыте соответственно  $1 + 1 = 2$  и — 3. ▷

**259.** Два студента решили доказать в эксперименте, что тонус скелетных мышц поддерживается рефлекторно. Двух спинальных лягушек подвесили на крючке. Нижние лапки у них были слегка поджаты, что свидетельствует о наличии тонуса. Затем первый студент перерезал передние корешки спинного мозга, а второй студент перерезал задние корешки. После каждой из перерезок у обеих лягушек лапки повисли, как плети. Какой из студентов поставил опыт правильно?

**Решение.** Мы имеем дело с воздействием на разные элементы какой-то системы. Результаты одинаковые. Очевидно, следует применить правило АСС. Как рассуждать дальше? Проверим правильное понимание терминов. Что значит «тонус мышц»? Это некоторое их напряжение, которое поддерживается постоянно за счет импульсов, поступающих из соответствующих нервных центров. Следовательно, эти центры тоже

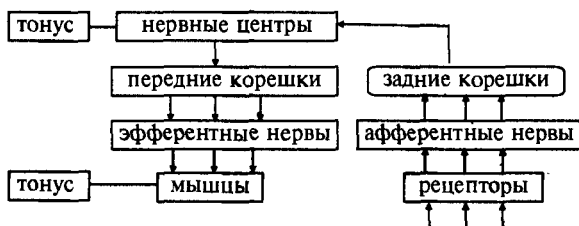


Рис. 8.2. Система «рефлекторный тонус мышц»

находятся в состоянии постоянного возбуждения — тонуса. Если же мы говорим, что тонус центров поддерживается рефлекторно, это означает, что возбуждение нейронов центра постоянно подпитывается импульсами, возникающими в рецепторах и приходящими в центр по афферентным нервам. Графически система выглядит так (рис. 8.2).

Теперь понятно, что для доказательства рефлекторной природы мышечного тонуса нужно прервать поток афферентных импульсов в соответствующие нервные центры. Для этого следует перерезать задние корешки. Перерезка же передних корешков просто лишает мышцы иннервации, но не доказывает рефлекторную природу тонуса этих мышц. Значит, прав второй студент. ▷

**260.** Почему при охлаждении мозга можно продлить продолжительность периода клинической смерти?

**Решение.** Правило АСФ. Продолжительность периода клинической смерти определяется временем, в течение которого клетки мозга, в первую очередь КБП, могут выдерживать отсутствие кислорода. Охлаждение замедляет интенсивность метаболизма. Поэтому отсутствие кислорода сказывается в меньшей степени, и клиническая смерть продолжается несколько дольше. ▷

**261.** Почему при утомлении человека у него сначала нарушается точность движений (например, попадание стержнем в отверстие), а потом уже сила сокращений?

**Решение.** Нервные центры утомляются быстрее, чем мышцы. Поэтому за счет нарушения процессов координации движений (осуществляемой нервными центрами) нарушается их точность. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**262.** У некоторых пациентов коленный рефлекс бывает слабо выражен. Чтобы усилить его, предлагают сцепить руки перед грудью и тянуть их в разные стороны. Почему это приводит к усилению рефлекса?

**263.** Имеются препарат спинальной лягушки и пинцет. Продемонстрируйте явление иррадиации возбуждения.

**264.** Почему при слабом покашливании сокращаются в основном мышцы глотки, а при сильном — включаются и мышцы грудной клетки, живота, диафрагмы? Можно ли найти здесь некоторую аналогию с приступом бронхиальной астмы?

**265.** В эксперименте на животном вызывают два различных рефлекса. После этого животному вводят вещество, которое замедляет процесс освобождения медиатора. Время обоих рефлексов удлиняется, причем одного рефлекса значительно больше, чем другого. В чем причина этого различия?

**266.** При раздражении одного аксона возбуждаются 3 нейрона, при раздражении другого аксона — 5 нейронов, при совместном их раздражении — 12 нейронов. На скольких нейронах конвергируют эти аксоны?

**267.** Если у спинальной лягушки сильно ушипнуть лапку, то мышцы сокращаются, и лапка остается поджатой некоторое время после прекращения раздражения. Будет ли наблюдаться такой эффект, если разрушить спинной мозг и нанести электрическое раздражение на седлищный нерв?

**268.** Ребенок, который учится играть на пианино, первое время играет не только руками, но помогает себе головой, ногами и даже языком. Каков механизм этого явления?

**269.** При частых ритмических раздражениях афферентного нерва ионы кальция, которые входят в синаптические пузырьки при каждом импульсе возбуждения, не успевают выходить из них во время слишком коротких пауз между импульсами. К чему это приводит?

### Решения задач для самоконтроля

**262.** Обратное правило APP-BC. В узле пересечения систем появился новый элемент — «сцепление рук». Каким образом он изменяет взаимодействие систем «раздражение» и «коленный рефлекс»? При вызывании коленного рефлекса обычным путем раздражаются только рецепторы четырехглавой мышцы. Если же сцепить руки, то дополнительно раздражаются рецепторы мышц верхних конечностей. При этом в мотонейроны спинного мозга поступает еще один поток афферентных импульсов и возникает явление облегчения, что и проявляется в усилении коленного рефлекса.

**263.** Нужно сильно ушипнуть лапку. Возникающее возбуждение будет иррадиировать, так как при сильном раздражении оно из подпорогового становится надпороговым для тех нейронов, на которых дивергируют афферентные волокна. В результате сокращаются все лапки, а не только та, которую раздражают.

**264.** В данном случае тоже имеет место процесс иррадиации возбуждения. При сильном приступе бронхиальной астмы возникающее удушье вызывает значительное возбуждение дыхательного центра. Это приводит к сокращению не только основных дыхательных мышц, но и вспомогательных.

**265.** Правило АСФ. При замедлении освобождения медиатора ВПСР достигает порогового уровня за более длительное время. Следовательно, возрастает продолжительность синаптической задержки и общее время рефлекса. Чем больше синапсов в рефлекторной дуге, тем в большей степени возрастет общее время рефлекса.

**266.** Для того, кто понимает сущность процесса облегчения, это очень простая задача.  $12 - (3 + 5) = 4$ . Следовательно, аксоны конвергируют на четырех нейронах. Каждый из аксонов в отдельности вызывает в этих нейронах подпороговое раздражение, а при совместном действии — надпороговое.

**267.** Правило АСФ. Сохранение возбуждения в течение некоторого времени после прекращения действия раздражителя называется рефлекторное последействие и является одним из свойств нервных центров. Нервные же волокна таким свойством не обладают. Поэтому ответ на вопрос задачи — не сохранится.

**268.** Сильное возбуждение, которое возникает при недостаточном освоении двигательного навыка, приводит к иррадиации возбуждения и вовлечению в процесс дополнительных мышц. Многие знают это по себе и не только при игре на пианино.

**269.** Правило АСФ. Ионы кальция способствуют освобождению медиатора из синаптических пузырьков. При накоплении ионов в пресинаптической мембране будет выделяться повышенное количество медиатора. Это приведет к увеличению амплитуды возникающего ПД — так называемая посттетаническая потенциация.

## 8.2. Возбуждение и торможение в ЦНС

### Тренировочные задачи

**270.** Известный физиолог академик А. А. Ухтомский писал в одной из работ «Возбуждение — это дикий камень, ожидающий скульптора» Как называется скульптор, шлифующий процесс возбуждения?

**Решение.** Это процесс торможения, который ограничивает возбуждение в ЦНС, придавая ему нужный характер, интенсивность и направление. ▷

**271.** Представим себе пипетку, из которой капает жидкость на промокательную бумагу и впитывается в нее. Наносим два воздействия. Одно из них замедляет вытекание жидкости, другое не позволяет бумаге впитывать жидкость. Каким видам торможения можно уподобить каждое из этих явлений?

**Решение.** Первое можно сравнить с пресинаптическим торможением, при котором уменьшается или прекращается выделение медиатора из пресинаптических нервных окончаний. Второе можно уподобить постсинаптическому торможению, при котором снижается возбудимость постсинаптической мембраны по отношению к медиатору, то есть, ее способность эффективно взаимодействовать с молекулами медиатора. ▷

272. При растяжении мышцы, например, экстензора она отвечает рефлекторным укорочением (миотатический рефлекс). При этом сокращается экстензор и тормозится сокращение флексора. Регистрируют ВПСР в мотонейронах, иннервирующих экстензоры, и ТПСР в мотонейронах, иннервирующих флексоры. Какой из ответов (ВПСР или ТПСР) будет зарегистрирован позже?

**Решение.**

**Внимание!** Эта задача дает особенно наглядную иллюстрацию того как следует применять наши правила и как рассуждать при этом. Поэтому остановимся на ней более подробно.

Поскольку в условии задачи упомянут ряд элементов, то целесообразно применить правило АСС. Отметим, что мы имеем дело с одним из проявлений общего механизма, который состоит в том, что при возбуждении одного из двух антагонистических центров второй тормозится. Но одни и те же импульсы не могут возбуждать одни нейроны и тормозить другие. Поэтому приходится использовать промежуточную тормозную клетку. Под влиянием раздражения рецепторов мышечных веретен по афферентным путям пойдут импульсы, которые вызовут

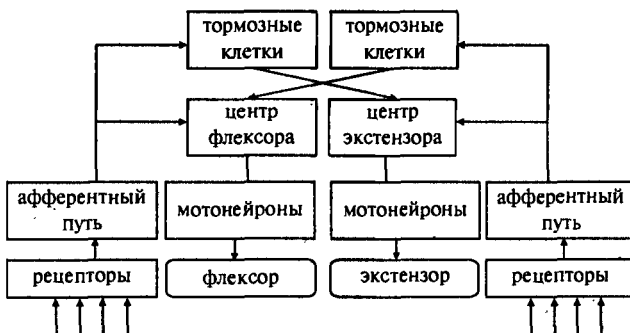


Рис. 8.3. Система «реципрокное торможение»

возбуждение мотонейронов центра экстензоров и одновременно подействуют на упомянутые промежуточные тормозные клетки. Графически схема взаимодействия этих систем представлена на рис. 8.3.

Из рисунка видно, что афферентные импульсы вызывают ВПСП в мотонейронах «своего» центра непосредственно, а ТПСП в мотонейронах центра антагониста — через промежуточную тормозную клетку. Следовательно, в последнем случае появится дополнительная синаптическая задержка и за счет этого ТПСП будет зарегистрирован позже.

Можно было использовать и обратное правило АРР-ВС. Будем исходить из того что ВПСП и ТПСП появляются в разное время. Сравним узлы пересечения. Импульсы от рецепторов приходят в центр экстензора непосредственно и вызывают ВПСП. В центр же флексора импульсы попадают после предварительного возбуждения тормозной клетки. Опять — таки ТПСП вследствие этого различия появится позже. ▷

**273.** Почему невозможна координация двигательной деятельности без участия процесса торможения?

**Решение.** Потому что в естественных условиях на афферентные входы организма могут действовать раздражители, требующие взаимоисключающих реакций. Пример А. А. Ухтомского — собака бежит к пище, и в этот момент ее кусает блоха. Бег и чесательный рефлекс несовместимы. Поэтому одна из этих реакций должна быть временно заторможена. Но даже, если какие-либо реакции не являются взаимоисключающими, ЦНС всегда осуществляет интегративную функцию. Это означает, что из множества раздражителей, постоянно действующих на организм, выбирается тот, который в данный момент наиболее важен, а реакции на другие раздражители тормозятся. ▷

**274.** МП группы нейронов составляет 70 мВ. Имеется регистрирующий прибор, шкала которого продолжается как раз до 70 мВ. В одних нейронах вызван ВПСП, в других — ТПСП. В каком случае прибор нельзя использовать для регистрации потенциала?

**Решение.** ВПСП представляет собой деполяризацию мембраны, а ТПСП, наоборот — гиперполяризацию. При гиперполяризации степень отрицательности МП возрастает (допустим до 80 мВ). Поэтому шкалы прибора в данном случае не хватит и величину ТПСП он зарегистрировать не сможет. ▷

**275.** Требуется создать препарат, который избирательно подавлял бы реакцию нейронов на некоторые афферентные сигналы. Этот препарат должен усиливать пресинаптическое или постсинаптическое торможение. Какое действие Вы предпочли бы?

**Решение.** Ответ ищем на макроуровне, так как в данном случае нас интересует конечный эффект, а не конкретные механизмы торможения. Нам необходимо сравнить работу двух систем — «пресинаптическое торможение» и «постсинаптическое торможение». Применим правило АСС. Нейрон имеет множество афферентных входов. Пресинаптическое торможение может выключить все эти входы или только некоторые из них. Постсинаптическое же торможение понижает возбудимость всего нейрона. Поэтому для избирательного действия предпочтительнее усиливать пресинаптическое торможение. ▷

### Задачи для самоконтроля

**276.** Какой процесс появился в эволюции раньше — возбуждение или торможение?

**277.** При пресинаптическом торможении в тормозном синапсе возникает деполяризация мембраны, а при постсинаптическом — гиперполяризация. Почему же эти противоположные реакции дают один и тот же тормозной эффект?

**278.** Можно ли вызвать судорожные сокращения мышц при помощи препарата, который не воздействует непосредственно ни на мышцы, ни на иннервирующие их мотонейроны?

**279.** При перфузии нескольких синаптических областей в спинном мозге в перфузате были обнаружены АХ, глицин, ГАМК. Можно ли утверждать, что все эти синапсы одинаковы в функциональном отношении (являются возбуждающими или тормозными)?

**280.** В Америке выражение «играть опоссума» означает притворяться, обманывать.

Дело в том, что природа наградила опоссума необычной защитной реакцией. Попав в беду, а то и в зубы хищнику, опоссум настолько убедительно прикидывается мертвым, что это часто спасает ему жизнь. Неподвижность добычи, ее неестественная поза во многих случаях отпугивает врага, вызывает ориентировочно-оборонительную реакцию. Это дает возможность опоссуму улучшить удобный момент и удрать.

Однако ученые долгое время сомневались, действительно ли опоссум такой великий обманщик, или просто от страха впадает в обморочное состояние. Как был найден ответ?

**281.** Латеральное (боковое) торможение в ЦНС можно упрощенно представить таким образом, что при возбуждении нейрона он притормаживает соседние с ним нейроны. Это свойство играет особенно

важную роль в сенсорных системах, где оно обеспечивает усиление контраста, например, четкое определение границ темного пятна на светлом фоне. Если лягушка снайперским ударом языка накрывает муху, ползущую по песку, то для этого мозг должен четко различать, где кончается муха и начинается песок. Попытайтесь объяснить, почему латеральное торможение способствует этому? Задача весьма трудная, поэтому в данном случае, если никаких идей не появится, можно сразу заглянуть в решение.

**282.** Стрихнин является антагонистом глицина. К чему приведет введение стрихнина в организм животного?

**283.** Реципрокная иннервация состоит в том, что при сгибании (разгибании) одних конечностей животного происходит торможение центров мышц-антагонистов других конечностей (у четвероногих). Чем можно доказать, что эти отношения не закреплены жестко, анатомически, а являются функциональными и, следовательно, могут перестраиваться?

### Решения задач для самоконтроля

---

**276.** Вопрос, конечно, очень простой и для ответа требуется только здравый смысл. Торможение приводит к подавлению или ослаблению процесса возбуждения. Поэтому оно могло появиться в процессе эволюции только после того как возникло возбуждение. Например, у примитивных организмов с диффузной нервной сетью торможения еще нет.

**277.** Применим правило АСФ. В чем сущность пресинаптического торможения? Тормозный синапс расположен на аксоне, который в свою очередь образует синапсы на каком-то мотонейроне. Когда в промежуточном тормозном синапсе возникает длительная деполяризация, это препятствует проведению возбуждения по аксону к мотонейрону. В результате в возбуждающих синапсах на мотонейроне выделяется слишком мало медиатора и мотонейрон не возбуждается.

А в чем сущность постсинаптического торможения? Тормозный синапс расположен непосредственно на мотонейроне. Выделяющийся тормозный медиатор вызывает гиперполяризацию постсинаптической мембраны. Это приводит к снижению возбудимости. Таким образом противоречия нет.

**278.** Построим систему «управление сокращением мышцы» и применим правило АСС. Мы имеем возможность лишний раз убедиться в том, как важно при построении системы не упустить из виду какой-либо элемент. Если бы мы забыли о клетках Реншоу, задачу решить бы не удалось. А так ответ очевиден — если препарат выключит клетки Реншоу, наступит перевозбуждение мотонейронов и, как следствие — судорожные сокращения мышц.



**279.** Все перечисленные вещества являются медиаторами. Глицин и ГАМК — тормозные медиаторы. АХ же в одних синапсах вызывает тормозный эффект, а в других — возбуждающий. Поэтому ответ на вопрос задачи отрицательный.

**280.** Правило АСФ. Какой показатель достаточно четко характеризует состояние мозга — сон, наркоз, обморок, нормальная работа? Это ПД мозга, записанные на ЭЭГ. Когда ученым удалось зарегистрировать ЭЭГ опоссума в различных экспериментальных условиях, то оказалось, что у «мертвого» опоссума мозг работает особенно интенсивно. Таким образом опоссум поистине великий актер. Но актерская профессия, как мы знаем, требует большого напряжения!

**281.** Если Вы заранее незнакомы с ответом, то решить задачу было очень трудно. Но в данном случае главное не обязательно найти ответ. Главное — работа мысли в ходе поиска. Контраст — это подчеркивание границы между темным и светлым, горячим и холодным, прямым и изогнутым и т. п. Значит, нужно искать разницу в работе нейронов, находящихся на границе восприятия в нашем случае темного и светлого. Итак, применим прямое правило АРР-ВС. С одной стороны система «нейроны», с другой — «воздействие светлого» и «воздействие темного». Теперь главное — показать все это на условной схеме (рис. 8.4). На оси абсцисс изображены нейроны, на оси ординат — величина ПД, возникающего при их возбуждении. Белые кружки — нейроны, на которые падает более сильный свет (от светлого предмета). Темные — нейроны, на которые падает более слабый свет (от темного предмета).

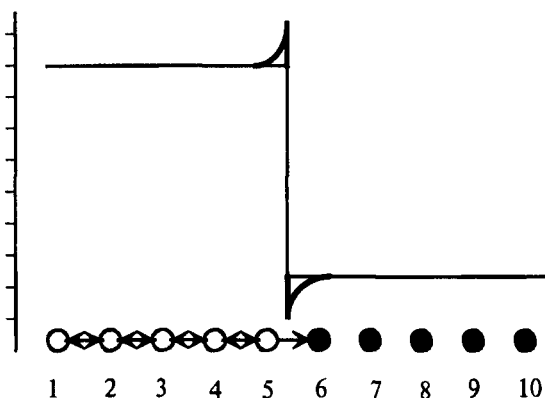


Рис. 8.4. Сущность латерального торможения

Из рисунка видно, что на границе темного и светлого активность нейронов значительно различается. Это понятно. Разница между величиной ПД «светлых» и «темных» нейронов и создает ощущение контраста в центрах, воспринимающих эти сигналы. Почему же латеральное торможение способствует усилению контраста? Вернемся к нашему правилу. Без латерального торможения в узле

пересечения находятся элементы «свет» и «возбуждение нейрона». Но при наличии латерального торможения в узле пересечения появляется новый элемент — «тормозящее влияние соседнего нейрона». Где же это влияние проявится особым образом? Посмотрим на рисунок. У нейронов 1–4 все соседи «светлые» и латеральное торможение скажется на всех одинаково. У нейронов 7–10 все соседи «темные». И здесь взаимодействие будет одинаковым. Стало быть нужно искать те нейроны, которые взаимодействуют по-разному. А это именно те, которые находятся на границе светлого и темного. Почему же латеральное торможение способствует усилению контраста? Ответ дают пограничные нейроны 5 и 6. Нейрон 5 возбужден сильно, так как воспринимает сильный свет. Но в отличие от других «светлых» нейронов латеральное торможение действует на него только с одной стороны — от нейрона 4. Нейрон 6 — «темный». Он возбужден слабо и поэтому практически не тормозит нейрон 5. В результате нейрон 5 возбуждается сильнее, чем его «светлые» соседи. Обратная картина у нейрона 6. Он не только слабо возбужден, но и подвергается в отличие от своих «темных» соседей латеральному торможению со стороны возбужденного «светлого» соседа 5. Поэтому возбуждение нейрона 6 еще меньше, чем у остальных «темных» нейронов. В конечном итоге, как видно из рисунка, разница между активностью нейронов, находящихся на границе контраста, становится больше, чем это было бы в отсутствие латерального торможения.

Таким образом мы лишний раз убедились в том, сколь хитроумны механизмы, которые создала природа для обеспечения оптимального функционирования биологических систем.

**282.** Правило АСФ. Глицин — тормозный медиатор клеток Реншоу. Введение стрихнина блокирует его действие и, следовательно, выключает клетки Реншоу. Это приводит к эффекту, указанному в задаче № 278.

**283.** Снова правило АСФ. Как обычно движется четвероногое животное, например, лошадь? Правая передняя нога — левая задняя — левая передняя — правая задняя и т. д. При этом возникают соответствующие реципрокные взаимоотношения между центрами мышц-антагонистов. Однако, известно, что лошади, участвующие в соревнованиях по выездке, могут ходить и по — другому, например, иноходью — обе правые ноги, затем обе левые и т. д. При этом характер реципрокных отношений изменяется.

## 8.3. Функции спинного мозга

### Тренировочные задачи

---

**284.** При вставании человека на него начинает действовать сила тяжести. Почему при этом ноги не подгибаются?

**Решение.** Правило АСФ. При начинающемся под действием силы тяжести сгибании ног в коленях растягиваются четырехглавые мышцы

бедер и заложенные в них мышечные веретена. Увеличивается импульсация от рецепторов веретен, возбуждаются альфамотонейроны четырехглавой мышцы, возникает рефлекс на растяжение, который сразу же прекращает начавшееся сгибание в коленях и восстанавливает исходную длину мышц-разгибателей. ▷

**285.** При растяжении мышцы рефлексы с рецепторов мышечных веретен способствуют ее возврату в исходное состояние. Как же в таком случае происходит сокращение мышцы, если при этом ее длина уменьшается?

**Решение.** Для решения этой задачи необходимо не просто использовать правило АСФ. Следует предварительно убедиться, что Вы четко представляете роль мышечных веретен в регуляции сокращений. При изучении курса физиологии на этот вопрос не всегда обращают должное внимание. Поэтому остановимся на нем более подробно. Построим систему «мышечное веретено» (рис. 8.5).

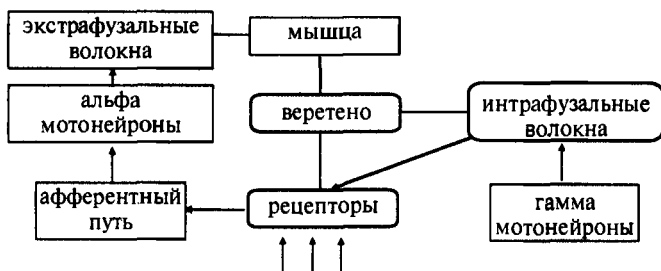


Рис. 8.5. Система «мышечное веретено»

Из приведенной на рисунке схемы видна главная особенность иннервации веретен — она двойная — и афферентная, и эфферентная. По афферентным волокнам поступает информация о степени растяжения мышечных волокон, поскольку при этом растягиваются и веретена. Эфферентная иннервация осуществляется гамма-мотонейронами. Они вызывают сокращение интрафузальных волокон веретена. При этом растягивается центральная часть веретен и возбуждаются чувствительные окончания. Возникает поток афферентных импульсов, аналогично тому как это происходит при растяжении покоящейся мышцы. Если теперь мышца начинает сокращаться под влиянием импульсов, приходящих уже из альфа-мотонейронов, поток сигналов от предварительно растянутых веретен уменьшается.

Отсюда следует, что должна существовать определенная зависимость между сокращением мышцы и степенью сокращения интрафузальных волокон мышечных веретен. Таким образом, гамма — мотонейроны задают веретенам уровень чувствительности, который в свою очередь влияет на характер сокращения. ▷

**286.** *У спинального животного вызывают сгибательный рефлекс при помощи болевого раздражения. Как установить, что при этом мотонейроны разгибателей данной конечности заторможены? При этом никакая аппаратура не используется.*

**Решение.** Если нельзя использовать аппаратуру, то непосредственно изучать состояние мотонейронов невозможно. Значит, нужно судить о состоянии нейронов косвенно, по состоянию иннервируемых ими мышц. Для этого достаточно прощупать их. Во время сгибательного рефлекса мышцы — разгибатели расслаблены. Следовательно, иннервирующие их мотонейроны заторможены. Такой прием использовали в начале 20-го века, когда еще не существовала электрофизиологическая аппаратура. ▷

**287.** *Протекание какого рефлекса легче изменить при помощи каких-либо воздействий — миотатического или сгибательного рефлекса, вызванного раздражением кожи?*

**Решение.** Одна и та же система — «раздражение» по-разному действует на системы «миотатический рефлекс» и «сгибательный рефлекс». Ситуация соответствует прямому правилу APP-BC. Вариант 1-2. Для выяснения различий предполагаемых результатов сравним узлы пересечения. В них могут войти любые элементы из рефлекторных дуг каждого из рефлексов, различающиеся между собой. Перечислим все эти различия: разные рецептивные поля (кожа, мышечные веретена), разные эффекторы (сгибатель, разгибатель), разный характер центральной части рефлекторной дуги (моносинаптическая, полисинаптическая) и т. д. Теперь не следует поочередно применять решение к каждому из различий. Подумаем о сути вопроса. С чем связана возможность изменить течение рефлекса, например, усилить или затормозить его? Прежде всего с центральной частью рефлекторной дуги, с наличием в ней определенной совокупности нейронов. При изменении состояния любого из этих нейронов под влиянием каких-либо воздействий изменяется в конечном счете и характер рефлекса.

Очевидно, что чем больше нейронов входит в состав рефлекторной дуги, чем больше в ней синапсов, тем больше вероятность того, что произведенное воздействие как-то изменит протекание рефлекса.

Сгибательный (оборонительный) рефлекс имеет полисинаптическую рефлекторную дугу, а миотатический рефлекс — моносинаптическую. Поэтому при прочих равных условиях легче повлиять на протекание первого рефлекса, чем второго. ▷

**288.** У грудных младенцев можно вызвать некоторые примитивные рефлексы, которые осуществляются спинным мозгом. У взрослого человека эти рефлексы отсутствуют. С чем это связано? При решении учтите следующее важное примечание.

**Примечание.** При заболеваниях ЦНС (например, менингите) некоторые из этих рефлексов могут появиться (в частности, рефлекс Бабинского), что используется в качестве диагностического признака.

**Решение.** В этой задаче особенно пригодятся навыки физиологического мышления. Если указанные рефлексы могут появиться у больного человека, значит, они не исчезают полностью, а переходят в скрытое, заторможенное состояние. Спинной мозг всегда находится под контролирующим влиянием головного, который может усиливать или подавлять спинномозговые рефлексы. Почему целый ряд таких простейших рефлексов не наблюдается у здоровых взрослых людей? У маленьких детей многие органы, в частности, высшие отделы головного мозга еще не полностью созрели. Поэтому они пока что не могут подчинить себе спинальные центры и подавить некоторые относительно примитивные рефлексы спинного мозга. С возрастом головной мозг полностью созревает и такое подавление происходит.

Теперь можно ответить на вопрос задачи. При патологии головного мозга его функции, в частности, тормозящее влияние на спинной мозг ослабевают и ранее подавленные рефлексы могут появиться, что говорит о нарушении нормальной работы головного мозга и является достаточно серьезным диагностическим симптомом. ▷

**289.** Очередная необычная задача. Попробуйте решить ее полностью самостоятельно.

В технике известно устройство, именуемое триггер. Главная особенность его заключается в том, что он имеет два устойчивых состояния, а все промежуточные состояния неустойчивы и из них триггер сразу же переходит в одно из устойчивых. Пример механического триггера приведен на рис. 8.6. В запаянной трубке находится шарик. Трубка может качаться на оси. При поднятии конца с шариком он скатывается вниз и трубка занимает положение 1. Если же конец трубки поднять выше среднего положения, то шарик покатится в противоположную

сторону и трубка (триггер) быстро перейдет в положение 2. Известны и биологические примеры триггера, например, нервное волокно. Оно может быть или невозбуждено, или возбуждено (закон «все или ничего» — ПД или есть, или отсутствует). Не бывает промежуточных состояний («слегка» возбуждено или «не очень» возбуждено). Объясните с позиций кибернетики работу биологического триггера на примере нервного волокна или другого возбудимого образования. Какие конкретные механизмы при этом используются?

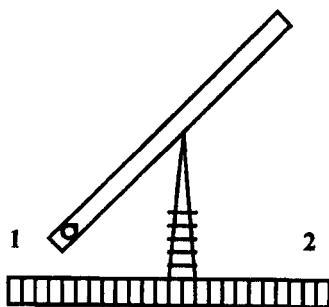


Рис. 8.6. Механический триггер

**290.** Спинной мозг обладает проводниковой и рефлекторной функциями. Сохраняются ли у животного какие-либо рефлексы, кроме спинномозговых, после перерезки спинного мозга под продолговатым? Дыхание поддерживается искусственным путем.

**Решение.** Правило АСС. Задача очень простая, она требует только дисциплины мышления. Нужно не торопиться с ответом, а вспомнить, что целый ряд рефлексов может осуществляться через ядра черепно-мозговых нервов. Эти ядра находятся в головном мозгу, и через них могут осуществляться рефлексы, рецептивные поля которых заложены, например, в оболочках глаза, в кортиевоом органе, в слизистых полости рта, а эффекторами могут быть мышцы века, слюнные железы, мышца, натягивающая барабанную перепонку и т. д. Все эти рефлексы осуществляются без участия спинного мозга. Для ответа достаточно построить соответствующую систему. ▷

### Задачи для самоконтроля

**291.** В результате несчастного случая у больного произошел разрыв спинного мозга и наступил паралич нижних конечностей. Какие еще функции оказались нарушенными?

**292.** У животного перерезан спинной мозг. При этом сохранилось только диафрагмальное дыхание. На каком уровне произведена перерезка?

**293.** Клетки Реншоу, находящиеся в спинном мозгу, работают по механизму отрицательной обратной связи и предохраняют мотонейроны от чрезмерного возбуждения. Этим обеспечивается защита мышц от слишком сильного сокращения, что может привести к травме. Тем не менее встречаются случаи, особенно у спортсменов, когда при очень быстром нарастании напряжения мышцы происходит разрыв сухожилия. В чем причина этого?

**294.** Синтезированы два препарата. Первый блокирует проведение возбуждения по волокнам А — альфа, второй — по волокнам В. Первый препарат вводят животному № 1, второй — животному № 2. Затем на конечности каждого животного воздействуют болевым раздражителем и холодом. Будет ли наблюдаться оборонительный рефлекс (отдергивание лапы) и сужение сосудов кожи у каждого из животных?

**295.** В знаменитом опыте И. М. Сеченова накладывание кристалла соли на поперечный разрез зрительных бугров приводило к резкому угнетению рефлекса Тюрка. В нейронах какого отдела ЦНС возникало обнаруженное в этом опыте явление центрального торможения?

**296.** Причина спинального шока заключается в нарушении взаимодействия между головным и спинным мозгом. При этом наблюдается гиперполяризация спинномозговых нейронов. Какого рода взаимодействие между головным и спинным мозгом нарушается при отделении спинного мозга от головного?

**297.** Каким образом нисходящие влияния из супраспинальных центров могут изменять двигательную активность, не воздействуя непосредственно на мотонейроны спинного мозга?

### Решения задач для самоконтроля

**291.** Правило АСС. Если наступил паралич только нижних конечностей, значит разрыв спинного мозга произошел выше поясничного и сакрального отделов. В сакральном отделе находятся центры, управляющие функциями мочеполовой системы. Следовательно, будут нарушены и они.

**292.** И здесь правило АСС. Мотонейроны диафрагмального нерва, управляющего движениями диафрагмы, находятся в 3–4 шейном сегментах спинного мозга.

Нейроны межреберных нервов находятся в грудном отделе. Значит, перерезка произведена ниже 4-го шейного сегмента, но выше 1-го грудного.

**293.** Прежде всего обратим внимание на подсказку — «при очень быстром». Теперь можно применить правило АСФ. В мышцах имеются два регуляторных механизма. Первый связан с работой мышечных веретен и позволяет реагировать на растяжение волокон мышцы. Второй обеспечивается органами

Гольджи. Они заложены в сухожилиях и, если сокращение протекает слишком быстро, вызывают торможение альфа — мотонейронов, что приводит к прекращению или замедлению сокращения. Здесь также работает отрицательная обратная связь, которая способствует осуществлению регуляции по производной.

Для ответа на вопрос задачи остается предположить одно из двух. Или по каким-то причинам ослаблена реакция с участием органов Гольджи, или сокращение протекало настолько быстро, что защитный механизм не успел сработать.

**294.** Правило АСФ. Сравним функции волокон. Волокна А — альфа проводят импульсы, в частности, к скелетным мышцам. Волокна В содержат преганглионарные симпатические волокна. Следовательно, у животного № 1 нельзя будет вызвать оборонительный рефлекс, а у животного № 2 не будет возникать рефлекторное сужение сосудов кожи при действии холода. И в том, и в другом случае заблокированы эфферентные пути соответствующих рефлекторных дуг.

**295.** Правило АСС. Начнем с рефлекса Тюрка. Он состоит в том, что лягушка отдергивает лапку при погружении ее в слабую кислоту. Это известный нам оборонительный рефлекс, центры которого заложены в спинном мозгу. Следовательно, при раздражении определенных структур среднего мозга (РФСМ) они оказывают нисходящее тормозное влияние на мотонейроны спинного мозга.

**296.** Правило АСФ. Любое воздействие на любую физиологическую систему может вызвать только один из двух эффектов — или усиление или ослабление ее деятельности. Начинать, как мы знаем, всегда нужно с макроуровня и только при необходимости переходить на микроуровень, где анализируем внутренние механизмы явления.

В данной задаче возможны два ответа. Если в мотонейронах спинного мозга наблюдается гиперполяризация мембран, то возбудимость этих нейронов снижена. В свою очередь этот эффект может быть обусловлен или усилением нисходящих тормозных влияний, или ослаблением нисходящих облегчающих (повышающих возбудимость) влияний. Поскольку при спинальном шоке связь с головным мозгом прервана, может иметь место только прекращение возбуждающего влияния супраспинальных центров на нейроны спинного мозга.

**297.** Правило АСС. Система «рефлекторная дуга двигательного спинномозгового рефлекса». Если влияние на мотонейроны исключено, остается возможность воздействия на вставочные нейроны или на афферентные входы. Временное угнетение последних нисходящими влияниями может видоизменить или даже подавить соответствующую двигательную активность.

## 8.4. Функции заднего и среднего мозга и мозжечка

### Тренировочные задачи

---

**298.** У животного произведены последовательно две полные перерезки спинного мозга под продолговатым. Как изменится величина АД после



*первой и второй перерезки? Разумеется, животное после перерезки находится на искусственном дыхании.*

**Решение.** Правило АСС. После первой перерезки АД снизится, так как будет прервана связь между главным сосудодвигательным центром в продолговатом мозге и местными центрами в боковых рогах спинного мозга. В результате произойдет резкое расширение сосудов и падение АД. Повторная перерезка не дает эффекта, так как связь уже прервана. ▷

**299.** *На двигательные рефлексы спинного мозга и черепномозговых нервов могут оказываться самые различные влияния. Все они так или иначе опосредуются через три нервных образования, входящих в состав ствола головного мозга. Назовите эти образования.*

**Решение.** Красное ядро (средний мозг), латеральное вестибулярное ядро Дейтерса (продолговатый мозг) и РФСМ. ▷

**300.** *При прочих равных условиях, какое кровоизлияние более опасно для жизни — в коре головного мозга или в продолговатый мозг?*

**Решение.** При достаточно сильном кровоизлиянии могут быть повреждены обширные группы нейронов. В коре головного мозга нет жизненно важных центров, а в продолговатом мозге есть (дыхательный центр, сосудодвигательный, центр глотания). Поэтому более опасно для жизни кровоизлияние в продолговатый мозг. Как правило, оно заканчивается летальным исходом, в то время как полушарный инсульт, если он не захватывает слишком большую область коры, может привести к одностороннему параличу, потере речи, но не к смерти. ▷

**301.** *В явлении децеребрационной ригидности принимают участие красное ядро, ядро Дейтерса, мозжечок, механизмы гамма-петли. Как доказать в эксперименте роль каждого из этих образований?*

**Решение.** Правило АСС. Построим систему, отражающую взаимодействие перечисленных образований (рис. 8.7). Такое представление значительно облегчает дальнейший анализ. Зная характер взаимодействия между элементами системы, нетрудно определить, какими должны быть экспериментальные воздействия и каков их результат.

Если произвести перерезку ниже красного ядра, то исчезнет его возбуждающее действие на тонус сгибателей и тормозящее действие на ядро Дейтерса. В результате возникает децеребрационная ригидность. Если теперь перерезать спинной мозг ниже ядра Дейтерса, то ригидность исчезнет. Если на фоне ригидности удалить мозжечок, то ригидность усиливается. И, наконец, при перерезке задних корешков ригидность

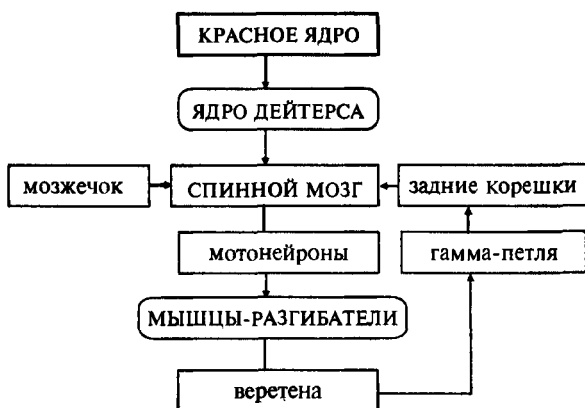


Рис. 8.7. Система «механизм децеребрационной ригидности»

исчезает. При этом перерезаются волокна гамма — петли, по которым идут импульсы от сократившихся мышечных веретен разгибателей, что как мы знаем, способствует дальнейшему укорочению мышцы. ▷

**302.** Вам известны нисходящие двигательные пути заднего и среднего мозга. Какие из этих путей возбуждаются, когда кошка «затаивается» перед броском на мышшь и при самом броске?

**Решение.** Правило АСФ. Прежде всего уточним, что значит «затаивается». Все видели кошку в такой момент — она прижимается к земле. При этом увеличивается тонус сгибателей. При броске, наоборот, резко возрастает тонус разгибателей. Теперь остается только вспомнить функции проводящих путей. Тонус сгибателей повышают руброспинальный и латеральный ретикулоспинальный пути. Соответственно они возбуждены при «затаивании». Тонус разгибателей повышают вестибулоспинальный и медиальный ретикулоспинальный пути, они работают при прыжке. Если все это Вы представляете достаточно хорошо, то соответствующую систему можно строить мысленно. ▷

**303.** У собаки произведена перерезка ствола мозга. Когда животное вышло из наркоза, на него направили яркий свет и нанесли болевое раздражение. При этом зрачки сузились, но реакции, сопровождающие ощущение боли, отсутствовали. На каком уровне произведена перерезка?

**Решение.** Правило АСФ. Построим систему «рефлекторная дуга зрачкового рефлекса». Ее центры находятся в передних буграх четверохолмия.

Построим такую же систему для рецепции боли. Центры болевой чувствительности расположены в таламусе. Следовательно, из условия задачи можно заключить, что перерезка произведена между четверохолмием и таламусом. ▷

**304.** *Мозжечок можно разделить на три филогенетически различные части — древний (вестибулярный), старый (спинальный) и новый (кортикальный). Эти названия показывают, с одной стороны, какая часть мозжечка появилась раньше в ходе эволюции, а с другой, — с какими структурами он связан. Исходя из этого, укажите, насколько серьезны нарушения, которые возникают при удалении мозжечка у рыб, птиц, обезьян.*

**Решение.** Правило САС. В чем разница между этими животными? На филогенетической лестнице ниже всех находятся рыбы. У них мозжечок в основном связан с осуществлением вестибулярных рефлексов. Поэтому при удалении мозжечка у рыбы нарушается равновесие, при плавании она легко переворачивается на бок или на спину. У птиц мозжечок имеет уже обширные связи со спинным мозгом. При удалении мозжечка у них нарушается не только поддержание равновесия, но и регуляция тонической деятельности скелетной мускулатуры, в которой важную роль играет спинной мозг. Нарушается полет. Наконец, у обезьян и других млекопитающих, у которых важную роль играют связи мозжечка с корой, дополнительно происходят изменения и произвольных движений. Они теряют точность, становятся неуклюжими, размашистыми (например, при ходьбе). ▷

**305.** *При мозжечковых нарушениях среди других симптомов развивается атония — нарушение поддержания нормального мышечного тонуса и астения — быстрая утомляемость. Однако при этом не нарушаются биохимические процессы в самих мышцах. В таком случае чем можно объяснить астению?*

**Решение.** Правило АСФ. В каких условиях возникает утомление мышц? (Вспомним, что ответ вначале нужно давать на макроуровне, не затрагивая химические и физические механизмы рассматриваемого явления). Или когда мышца испытывает недостаток энергии, или если энергия тратится непроизводительно. Теперь построим систему «нарушение функций мозжечка». Один из главных элементов — нарушение нормального мышечного тонуса и координации движений. Поэтому, чтобы осуществить даже простое движение, приходится выполнить целую серию вспомогательных сокращений мышц, прежде чем будет достигнут

нужный результат. Эти излишние движения, которые постоянно возникают, и приводят к астении. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**306.** От конькобежца при беге на повороте дорожки стадиона требуется особо четкая работа ног. Имеет ли в этой ситуации значение, в каком положении находится голова спортсмена?

**307.** Перед Вами два животных — бульбарное и мезэнцефальное. Можно ли различить их по внешнему виду?

**308.** Кошка размещена в вертикальном положении вниз головой. Как и почему изменится тонус мышц передних конечностей?

**309.** Укачивание («морская болезнь») возникает при раздражении вестибулярного аппарата. Мы знаем, что вестибулярные ядра влияют на перераспределение мышечного тонуса. Морская же болезнь имеет другие симптомы (тошнота, головокружение и т. п.). Чем же объясняется возникновение укачивания?

**310.** При нарушении функций черной субстанции возникает паркинсонизм — дрожание кистей и головы, акинезия, ригидность. Это связано с нарушением выделения дофамина, за счет которого осуществляется взаимодействие черной субстанции с полосатым телом. Нарушение этого взаимодействия и приводит к ряду двигательных расстройств. Предложите способ лечения этой болезни.

**Примечание.** Дофамин не проходит через гематоэнцефалический барьер.

**311.** На собаке ставят неповреждающий эксперимент в лаборатории. Доставку животных в лабораторию и из нее производят лифтом. Имеются два фотоснимка стоящей собаки, сделанных в момент начала движения лифта и в момент его остановки. Какая дополнительная информация о фотоснимках нужна для того чтобы определить, когда фотографировали собаку — до или после эксперимента?

**312.** Имеются ли дополнительные эфферентные пути (помимо тех, которые начинаются от лабиринтных рецепторов и рецепторов шейных мышц), участвующие в выпрямительных рефлексах?

**313.** Перед мордой кошки водят кусочком мяса вверх — вниз. Что будет при этом показывать ЭМГ мышц передних и задних конечностей?

**314.** У двух пар животных, в каждую из которых входили щенок и взрослая собака, в эксперименте производили удаление мозжечка.

В первой паре удаление осуществляли одномоментно, во второй паре постепенно путем многократных повторных операций в течение длительного времени. У какого из четверых животных двигательные расстройства после разрушения мозжечка будут выражены в наименьшей степени вплоть до полного их отсутствия? Почему?

**315.** Весь мозжечок работает по существу как аппарат торможения. Клетки Пуркинью тормозят ядра мозжечка и некоторые другие нейронные структуры. Звездчатые и корзинчатые клетки тормозят клетки Пуркинью. Каким образом в таком случае мозжечок управляет тонусом скелетной мускулатуры, который может и усиливаться, и ослабляться?

### Решения задач для самоконтроля

**306.** Правило АСФ. Импульсы от рецепторов шейных мышц играют важную роль в распределении тонуса мышц конечностей. Поэтому голова спортсмена должна занимать определенное положение при выполнении тех или иных движений. Так, если конькобежец при беге на повороте повернет голову в сторону, противоположную направлению движения, он может упасть. Подумайте, почему.

**307.** У мезецефального животного отсутствует децеребрационная ригидность. Кроме того, оно обнаруживает выпрямительные рефлексы.

**308.** Система «кошка» находится в двух состояниях. Нужно определить, что произойдет во втором состоянии по сравнению с первым. Следовательно, используем прямое правило АРР-ВС. Вариант 2-1. На систему «кошка» воздействуют факторы «горизонтальное положение» и «вертикальное положение головы вниз». Чем отличается вертикальное положение от горизонтального? Отличий много, например, перераспределение крови. Но это обстоятельство может повлиять на работу сердца, но никак не на выпрямительные рефлексы. В этом плане главное отличие — изменение положения головы по отношению к горизонту, что приводит к раздражению рецепторов лабиринтного аппарата. Возникает лабиринтный выпрямительный рефлекс и голова устанавливается горизонтально. В свою очередь это вызывает раздражение рецепторов шейных мышц, под влиянием чего повышается тонус разгибателей передних конечностей. Если теперь подвести опору под передние лапы и освободить животное, кошка быстро примет нормальное положение.

**309.** Правило АСС. Построим систему, отражающую связи вестибулярных ядер с другими нервными структурами. Оказывается, они связаны не только с мотонейронами, но и с нейронами вегетативной нервной системы, влияющими на дыхание, кровообращение, функции ЖКТ. При укачивании происходит возбуждение этих нейронов, что и вызывает симптомы морской болезни.

**310.** Очевидно, что лечение должно носить заместительный характер — введение недостающего вещества. Однако дофамин не проходит через гематоэнцефалический барьер. Возникает противоречие — дофамин должен быть

в полосатом теле, но не может туда попасть. Вводить его прямо в ликвор сложно и небезопасно.

Решение носит изобретательский характер. Больному вводят не сам дофамин, а его предшественник — ДОФА, который проходит через барьер. А затем уже в мозгу происходит синтез дофамина из ДОФА.

**311.** Хотя задача носит несколько детективный характер, сущность ее вполне физиологическая. Как нужно рассуждать? Если снимки сделаны до эксперимента, значит, собаку поднимали в лифте. Если после эксперимента, то опускали. В любом случае в моменты начала и прекращения движения возникали так называемые лифтные рефлексy — увеличение тонуса разгибателей при линейном ускорении книзу и увеличение тонуса сгибателей при линейном ускорении вверх. Эти изменения скажутся на позе стоящей собаки и будут видны на фотоснимках. Для того чтобы ответить на вопрос задачи, потребуется уточнить, какой из двух снимков сделан в начале движения, а какой в момент остановки. Например, если снимок сделан в начале движения и на нем видно, что конечности собаки выпрямлены (разгибание), значит, лифт двигался вниз, если же на этом снимке лапы согнуты, то лифт двигался вверх. Тогда на втором снимке, сделанном в момент остановки лифта, при движении вниз — сгибание конечностей, при движении вверх — разгибание.

**312.** Имеются. Это информация, поступающая от органа зрения и от кожных рецепторов, например, когда животное лежит на боку.

**313.** Правило АСФ. Когда мясо сверху, кошка смотрит вверх, мясо внизу — смотрит вниз. В каждом случае происходит возбуждение рецепторов вестибулярного аппарата и шейных мышц. При этом в первом случае повышается тонус разгибателей передних конечностей и сгибателей задних, при опускании же головы — наоборот. Происходящие изменения можно зарегистрировать на ЭМГ, для чего нужно ввести игольчатые электроды в соответствующие мышцы.

**314.** Применяем прямое правило АРР-ВС. Различия между животными — это возраст и продолжительность времени, в течение которого производилось разрушение мозжечка. Известно, что перестройка в организме легче происходит в молодом возрасте. А в соответствии с принципом адаптивности приспособление к какому-либо воздействию происходит эффективней и быстрее, если такое воздействие не сразу достигает максимальной величины, а постепенно. Таким образом, наилучшую компенсацию следует ожидать у щенка с постепенным разрушением мозжечка.

**315.** Правило АСФ. Если деятельность каких-либо центров «притормаживается» под влиянием других нервных образований, то регуляторным влиянием будет изменение степени этого торможения. Так, например, при поступлении в мозжечок афферентных импульсов от определенной группы мышц, возбуждаются звездчатые и корзинчатые клетки. Они тормозят клетки Пуркинье, а это приводит к уменьшению тормозящего влияния клеток Пуркинье на вестибулярные ядра. В результате усиливается возбуждающее влияние этих ядер, например, на тонус разгибателей.

## 8.5. Ретикулярная формация и промежуточный мозг

### Тренировочные задачи

**316.** В 1935 г. нейрофизиолог Ф. Бремер изучал функции различных отделов мозга, проводя его перерезку на разных уровнях. У одной собаки перерезку делали между продолговатым и спинным мозгом (при искусственном дыхании), у второй собаки перерезали четверохолмие между передними и задними холмами. После операции первая собака реагировала на свет и на запахи, вторая же не вступала в контакт с внешним миром, глаза у нее были закрыты. Объясните полученные результаты в свете современных представлений.

**Решение.** Связи коры головного мозга с обонятельной и зрительной сенсорными системами не нарушаются при обеих перерезках. Значит, причина не в этих связях. Теперь применим правило АРР-ВС. Проанализируем различия между узлами пересечения систем при указанных двух перерезках и выберем из них главное. Оно состоит в том, что при перерезке между спинным и продолговатым мозгом сохраняется связь между РФСМ и корой, а перерезка на уровне четверохолмия отделяет от коры почти всю РФСМ. Отсюда можно заключить, что для поддержания активного состояния коры мозга в нее должна поступать активизирующая импульсация от РФСМ. ▷

**317.** По результатам опыта, описанного в предыдущей задаче, Ф. Бремер предположил, что при высокой перерезке прерывается поступление интенсивной афферентной импульсации от области, иннервируемой тройничным нервом. Ф. Бремер полагал, что именно эта импульсация необходима для поддержания активного состояния коры. Как доказать, что справедливо не это предположение, а то, что сказано в решении предыдущей задачи?

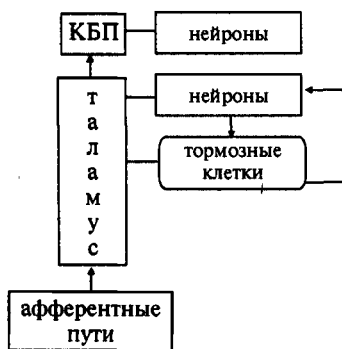
**Решение.** Очевидно, Вы сразу же придете к правильному выводу, построив нужную систему по правилу АСС. А затем сделаем такую перерезку, чтобы прервать только восходящие связи РФСМ, не нарушая основные афферентные пути. Оказывается, и в этом случае кора головного мозга перестает активно функционировать. Это подтверждает ведущую роль именно восходящих влияний РФСМ. ▷

**318.** Измеряют время сухожильного рефлекса и время первичного ответа нейронов коры при раздражении проекционных ядер таламуса. Можно ли ожидать существенных различий в получаемых величинах?

**Решение.** Правило АСФ. Время рефлекса складывается из отрезков, в течение которых возбуждение проходит по различным участкам рефлекторной дуги. Это время зависит, главным образом, от части системы, работающей наиболее медленно, а именно — синапсов. Дуга сухожильного рефлекса моносинаптическая. Связь нейронов проекционных ядер таламуса с нейронами коры тоже моносинаптическая. Следовательно, в обоих случаях получаемые величины будут очень близкими. ▷

**319.** Известен механизм возвратного торможения в спинном мозге с участием клеток Реншоу. Аналогичный механизм обнаружен в нейронах проекционных ядер таламуса. Опишите принцип работы этого механизма.

**Решение.** Это задача на полную аналогию. Поэтому решить ее можно простой подстановкой элементов одной системы в другую, следовательно, нужно применить правило АСС. На рис. 8.8 приведены элементы рассматриваемой системы. Таким образом, и в таламусе возвратное торможение происходит



**Рис. 8.8.** Система «возвратное торможение в таламусе»

при помощи специальных тормозных клеток, которые возбуждаются коллатеральными от аксона, идущего к нейронам коры. Однако физиологический смысл его по сравнению с тем, что происходит в спинном мозге, несколько иной. Клетки Реншоу предохраняют мотонейроны от перевозбуждения. А в таламусе возвратное торможение ограничивает количество информации, поступающей в КБП. Если кора — директор, то таламус — прилежный секретарь. ▷

**320.** У некоторых нейронов обнаружены очень большие величины коэффициента  $Q_{-10}$ . В каком отделе мозга находятся эти нейроны? Обоснуйте Ваш ответ.

**Решение.** Здесь требуется просто здравый физиологический смысл. Если коэффициент  $Q_{-10}$  нейрона очень высок, значит активность этого нейрона резко возрастает при повышении температуры. В каком случае целесообразна такая реакция? Очевидно, если этот нейрон как-то связан с терморегуляторной функцией организма. Высшие центры терморегуляции находятся в гипоталамусе. Именно в нем и встречаются нейроны с очень высоким значением  $Q_{-10}$ . ▷



**321.** В эксперименте на собаке в область вентро-медиального ядра гипоталамуса ввели иглу и нагрели ее до  $50^{\circ}\text{C}$ . Затем иглу удалили, а животное содержали в обычных условиях. Как изменился внешний вид собаки через некоторое время?

**Решение.** Правило АРР-ВС. Вариант 1-1. При нагревании до  $50^{\circ}\text{C}$  белковые молекулы денатурируют. Значит, вентромедиальное ядро было разрушено. В этом ядре находится центр насыщения. После его разрушения собака будет испытывать повышенное чувство голода. Разовьется гиперфагия (усиленное питание, «обжорство»). В результате возникнет ожирение. Собака заметно потолстеет. ▷

### Задачи для самоконтроля

**322.** При помощи погружных электродов у собаки можно раздражать РФСМ. Во время сна у этой собаки записывают ЭЭГ. При этом электрическую активность регистрируют в различных областях коры. В ходе регистрации ЭЭГ производят раздражение РФСМ. Что будет обнаружено на ЭЭГ?

**323.** Применяют лечебный препарат, который снижает повышенную возбудимость коры головного мозга. Установлено, что этот препарат не оказывает непосредственного влияния на корковые нейроны. Предположите возможный механизм действия этого препарата.

**324.** Соединения барбитуровой кислоты даже в небольших концентрациях полностью подавляют активность ретикулярных нейронов. Спинальные же нейроны и нейроны КБП при этом продолжают функционировать. Как установить момент выключения нейронов РФСМ при действии барбитуратов, используя метод вызванных потенциалов?

**325.** Неспецифические ядра таламуса вызывают деполяризацию дендритов. Этот эффект обладает большой способностью к суммации, однако сам по себе с трудом вызывает возбуждение клетки. Если же на этом фоне в корковые нейроны приходят импульсы от специфических ядер, то возбуждение возникает. Исходя из этого, как можно объяснить роль неспецифических ядер таламуса в деятельности КБП мозга?

**326.** При выключении КБП человек теряет сознание. Возможен ли такой эффект при абсолютно неповрежденной коре и нормальном ее кровоснабжении? Что должно произойти для этого?

**327.** У больного опухоль в головном мозге. Какой клинический симптом позволяет предположить, что опухоль скорее всего локализована в таламусе? Размеры опухоли еще весьма малы.

**328.** Помимо основной функции нерва, как проводника импульсов возбуждения, существенную роль играют процессы аксонного транспорта. В каких отделах головного мозга аксонный транспорт занимает особое место, участвуя в сложных регуляторных процессах?

**329.** У больного обнаружены нарушения деятельности ССС, у другого больного — нарушения деятельности ЖКТ. Консилиум врачей направил этих больных на лечение не в терапевтическую клинику, а в неврологическую. Чем продиктовано такое решение?

**330.** У голодной собаки возникает поведенческая реакция поиска пищи. На этом фоне ставят два разных опыта. В одном из них собаке переливают кровь, взятую у другой собаки через некоторое время после еды. Второй опыт ставят точно так же, но перед кормлением второй собаки ей вводят некоторый препарат. В первом опыте голодная собака после переливания крови перестает искать пищу. Во втором опыте после переливания крови поиск пищи продолжается. В чем состояло действие препарата, введенного второй собаке? Возможны два ответа.

**331.** При недостатке воды в организме кровь с повышенным осмотическим давлением раздражает центр жажды в гипоталамусе, и животное начинает искать воду. Однако уже после нескольких глотков возбуждение нейронов, входящих в центр жажды, начинает снижаться, хотя вода еще не всосалась в кровь. Какой тип регулирования осуществляется в данном случае?

## Решения задач для самоконтроля

---

**322.** Правило АСФ. Чем различаются ЭЭГ, записанные во время сна и при бодрствовании? Для состояния сна характерно преобладание альфа-ритма. При переходе в активное состояние происходит десинхронизация и преобладает бета-ритм. При раздражении РФ животное просыпается. На ЭЭГ сразу же обнаружится реакция десинхронизации, причем в различных областях коры, так как восходящие влияния РФ являются генерализованными.

**323.** Правило АСС. Соответствующую систему достаточно построить мысленно. Если препарат не влияет непосредственно на корковые нейроны, значит, он воздействует на какие-то другие образования, которые в свою очередь могут влиять на КБП. Очевидно, препарат угнетает нейроны РФ, что приводит к уменьшению их активирующего влияния на кору.

**324.** Правило АСФ. При раздражении какого-либо рецептивного поля афферентные импульсы через таламус поступают в соответствующую проекционную зону коры и вызывают первичный ответ (вызванный потенциал) с коротким латентным периодом. Одновременно это возбуждение по коллатералям направляется в РФ и уже от ее нейронов поступает в кору, вызывая

вторичный ответ с более длинным латентным периодом. Следовательно, при отключении ретикулярных нейронов вторичный ответ будет исчезать, а первичный сохранится.

**325.** Правило АСФ. Неспецифические ядра таламуса оказывают на корковые нейроны облегчающее действие за счет суммации вызываемой ими дендритной деполяризации и ВПСП в синапсах, образуемых в нейронах коры аксонами от проекционных ядер таламуса. Это действие сходно с действием восходящей системы РФСМ.

**326.** Эта задача после усвоения Вами ряда предыдущих может решаться просто по аналогии. Нормальное функционирование КБП зависит не только от ее собственного состояния, но и от состояния других структур, обеспечивающих поддержание необходимого тонуса коры. В первую очередь это относится к РФСМ и неспецифическим ядрам таламуса. Разрушение последних приводит к немедленной потере сознания.

**327.** Правило АСС. Известно, что болевая чувствительность тесно связана с таламусом. Поэтому, если пациент испытывает сильную боль, это говорит о возможной локализации опухоли в таламусе. Не исключено и то, что опухоль находится в другом отделе мозга и давит на какие-то чувствительные структуры, что также вызывает сильную боль. Но поскольку в условии задачи говорится, что опухоль пока что имеет еще малые размеры, то более вероятно первое предположение.

**328.** Имеется только один такой отдел — гипоталамус. В некоторых его ядрах синтезируются секреты, которые транспортируются по аксонам и затем поступают через кровь в гипофиз.

**329.** Правило АСС. Любая система регулирования содержит объект управления и управляющие элементы. Применительно к системам организма — это те или иные органы и нервные центры, регулирующие деятельность этих органов. Если заболевание связано с нарушениями в сердце, желудке, кишечнике и т. д., то лечение входит в функции терапевта. Но, если причина в нарушении работы центральных механизмов, например, гипоталамуса, то это уже сфера деятельности невропатолога.

**330.** Правило АСФ. В первом опыте собака искала пищу, потому что «голодная» кровь действует на центр голода в латеральном гипоталамусе. При переливании «сытой» крови произошло возбуждение центра насыщения в вентро-медиальном гипоталамусе и соответственно торможение центра голода. Во втором опыте введение препарата как-то повлияло на описанный выше эффект.

Для ответа о возможном механизме действия препарата применим обратное правило АРР-ВС. В узле пересечения элементы «сытая» кровь и «центр насыщения». Препарат мог повлиять на какой-то из этих элементов. Или он угнетает нейроны центра насыщения и они перестают возбуждаться при действии «сытой» крови и не тормозят центр голода, или же препарат блокирует процесс всасывания продуктов переваривания. Они не могут поступить в кровь, которая продолжает поэтому оставаться «голодной».

Эта в общем-то простая задача тем не менее должна показать Вам, умеете ли Вы анализировать механизмы физиологических явлений, или здесь еще имеются трудности.

**331.** Когда животное только начинает пить воду, раздражение рецепторов полости рта, пищевода и желудка является сигналом того, что хотя осмотическое давление крови еще не снизилось, но это скоро произойдет, потому что вода поступит в кишечник и всосется в кровь. Если система реагирует на сигнал не об уже произошедшем отклонении, а на то, что еще должно произойти, то это пример регуляции по возмущению.

## 8.6. Базальные ганглии и кора больших полушарий

### Тренировочные задачи

**332.** *Базальные ганглии, ядра среднего мозга, вестибулярные ядра заднего мозга входят в экстрапирамидную систему, участвующую в координации двигательной активности. Какой общий принцип взаимодействия выше- и нижележащих звеньев этой системы выявляется при их повреждении или разрушении?*

**Решение.** Правило АСФ. Чем ниже находится повреждаемое звено экстрапирамидной системы, тем грубее возникающие нарушения. Так, при разрушении красного ядра — децеребрационная ригидность, при повреждении или патологии базальных ганглиев — усиление или ослабление вспомогательных движений. Вышележащие ядра притормаживают чрезмерную, более грубую деятельность нижележащих. Поэтому включение в регуляцию двигательной активности более высоких отделов экстрапирамидной системы делает эту активность все более тонкой и координированной. ▷

**333.** *При пересадке сердца больному донорское сердце берут у погибшего человека, например, в автомобильной катастрофе. Однако из этических соображений необходимо убедиться, что пострадавшего невозможно вернуть к жизни. Одним из основных критериев этого является смерть мозга. Ее можно констатировать, в частности, по исчезновению электрической активности на ЭЭГ. В таком случае имеет ли место смерть скелетной мышцы, если при подключении к ней электромиографа выясняется, что электрическая активность в мышце отсутствует?*

**Решение.** Правило САС. Необходимо проанализировать различия электрической активности коры мозга и скелетной мышцы. В нейронах

КБП даже при полном покое человека существует постоянная (фоновая) активность. Если эта активность отсутствует, значит, клетки коры погибли. В скелетной мышце электрическая активность возникает только при сокращении. Поэтому отсутствие ПД в покоящейся мышце — нормальное явление. Если же они не возникают при раздражении, то тогда можно говорить о гибели мышцы. ▷

**334.** *Можно ли, зная каковы размеры проекционных зон различных участков тела в соматосенсорной области коры, судить о количестве тактильных рецепторов в этих участках?*

**Решение.** Правило АСС. Построим систему «проекционная зона коры».

Она называется так, потому что в нее проецируются (поступают) афферентные импульсы от рецепторов соответствующих участков тела. Чем больше размер проекционной зоны, тем большая информация в нее поступает. В данном случае источниками информации являются кожные рецепторы. Поэтому в участках тела, которым соответствуют большие проекционные зоны (губы, язык, подушечки пальцев), тактильных рецепторов гораздо больше, чем, например, в коже спины. ▷

**335.** *Человек упал и ушиб голову. При этом у него «посыпались искры из глаз». На какую часть головы пришелся удар?*

**Решение.** Правило АСС. Построим систему «зрительное ощущение». В нее входят фоторецепторы сетчатки, зрительный нерв, четверохолмие и, наконец, затылочная доля коры, где формируется зрительное ощущение. Механическое воздействие на глазное яблоко (удар) может вызвать ощущение вспышки света. Система срабатывает, но раздражитель неадекватный и поэтому ощущение грубое. То же самое происходит, если сильно удариться затылком. Механическое раздражение нейронов затылочной доли коры вызывает опять-таки грубое, неадекватное ощущение «искры из глаз». ▷

### Задачи для самоконтроля

**336.** У животного изучали электрическую активность корковых нейронов. В одном опыте стереотаксическим методом через отверстие в черепе вводили электрод в определенный участок коры. В другом опыте обнажали участок коры и вводили микроэлектроды в отдельные нейроны. В первом опыте исследование шло успешно, во втором возникли методические затруднения. В чём их причина?

**337.** При регистрации ЭЭГ у человека в одном случае альфа-ритм отсутствовал, в другом он был четко выражен. Как различалась частота пульса в этих двух состояниях?

**338.** В коре существуют полимодальные нейроны. Они могут отвечать на раздражения разных модальностей, например, зрительное, слуховое, тактильное. Такие нейроны в основном находятся в ассоциативной зоне и осуществляют интегративную функцию. Как установить в эксперименте полимодальность нейрона или группы нейронов?

### Решения задач для самоконтроля

---

**336.** Задача может вызвать большие трудности, но у нас есть правила. В данном случае ситуация типичная для использования правила APP-BC. В узле пересечения элементы «электрод» и «нейроны коры». В чем же состоит отличие между этими узлами в каждом из двух опытов? В первом опыте работали на закрытом мозге, а во втором на открытом. Остается найти элемент в системе «открытая поверхность мозга», который затрудняет исследование.

Методика опыта проста. Микроэлектрод вводят в клетку и регистрируют изучаемые показатели. Что же может помешать этому при открытой поверхности мозга? Дело в том, что обнаженная поверхность мозга пульсирует в связи с изменениями внутричерепного давления. Из-за этого трудно удерживать микроэлектрод в клетке. В закрытом же мозге перемещений его поверхности не происходит.

**337.** Задача очень простая. Но она еще раз позволяет проверить, умеете ли Вы, зная сущность рассматриваемых явлений, сразу находить связь между ними. Дельта-ритм характерен для глубокого сна. В таком состоянии частота пульса снижена. В подобных задачах нельзя задавать себе вопросы типа «как влияет дельта-ритм на частоту пульса?» Этот вопрос некорректен, потому что связь здесь не прямая, а опосредованная. Сначала нужно выяснить, для какого состояния характерно наличие дельта-ритма (или любого другого показателя, упоминаемого в задаче, аналогичной этой), а потом уже искать связь между данным состоянием и рассматриваемым показателем.

**338.** Правило АСС. Система простейшая: рецептор — нейрон. Требуется установить связь между раздражением определенных рецепторов и ответными реакциями, возникающими в соответствующих нейронах. Для этого нужно уточнить, какой элемент в системе «нейрон» характеризует его ответную реакцию. Как мы знаем, это — вызванные потенциалы. Таким образом, если вызванные потенциалы появляются при действии раздражителей разных модальностей, то из этого заключают, что нейрон полимодальный.

## 8.7. Вегетативная нервная система

### Тренировочные задачи

---

**339.** Если бы продолжительность следовой гиперполяризации в вегетативных нейронах уменьшилась, то трансформация ритма нервных импульсов в этих нейронах была бы теперь выражена сильнее или слабее?

**Решение.** Правило АСФ. Система «трансформация ритма в нейронах ВНС». Гиперполяризация снижает возбудимость клетки. Поэтому чем она продолжительней, тем меньшую частоту импульсов может воспроизводить нейрон. В вегетативных нейронах следовая гиперполяризация резко выражена и поэтому они могут генерировать импульсы лишь низкой частоты (10–15 в секунду). По преганглионарным волокнам приходят более частые импульсы и в ганглии происходит трансформация ритма возбуждений — уменьшение частоты. Если же длительность следовой гиперполяризации уменьшится, то нейроны смогут генерировать более частые импульсы и трансформация ритма, т. е., степень его изменения по сравнению с исходной величиной будет выражена в меньшей степени. ▷

**340.** При возбуждении СНС, которое происходит в какой-либо экстремальной ситуации, возникает состояние, аналогичное тому, которое требует известная флотская команда. Какая это команда?

**Решение.** Задача, конечно, не совсем академическая, но она помогает образно представить роль СНС в организме. Она заключается в общей мобилизации ресурсов в любой напряженной ситуации. Иначе говоря, — это состояние «боевой готовности», но еще не конкретизированное для выполнения каких-либо определенных действий. К такому состоянию призывает известная флотская команда «свистать всех наверх». ▷

**341.** Раздражают два симпатических волокна. Точка раздражения в каждом из них находится на равном расстоянии как от соответствующих сегментов спинного мозга, так и от иннервируемого объекта. Скорость проведения возбуждения в каждом волокне одинакова. Тем не менее в первом волокне возбуждение достигает эффекторного органа быстрее, чем во втором. В чем причина этого?

**Решение.** Применим обратное правило АРР-ВС и сравним узлы пересечения. Без дополнительного анализа они выглядят одинаково — симпатические волокна, проводящие возбуждение с одинаковой скоростью. Но, если в конечном счете скорость оказывается разной, значит, в одном из узлов пересечения имеется дополнительный элемент, замедляющий проведение возбуждения. Таким элементом является вегетативный ганглий. Следовательно, первое волокно постганглионарное, а второе — преганглионарное. Поскольку по условию точка раздражения в обоих случаях одинаково удалена от спинного мозга, значит, ганглий, в котором прерывается первое волокно, находится ближе

к спинному мозгу, чем ганглий второго волокна. В таком случае первое волокно прерывается в паравертебральном ганглии, а второе — в превертебральном. ▷

**342.** После перерезки вегетативных нервов и их последующего перерождения повышается чувствительность денервированного органа к медиаторам, которые выделялись в окончаниях этих нервов. Объясните физиологический смысл этого явления.

**Решение.** В описанном явлении отражается одна из общефизиологических закономерностей — компенсация утраченной функции путем усиления какой-либо другой, отчасти ее замещающей. При исключении нервных влияний на орган повышается его чувствительность к медиатору, посредством которого передавалось влияние данного нерва. ▷

**343.** Предложите метод определения белого и красного дермографизма у людей с темной кожей, на которой визуально трудно определить, произошло побледнение или покраснение штриха, наносимого на кожу тупым предметом, например, ручкой неврологического молоточка.

**Решение.** Задача изобретательского характера. Точного решения ее нет. Можно предложить только идею решения. Для этого воспользуемся прямым правилом АРР-ВС. Вариант 1-2. При красном дермографизме сосуды расширяются в них протекает больше крови. При белом дермографизме сосуды суживаются и крови протекает меньше. Следовательно, основное различие узлов пересечения — это разное количество крови в наблюдаемом участке. Какое свойство крови можно использовать для решения задачи? Кровь хорошо электропроводна, поэтому в участке кожи, содержащем больше крови, электрическое сопротивление снижается и наоборот. На этом можно попытаться разработать соответствующий метод. Может быть, Вам удастся придумать другое решение, которое также будет носить изобретательский характер. ▷

**344.** В 1921 году известный физиолог Отто Леви в опытах на сердце лягушки доказал, что при раздражении блуждающего или симпатического нерва выделяются какие-то вещества, которые вызывают соответственно ослабление или усиление работы сердца. Теперь мы знаем, что это АХ и НА. Но во времена Леви соответствующий биохимический анализ еще нельзя было выполнить. Как же был установлен факт выделения этих веществ? Чем можно объяснить, что опыты не всегда удавались?

**Решение.** Если Вам неизвестно заранее, какой опыт поставил Леви, то можно потратить много времени, пытаясь угадать ответ. А между



тем достаточно задать всего один вопрос, но, как говорится, «в лоб». Как можно установить в жидкости или другой среде наличие БАВ? Возможны два пути — химический и биологический. В первом случае производят анализ, позволяющий обнаружить данное вещество. Во втором действуют исследуемой средой на биологический объект, способный реагировать на искомое вещество. Из условия задачи следует, что первый путь использоваться не мог. Для второго пути подходящим объектом разумеется, должно было служить сердце. Но только сердце другой лягушки, на котором раздражение нервов не производилось. ▷

Как же извлечь из первого сердца то, что в нем появилось после раздражения? Здесь может помочь простая аналогия. Как собрать то, что находится у Вас на коже? Очень просто — помыть ее и собрать «грязную» воду. То же сделал и Леви только с сердцем. Он промывал сердце раствором Рингера и после раздражения нервов собирал вытекающий из сердца «загрязненный» перфузат. Затем он вносил этот перфузат в другое сердце. В результате работа второго сердца изменялась так же, как и у первого. Трудность же состояла в том, что медиаторы, например, АХ быстро разрушаются и поэтому не всегда удавалось получить идентичные результаты. Но в конечном счете за эти исследования Леви был удостоен Нобелевской премии.

*345. Имеются два эфферентных пути. Один из них входит в рефлекторную дугу соматического рефлекса, другой — в дугу вегетативного. Отличить одно от другого очень просто, если мы можем увидеть реакцию эффекторного органа. Но предстали себе, что сами эти эфферентные пути доступны для исследования на всем протяжении, а вот эффекторные органы увидеть нельзя. Как быть в таком случае?*

**Решение.** Очень интересно, вызвала ли у Вас эта задача хотя бы кратковременное затруднение? Ведь, если вопрос поставить иначе: «В чем состоит основное отличие рефлекторной дуги вегетативного рефлекса от соматического?», то здесь трудностей не возникнет. Все помнят, что в эфферентной части вегетативного рефлекса имеется ганглий и, следовательно, дополнительный синаптический разрыв между преганглионарными и постганглионарными нейронами. Отсюда и весьма простое доказательство — в эфферентной части вегетативного рефлекса возбуждение дойдет от начала до конца пути медленней, чем в случае соматического рефлекса из-за синаптической задержки в ганглии.

Если все-таки какие-то затруднения у Вас возникли, значит, привычка запоминать пока еще преобладает над умением доказывать. Тогда тем более важно для Вас хорошо поработать с данным посо-

бием. В данном случае, конечно, нужно было сразу же использовать правило САС. ▷

**346.** *В чем состоит особенность вегетативной иннервации пищевода, желудка и кишечника по сравнению с другими органами?*

**Решение.** Вопрос поставлен не совсем корректно, поскольку не конкретизировано, что именно имеется в виду. В дальнейшем Вы узнаете, что подобного рода ситуация представляет собой задачу с недостаточной информацией. Но в данном случае догадаться все же можно, если подумать о всех вариантах вегетативной иннервации. В стенках перечисленных органов заложены нервные сплетения, которые образуют так называемую метасимпатическую систему. Она обладает высокой степенью автономии и обеспечивает дополнительную регуляцию деятельности пищеварительного тракта. ▷

**347.** *Загляните еще раз в задачу 340 и подумайте, каким образом обеспечивается большее распространение симпатических влияний на эффекторные органы по сравнению с парасимпатическими?*

**Решение.** Чтобы долго не мучиться, сразу применим правило АСС, поскольку речь идет именно о структуре систем. Значит, нужно искать различия между этими структурами. В первом приближении они одинаковы: преганглионарные нейроны — преганглионарные волокна — ганглий-постганглионарные нейроны — постганглионарные волокна. Теперь посмотрим глубже. Во-первых, ганглии ПНС в отличие от СНС находятся не на расстоянии от иннервируемого органа, а в нем самом. Отсюда меньше возможностей «разбежаться в разные стороны». Во — вторых, и это главное, в симпатических ганглиях значительно больше выражено явление мультипликации — каждое пресинаптическое волокно иннервирует до 30 постганглионарных нейронов, а парасимпатической — только 3–4. Поэтому после прохождения симпатического ганглия возбуждение приобретает более генерализованный характер по сравнению с парасимпатическим. ▷

**348.** *После введения атропина происходит учащение сердечных сокращений в результате блокады М-холинорецепторов. У детей это явление выражено значительно слабее, чем у взрослых. Однако, чем старше ребенок, тем в большей степени увеличивается ЧСС под влиянием атропина. Почему?*

**Решение.** Имеется одно влияние (атропин) на две системы (дети разного возраста). Ясно, что необходимо правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Сравним узлы пересечения. В каждом из них с одной стороны атропин,

с другой М-холинорецепторы, которые обеспечивают реакцию сердца на действие АХ, выделяющегося в окончаниях блуждающего нерва. Если холинорецепторы блокированы, то выключается тоническое тормозящее влияние блуждающего нерва на сердце и ЧСС возрастает. Теперь понятно, что элемент узла пересечения, от которого зависит разная реакция детей разного возраста — это состояние М-холинорецепторов и, следовательно, интенсивность влияния блуждающего нерва на работу сердца. Чем моложе ребенок, тем это влияние выражено слабее (поэтому у маленьких детей очень частый пульс). С возрастом оно постепенно усиливается. В этом и состоит ответ на вопрос задачи. ▷

### Задачи для самоконтроля

**349.** Фармакологическим путем временно выключены влияния вегетативных нервов на тонические сокращения гладких мышц сосудов. Будут ли в этих условиях отмечаться колебания периферического сосудистого сопротивления?

**350.** В один и тот же сегмент спинного мозга поступают болевые афферентные волокна как от рецепторов кожи, так и от интерорецепторов ряда внутренних органов. Все эти афферентные волокна могут конвергировать на одних и тех же нейронах спиноталамического пути. Как эта физиологическая особенность может помочь диагностике заболевания того или иного внутреннего органа?

**351.** При перерезке симпатического нерва на шее кролика сосуды уха резко расширяются и ухо краснеет. При раздражении периферического конца перерезанного нерва сосуды суживаются и ухо бледнеет. Какой из этих двух опытов доказывает наличие тонуса вегетативных нервов?

**352.** Постганглионарное волокно имеет большую длину и в его синапсах на иннервируемых органах выделяется АХ. Какое естественное воздействие является основным стимулятором работы этих органов?

**353.** Можно ли утверждать, что ГАМК выполняет идентичную функцию в синапсах ЦНС и в синапсах вегетативных ганглиев?

**354.** Животным вводили два различных лекарственных препарата. В первом случае наблюдалось расширение зрачка и сужение сосудов кожи. Во втором — сужение зрачка и отсутствие реакции сосудов. Объясните механизм действия этих препаратов.

**355.** Для доказательства наличия тонуса вегетативных нервов в одном опыте производили перерезку нерва, а в другом — фармакологиче-

ское выключение его действия. В каком случае получены более четкие данные?

**356.** Одним из диагностических признаков аппендицита является напряжение мышц в участке, который соответствует локализации патологического процесса.

При заболеваниях внутренних органов в ряде случаев используют с терапевтическими целями определенные комплексы лечебной физкультуры. Такие же цели преследуют и упражнения хатха-йоги.

Есть ли что-нибудь общее между всеми этими ситуациями?

**357.** Имеется ли какой-то физиологический смысл в упомянутом в предыдущей задаче явлении — напряжение мышц над участком, в котором возник патологический процесс в каком-то внутреннем органе? Заодно подумайте, если человек случайно получил удар ногой в живот, то для кого это более опасно — для опытного футболиста или для не спортсмена? Почему?

**358.** Развитие скелетной мускулатуры и двигательной активности ребенка приводит к экономизации энергозатрат. В частности, с этим связано повышение тонуса блуждающих нервов и замедление работы сердца у детей по мере их роста. Об этом уже говорилось в задаче 348. А теперь подумайте, в результате каких заболеваний у детей 7–10 лет ритм сердца мало отличается от такового у детей грудного возраста?

**359.** Вот очень простая задача, которая тем не менее многих ставит в тупик.

Если у животного перерезать сердечные ветви блуждающего нерва, работа сердца усилится. Если перерезать симпатические нервы, работа сердца ослабнет. А если перерезать и те, и другие? Что произойдет?

## Решения задач для самоконтроля

---

**349.** Правило АСС. Поставим вопрос иначе. Может ли изменяться просвет сосудов при исключении вегетативной иннервации? Для этого нужно построить систему «факторы, влияющие на состояние гладких мышц сосудов». Таких факторов два: собственный (базальный) тонус этих мышц, который может изменяться при различных случайных воздействиях, и влияние гуморальных факторов через кровь, например, катехоламинов. Соответственно при изменении тонуса мышц сосудов будет меняться просвет сосудов и периферическое сосудистое сопротивление.

**350.** Правило АСФ. Главная информация — это конвергенция афферентных волокон на определенных нейронах. Следовательно, в эти нейроны могут приходить импульсы одновременно и от больного внутреннего органа

и от участка кожи, соответствующего определенному сегменту спинного мозга. Затем возбуждение из этого сегмента спинного мозга через таламические нейроны поступает в КБП. Если импульсация от внутреннего органа не воспринимается достаточно отчетливо, то пришедшее в КБП возбуждение может вызвать ощущение кожной боли в соответствующем участке тела. Такая отраженная кожная боль и является дополнительным диагностическим признаком. Например, при заболеваниях сердца возникают кожные боли в участках, отвечающих сегментам Т-1 — Т-3, желудка — Т-7 — Т-8, толстого кишечника — Т-12 — Л-1.

**351. Правило АСФ.** Тонус — это состояние постоянного возбуждения. Следовательно, по симпатическим волокнам постоянно идут импульсы, вызывающие сужение сосудов. Если только перерезка нерва без всяких дополнительных воздействий вызывает в иннервируемом органе какие-то изменения, значит, в нормальных условиях по этому нерву постоянно идут импульсы, вызывающие в органе эффект, обратный тому, который наблюдается при перерезке (перережем натянутые вожжи — лошадь побежит быстрее), что говорит о наличии тонической активности.

Если же наблюдается сужение сосудов при раздражении периферического конца перерезанного нерва, то из этого следует, что данный нерв оказывает сосудосуживающее действие, но еще нельзя утверждать, что оно является тоническим.

**352. Правило АСС.** Построим систему, отражающую эфферентную часть дуги вегетативного рефлекса. Если постганглионарное волокно длинное, то оно принадлежит СНС. Но в окончаниях симпатических нервов выделяется НА. Не будем торопиться и вспомним исключение — в симпатических синапсах на потовых железах выделяется АХ. Следовательно, в задаче идет речь о потовых железах. Основным стимулятором их деятельности является тепловое воздействие.

**353. Нет.** В синапсах ЦНС ГАМК всегда является тормозным медиатором, а в вегетативных ганглиях действует в одних случаях тоже как тормозный медиатор, но в других ганглиях является возбуждающим.

**354. Необходимость строгой последовательности рассуждений в этой задаче демонстрируется особенно наглядно.** Используем правило САС. Будем анализировать реакции систем «зрачок» и «сосуды кожи» на действие препаратов. Из условия задачи следует, что оба препарата изменяют протекание вегетативных реакций. Возможны три варианта. Препарат может: а) — действовать как медиатор СНС или ПНС; б) — блокировать синапсы постганглионарных нейронов на иннервируемом органе; в) — блокировать синапсы преганглионарных нейронов, нарушая проведение возбуждения через ганглий. Теперь необходимо знание фактов, без которых решить задачу невозможно. В вегетативных ганглиях передачу возбуждения осуществляет главным образом АХ. Сосуды кожи имеют только симпатическую иннервацию. Далее можно провести сравнительный анализ каждой из двух ситуаций. В первом случае наблюдалось сужение сосудов кожи. Это говорит о наличии симпатического эффекта. Блокирование парасимпатических влияний исключено. О симпати-

ческом эффекте свидетельствует и расширение зрачка. Следовательно, введен медиатор СНС или его аналог.

Во втором случае реакция сосудов отсутствует. Значит, СНС здесь не участвует, а препарат действует на ПНС. Поскольку зрачок расширился, то имело место блокирование действия парасимпатических нервов. Такая блокада (действия АХ) может происходить и в постганглионарных синапсах и в синапсах ганглиев. Но в последнем случае возникла бы блокада и симпатических ганглиев и тогда кожные сосуды расширились бы, но этого не произошло. Отсюда следует, что введено было вещество типа атропина, который блокирует М-холинорецепторы в постганглионарных синапсах, что и привело к расширению зрачка.

Если этот, весьма длительный анализ вызвал у Вас не утомление, а хотя бы небольшой азарт, то тогда все в порядке. Ваша работа начинает приносить плоды!

**355.**

**| Внимание!** Вопрос умышленно поставлен не совсем корректно.

Но Вы уже должны уметь выявлять это. Для доказательства наличия тонической активности вегетативных нервов нужно прекратить поступление по ним импульсов к иннервируемому органу и установить, что состояние органа изменяется противоположно тому, что происходит при раздражении данного нерва. Но и перерезка, и фармакологическое выключение перекрывают поток импульсов к органу. Следовательно, в обоих случаях эффект будет одинаковым.

**356.** Нужно сравнить несколько систем. Поэтому используем правило САС. В первом случае мы имеем систему «висцеро-моторный рефлекс». Ее элементы:

«возбуждение рецепторов больного органа» — «поступление потока афферентных импульсов в мотонейроны соответствующих сегментов спинного мозга»-«сокращение мышц». Во втором и третьем случаях — система «моторно-висцеральный рефлекс». Ее элементы: «возбуждение рецепторов сокращающейся мышцы», «поступление потока афферентных импульсов в соответствующие сегменты спинного мозга» — «возбуждение нейронов ВНС» — «стимуляция больного органа».

Таким образом во всех ситуациях функционируют рефлекторные связи между мышцами и внутренними органами. Различаются только направления этих связей.

**357.** Больной орган, как и больной человек, требует дополнительного внимания. В частности, нужно защитить этот орган от внешних, например, механических воздействий. Эту функцию и выполняют мышцы, которые, напрягаясь над органом, создают защитный барьер. Аналогичный механизм и в примере с футболистом. В результате многочисленных тренировок, в ходе которых сохраняется возможность случайно получить удар в живот, тренируется и защитный механизм, который за счет очень быстрого и сильного сокращения мышц в области удара позволяет защитить внутренние органы. У не спортсмена же, данный механизм специально не натренирован.

**358.** Задача может показаться сложной, но системный подход позволяет и здесь быстро получить ответ. С возрастом сердце ребенка начинает работать более экономно. ЧСС сокращений постепенно снижается, но зато увеличивается сила сокращений, что физиологически является более выгодным. Из условия задачи следует, что в узел пересечения нужно включить элементы «тонус блуждающего нерва» и «двигательная активность». Причем определяющую роль играет именно двигательная активность. Отсюда становится очевидным, что заболевания о которых говорится в условии, приводят к значительному снижению двигательной активности. Наиболее тяжелые из них — это детский церебральный паралич и полиомиелит с осложнениями.

**359.** Трудности возникают у тех, кто почему-то считает, что тонус симпатических и парасимпатических нервов обязательно должен быть выражен в одинаковой степени и поэтому двойная перерезка ничего не изменит. На самом же деле сильнее выражен тонус парасимпатических центров. Поэтому после обоюдной перерезки в большей степени скажется отсутствие именно парасимпатических влияний и сердце будет сокращаться сильнее и чаще, но эти сдвиги будут, естественно, выражены меньше, чем после перерезки только блуждающих нервов.

# Глава 9

---

## Системы, участвующие в поддержании постоянства внутренней среды

---

### 9.1. Кровь

#### Тренировочные задачи

---

**360.** При перфузии сосудов препарата задних лапок лягушки раствором Рингера объем лапок через некоторое время стал увеличиваться. В чем причина этого?

**Решение.** Увеличение объема свидетельствует о возникновении отека. Теперь применим правило АР-ВС. Чем отличается раствор Рингера от крови? Главное отличие — в растворе Рингера нет форменных элементов и нет молекул белка. Транспорт воды зависит от разности осмотических давлений по обе стороны мембраны. Форменные элементы не влияют на осмотическое давление, а растворенные частицы влияют. В растворе Рингера отсутствует онкотическое давление белков, поэтому общее осмотическое давление во внутрисосудистой жидкости меньше, чем в межклеточной и вода поэтому по законам осмоса переходит в ткани мышц. Это и приводит к отеку. ▷

**361.** У больных серповидноклеточной анемией эритроциты приобретают удлинённую форму в виде серпа. Способность присоединять кислород при этом существенно не нарушается. В таком случае с чем связаны основные патологические явления при этом заболевании? Почему возникает анемия?

**Решение.** Эта задача хорошо иллюстрирует эффективность применения правила АРР-ВС. Чем отличаются эритроциты здорового человека и больного серповидноклеточной анемией? Формой и размерами. Изменения формы приводят к некоторому ее отклонению от идеальной для быстрого захвата кислорода (двояковогнутый диск). Однако это не влечет за собой особо тяжелых последствий. А вот к чему может



привести изменение размеров (диаметра) серповидных эритроцитов? К тому, что они не смогут нормально проходить через капилляры. Здесь серповидные эритроциты застревают, образуются пробки, в которых затем происходит гемолиз (поэтому и возникает анемия — уменьшение количества эритроцитов). ▷

**362.** *К равным объемам цельной крови, плазмы и воды добавляли в одном опыте соляную кислоту (0,1 N p-p), а в другом — едкий калий (0,01 M p-p). Испытываемые жидкости в первом опыте находились в пробирках соответственно 1, 2, 3, а во втором — 4, 5, 6. В какую пробирку приходилось добавить больше всего реактива, чтобы можно было обнаружить сдвиг величины pH? В чем физиологический смысл этого явления?*

**Решение.** И здесь применим правило АРР-ВС. (прямое). В чем состоят различия между цельной кровью, плазмой и водой? Ответ на этот и подобные вопросы без использования дополнительной информации оказывается слишком громоздким. Поэтому обратим внимание на специальное указание об изменениях pH. Значит, и различия нужно искать такие, которые влияют на величину pH и ее сдвиги. Очевидно, что это наличие буферных систем. В воде их нет, поэтому уже первая капля кислоты или щелочи вызовет сдвиг pH. В плазме имеются карбонатная, фосфатная и белковая буферные системы, а в эритроцитах еще и гемоглобиновая. Следовательно, в цельной крови больше буферных систем, чем только в плазме. Поэтому при прочих равных условиях больше реактива придется добавить в пробирки 1 и 4. В крови имеется щелочной резерв, который обеспечивает более эффективную нейтрализацию кислот по сравнению со щелочами. Значит, больше всего реактива придется добавить в пробирку 1. Физиологический смысл этой особенности буферных систем в том, что в ходе метаболизма образуется больше кислых продуктов, чем щелочных, поэтому организм защищается в первую очередь от ацидоза. ▷

**363.** *В яде некоторых змей содержится фермент лецитиназа. Почему укус такой змеи опасен для жизни?*

**Решение.** Правило АСФ. В чем состоит действие лецитиназы? Она расщепляет молекулы липидов. Такие соединения входят в состав мембран клеток. Какие же клетки более всего доступны действию яда, поступающего в кровь? Это эритроциты. Гибель может наступить от массового гемолиза. ▷

**364.** При спектральном анализе гемоглобина крови человека установлено, что этот человек подвержен одной из широко распространенных вредных привычек. Какой именно и как это установили?

**Решение.** Вредных привычек, к сожалению, много, поэтому попытаемся конкретизировать задачу. Спектральный анализ гемоглобина позволяет выявить различные его формы (оксигемоглобин, дезоксигемоглобин, карбоксигемоглобин, метгемоглобин). Понятно, что если привычка вредная, то должно увеличиваться количество патологических форм гемоглобина. Остается уточнить, что речь идет о курении. У курильщиков в крови обнаруживаются большие количества карбоксигемоглобина. Курить, действительно, вредно! ▷

**365.** Больному необходимо массивное переливание крови. Перечислите следующие возможные варианты в порядке предпочтительности и обоснуйте ответ. 1. Переливание одногруппной крови. 2. Переливание совместимой крови. 3. Дробное (капельное) переливание совместимой крови.

**Решение.** Для каждого случая нужно построить соответствующие системы и посмотреть, как они будут взаимодействовать. Лучше всего переливать одноименную (той же группы) кровь. Наиболее опасно массивное переливание совместимой (не одногруппной) крови. При этом большие количества агглютининов крови донора могут склеить эритроциты реципиента. Поэтому при отсутствии одноименной крови приходится применять капельное переливание (малыми дозами) крови совместимых групп. Причем после переливания первой небольшой порции дополнительно проверяют отсутствие агглютинаций. ▷

**366.** При операциях на сердце используют аппарат искусственного кровообращения (АИК). В этих условиях кровь поступает в организм не из сердца, а из АИК. Какое основное осложнение возникает при этом?

**Решение.** Правило АРР-ВС (прямое): Попробуйте перечислить отличия АИК от сердца. Имеющийся у Вас опыт должен подсказать, какие отличия (например, вес, размеры) являются в данном случае несущественными. Главное отличие в том, что внутренние поверхности АИК не удается сделать идентичными таковым в сердце и сосудах. Поэтому на стенках АИК происходит разрушение части эритроцитов и их гемолиз. ▷

**367.** При мышечной работе можно наблюдать увеличение абсолютного содержания эритроцитов в крови. Поскольку такой эффект отмечается

*довольно быстро, то нельзя считать, что за это время начался дополнительный синтез эритроцитов. В чем же тогда причина?*

**Решение.** Правило АСФ. Построим систему «количество крови в сосудистой системе». Кровь состоит из плазмы и форменных элементов. Изменения количества плазмы могут повлиять на показатель гематокрита, но, разумеется, никак не связаны с абсолютным количеством эритроцитов. Откуда же берутся дополнительные эритроциты? Вместо того чтобы строить различные предположения, в том числе и фантастические, подумаем, все ли элементы мы включили в систему. Не забыт ли такой весьма существенный элемент как «депо крови»? А именно в нем все дело. При мышечной работе весьма значительные количества крови поступают из депо в сосудистую систему. Ну и что? Будет просто замечательно, если Вы теперь спросите «а отличается чем-либо депонированная кровь от циркулирующей»? И, подумав, ответите «наверно, в депонированной содержание эритроцитов выше». Так оно и есть! ▷

**368.** *Ретикулоциты — это молодые эритроциты, которые после выхода из костного мозга сохраняются в таком виде в русле крови еще около суток. Название их в переводе означает сетчатые клетки. Что же это за сетка? Подсказку можно найти в примере 4.5.*

**Решение.** Созревший эритроцит утрачивает ядро. Тем не менее в нем некоторое время еще продолжается синтез гемоглобина. Этому способствуют сохранившиеся остатки м-РНК, которая исчезает из цитоплазмы эритроцита более медленно по сравнению с другими клетками. Именно эти остатки и образуют сетку, давшую название ретикулоцитам. ▷

**369.** *И агглютинины альфа и бета, и антирезус-агглютинин являются иммуноглобулинами, но принадлежат к разным их классам. При беременности возможен резус-конфликт, если плод резус-положительный, а мать резус-отрицательная. Но почему не возникает конфликт при различиях по системе АВО? Допустим, у матери вторая группа крови, а у плода третья?*

**Решение.** Если Вы не знаете сразу же, с чего начать, значит, Ваша дружба с системным анализом еще не стала достаточно прочной. Но ничего страшного. Мы ведь договорились, что дорогу осилит идущий.

Итак, резус — конфликт встречается, а по системе АВО несовместимость между матерью и плодом не возникает. Значит, берем правило АРР-ВС (обратное, ибо известно, что результаты различны, но еще неясно, почему). Ситуация 1-1 (мать и плод), но в двух вариантах — резус — фактор и система АВО. Для большей наглядности прибегнем

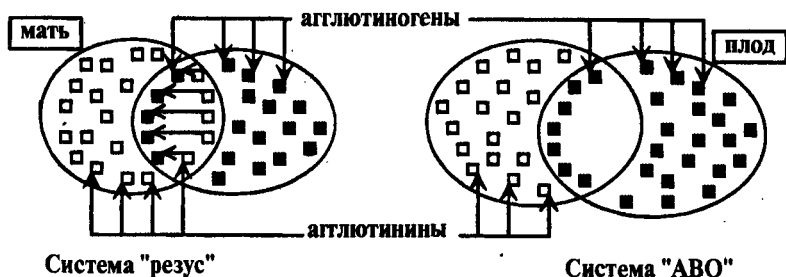


Рис. 9.1. Сравнение систем «агглютинация эритроцитов плода»

к рис. 9.1. В узлах пересечения находятся элементы, обуславливающие агглютинацию. Это — соответствующий агглютиноген и действующий на него агглютинин. Встретиться они должны в крови плода, в которой имеются способные к агглютинации эритроциты. Нужно только, чтобы на них подействовали соответствующие агглютинины.

А теперь сравним узлы пересечения. В первом агглютинация возможна. Стало быть, на эритроциты плода действуют агглютинины матери. Во втором узле агглютинации нет. Значит, отсутствует один из пары элементов. Разумеется, им могут быть только агглютинины матери. Почему? Здесь также можно было бы применить системный анализ, но, наверно, достаточно сразу использовать уже имеющиеся знания. Любое вещество может попасть из организма матери в организм плода, только пройдя через плацентарный барьер. Агглютинины системы АВО через барьер пройти не могут. А антитела класса IgG, к которым и принадлежит анти-резус-фактор, проходят через барьер достаточно легко. ▷

### Задачи для самоконтроля

**370.** При длительном голодании у людей появляются так называемые голодные отеки. В чем причина этого?

**371.** Можно ли рассматривать работу буферных систем крови как проявление физиологической регуляции?

**372.** У молодой здоровой женщины в ходе повторных анализов крови обнаружено, что гематокрит равен 45 % плазмы и 55 % форменных элементов. Это говорит о значительном сгущении крови. В чем причина, учитывая, что женщина здорова? Дайте необходимые рекомендации.

**373.** Человек съел недоброкачественную пищу. Через некоторое время у него обнаруживается повышение вязкости крови. Чем можно объяснить это?

**374.** У одного человека по данным анализа в крови содержится  $4,2 \cdot 10^{12}$ /л эритроцитов, у другого человека —  $4,8 \cdot 10^{12}$ /л, причем у части эритроцитов имеются ядра. У кого из пациентов состояние красной крови требует внимания врача?

**375.** У пациента обнаружено пониженное содержание эритроцитов в крови. Можно ли связать это с изменением общей осмотической стойкости данных клеток? Каким образом?

**376.** После введения животному некоторого препарата венозная кровь стала такого же цвета, как и артериальная. На какие процессы подействовал препарат? Возможны два ответа.

**377.** Почему при наличии в сосудах атеросклеротического процесса повышается вероятность образования тромба внутри сосуда?

**378.** В печати сообщалось о семье Лыковых. По религиозным соображениям они ушли «из мира» в глухую тайгу и жили там десятки лет, после чего были случайно обнаружены. Медицинское обследование показало, что жизнь в условиях тишины и покоя, чистого лесного воздуха положительно сказалась на состоянии здоровья членов семьи. Лишь одна из систем организма оказалась значительно ослабленной, что и привело к почти одновременной смерти трех из пяти отшельников. Какая это система? В чем причина ее ослабления?

**379.** У собаки произвели частичное пережатие почечных артерий. Затем через некоторое время у нее взяли порцию крови и перелили другой собаке. Можно ли ожидать, что у этой второй собаки после переливания изменится какой-то физиологический показатель?

**380.** Эластичность мембраны эритроцита поддерживается за счет метаболических процессов. Расстояние между трабекулами в селезенке, где проходит кровь, меньше, чем диаметр капилляров. Почему селезенка является «кладбищем» для старых, а не молодых эритроцитов?

**381.** Гемолитическая анемия у плода, обусловленная резуснесовместимостью, обычно наблюдается при повторной резусконфликтной беременности. Однако в отдельных случаях это может встретиться и при первой беременности. В связи с чем?

**382.** У больного нарушен процесс свертывания крови. Лечение не давало результатов, пока не удалось выяснить, что пациент страдает также заболеванием печени с нарушением желчеобразования. После

проведения эффективной терапии этого заболевания восстановилось и нормальное свертывание крови. Почему?

### Решения задач для самоконтроля

**370.** См. задачу № 360. Решение аналогично. При голодании в организм поступает мало белковых веществ, уменьшается синтез белков крови, снижается ее онкотическое давление, что и приводит к отекам.

**371.** Нет. В данном случае мы имеем дело с реакциями на микроуровне, которые определяются чисто химическими закономерностями. Эти реакции не могут изменяться в результате специфических регуляторных реакций, связанных с передачей и обработкой соответствующей информации.

**372.** Правило АСС. Сгущение крови связано с потерями жидкой ее части — воды. Поскольку женщина здорова, то имеют место какие-то физиологические потери, не связанные с каким бы то ни было заболеванием. В условии задачи говорится о молодой женщине. Какое же состояние у такой женщины может приводить к потерям избыточных количеств жидкости? Это кормление грудного ребенка. При обильном образовании молока теряется большое количество воды. Поэтому молодая мать должна соответственно скорректировать свой питьевой режим.

**373.** Снова правило АСС. Задача аналогична предыдущей — сгущение крови из-за потерь больших количеств жидкости. Но в данном случае речь идет о недоброкачественной пище. Она может вызвать рвоту или понос. Понятно, что при этом будет теряться много жидкости.

**374.** Количество эритроцитов у обоих пациентов в пределах нормы. Но наличие эритроцитов с ядрами говорит о напряжении в системе эритропоэза, которая вынуждена выбрасывать в кровь незрелые эритроциты. Это требует внимания врача.

**375.** Правило АСС. Осмотическая стойкость эритроцитов косвенно характеризует содержание в крови молодых эритроцитов, у которых она более высокая, что позволяет эритроцитам сильнее растягиваться при набухании в гипотоническом растворе. Кроме того, она отражает механическую прочность мембран. При ее снижении может усилиться фрагментоз — механическое разрушение эритроцитов в кровеносном русле.

**376.** Правило АРР-ВС. Обратное, поскольку известен результат и нужно объяснить его причину. Почему венозная кровь темнее артериальной? Потому что в капиллярах оксигемоглобин отдает кислород и превращается в дезоксигемоглобин, который и определяет более темный, вишневый цвет венозной крови. Таким образом в узле пересечения находятся элементы «гемоглобин» и «кислород». Если венозная кровь по цвету перестала отличаться от артериальной, значит, появившийся в узле пересечения новый элемент «препарат» как-то нарушил взаимодействие гемоглобина с кислородом. Конкретно здесь возможны несколько вариантов. Препарат мог образовать с гемоглобином стойкое соединение типа карбоксигемоглобина. Тогда и артериальная, и венозная

кровь приобретут одинаковый цвет. Препарат мог блокировать отщепление кислорода от гемоглобина. И, наконец, если препарат подавляет окислительные процессы в клетках, то кислород не будет потребляться и прекратится диссоциация оксигемоглобина в капиллярах. Понятно, что все эти нарушения угрожают жизни.

**377.** Правило АСС. Атеросклеротические бляшки делают поверхность интимы сосудов более жесткой, изменяют ее свойства. Это повышает вероятность разрушения тромбоцитов и эритроцитов, что способствует началу гемокоагуляции.

**378.** Вспомните принцип адаптивности. Любая физиологическая система приспосабливается как к повышенным нагрузкам, так и к их отсутствию. Например, при длительной гиподинамии сердечная мышца значительно ослабевает.

В условиях тайги резко уменьшено количество раздражителей иммунной системы (мало микробов в воздухе, пище, воде). Поэтому ее активность снижается. Анализы показали, что у Лыковых количество Т — лимфоцитов в крови оказалось в несколько раз ниже нормы. Поэтому, когда после обнаружения семьи Лыковых их стали часто посещать различные гости, то случайная и в общем-то неопасная инфекция оказалась губительной для организмов с ослабленным иммунитетом.

**379.** Правило АСФ. Пережатие артерий вызывает ишемию почки — недостаточное кровоснабжение. Возникает гипоксия. Недостаток кислорода, как во всем организме так и только в почках стимулирует резкое усиление синтеза эритропоэтинов. Они поступают в кровь и обеспечивают в конечном счете увеличение количества эритроцитов. Именно такой эффект будет наблюдаться у второй собаки.

**380.** Правило АРР-ВС. Обратное. Нужно определить, какие различия между старыми и молодыми эритроцитами влияют на их судьбу при прохождении через селезенку. В узле пересечения с одной стороны узкие трабекулярные пространства в селезенке, с другой мембрана эритроцита. В каком случае эритроциту легче «протиснуться» через очень узкий канал? Очевидно, если его мембрана достаточно эластична. В условии задачи сказано «за счет метаболических процессов». В старых эритроцитах интенсивность этих процессов снижается. В результате мембрана становится более жесткой, эритроциты застревают в трабекулярных пространствах и разрушаются. Задача № 375 содержит почти полную подсказку.

**381.** Теперь нас, как говорится, голыми руками не возьмешь, потому что мы помним про плацентарный барьер. Только при его нарушении эритроциты плода могут попасть в кровь матери и вызвать образование антирезус агглютинаина. При нормальной беременности такое взаимодействие может произойти только во время родов, когда плацентарный барьер нарушается. Но, если в ходе беременности появились какие-то осложнения, то свойства барьера могут нарушиться до родов и эритроциты плода попадают в организм матери.

**382.** Эта задача еще раз подтверждает эффективность применения системного анализа в медицине. Вспомните приведенный в первой части пример о том, как больного лечат «от давления», а в это время у него погибают почки, о которых врач, увы, так и не подумал. Нечто аналогичное могло произойти и в ситуации, описанной в данной задаче. Обычно мы думаем об очевидных факторах, которые встречаются чаще всего. А системный анализ позволяет увидеть все элементы системы, особенно, если изобразить их графически. В данном случае нужно рассмотреть не только многочисленные факторы, участвующие в процессе свертывания, но и вспомнить о том, как они связаны с функциями кишечника и печени. В последней синтезируются некоторые из этих факторов. Но в задаче говорится конкретно об образовании желчи. Перечислим ее функции и выберем ту, которая может иметь косвенное отношение к свертыванию крови. Оказывается, это — обеспечение всасывания продуктов переваривания жиров и жирорастворимых веществ. К числу последних относится витамин К, необходимый для синтеза протромбина. Сам же витамин синтезируется микрофлорой кишечника. Но после этого он должен всосаться и оказаться в крови. Если же нарушено образование желчи, то пострадает и процесс свертывания из-за отсутствия в крови витамина К.

## 9.2. Сердечно-сосудистая система

### Тренировочные задачи

**383.** Как доказать в опыте на лягушке, что возбудимость сердечной мышцы снижается при действии на нее блуждающего нерва?

**Решение.** Правило АСФ. Возбудимость измеряют порогом раздражения. При сильном раздражении блуждающего нерва сердце останавливается. Теперь нетрудно определить порог раздражения миокарда, например, электрическим током. Этот показатель нужно сравнить с возбудимостью сердца в отсутствие раздражения блуждающего нерва. А вот здесь возникает трудность, поскольку сердце сокращается и, кроме того, возбудимость его в течение сердечного цикла все время меняется. Поэтому нужно предварительно остановить сердце первой лигатурой Станниуса и затем определить возбудимость. Она окажется выше, чем в момент действия блуждающего нерва. ▷

**384.** При интенсивной физической деятельности ЧСС значительно увеличивается. Однако МОК при этом может уменьшиться. Объясните этот результат.

**Решение.** Эта задача по сути арифметическая.  $МОК = ЧСС \times CO$ . У тренированных людей при нагрузке сначала возрастает  $CO$ , а затем



ЧСС. У нетренированных же сразу увеличивается ЧСС, а СО при больших нагрузках может даже уменьшиться. Вследствие этого возможно и уменьшение величины МОК. ▷

**385.** Как изменяется скорость пульсовой волны при старении человека?

**Решение.** Правило АСС. В сосудах большинства (но не обязательно у всех) старых людей происходят склеротические изменения. Поэтому стенки таких сосудов более жесткие, более упругие, чем у молодых. Пульсовая волна быстрее распространяется в более упругой среде. Поэтому у пожилых людей скорость ее, как правило, больше.

Интересно проследить, как отвечают на этот вопрос те студенты, которые берут за основу формальный признак. Раз у старых людей, рассуждают они, «все хуже, чем у молодых», то и скорость пульсовой волны у них меньше («хуже»). Значение этого вопроса серьезней, чем может показаться. Дело в том, что скорость пульсовой волны сама по себе не имеет для организма никакого значения. Это чисто физическое явление, которое отражает состояние сосудов. Пульсовая волна не может быть ни «хорошей», ни «плохой». Таковым может быть только состояние стенки сосудов, о котором и свидетельствует косвенно скорость пульсовой волны. ▷

**386.** У больного предполагается замедление атриовентрикулярной проводимости: Как доказать это?

**Решение.** Распространение возбуждения в сердце наиболее наглядно представлено на ЭКГ. В данном случае будет иметь место увеличение продолжительности интервала PQ на ЭКГ. ▷

**387.** У больного начался приступ тахикардии. Под рукой нет никаких необходимых лекарств. Как можно попытаться оборвать приступ?

**Решение.** На работу любого органа можно воздействовать тремя путями — химическими факторами (лекарства), физическими (физиотерапия) и собственными механизмами организма, в первую очередь рефлекторными. Правило АСФ. Построим систему «рефлекторные влияния на сердце» и выберем те элементы системы, которые дают не возбуждающий, а тормозный эффект. Из них проще всего попытаться использовать рефлекс Данини-Ашнера (глазосердечный) или надавить на шею на участки бифуркации сонных артерий, где находятся рецепторы каротидного синуса. ▷

**388.** Скелетная мышца не подчиняется закону «все или ничего», а для сердечной он справедлив. Объясните эти различия. Не противоречит ли данному свойству сердечной мышцы явление лестницы Бюидича?

**Решение.** Перед Вами две взаимосвязанные задачи. Сначала применим правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Одиночные мышечные волокна подчиняются закону «все или ничего», то есть, они или не отвечают на раздражение (пороговое), или отвечают максимальным сокращением (на надпороговые раздражения). Мышца же состоит из тысяч волокон, обладающих разной возбудимостью. Поэтому при усилении раздражения отвечают сначала отдельные, более возбудимые волокна, а потом все большее их количество.

Сердечная же мышца представляет собой функциональный синцитий (благодаря наличию нексусов). Это и есть основной отличающийся элемент в узлах пересечения. За его счет возникшее возбуждение быстро охватывает всю мышцу, так как может переходить с одних волокон на другие. Как же быть с лестницей Боудича? Ее суть в том, что при нанесении на сердце нескольких раздражений с малыми интервалами между ними сила сердечных сокращений возрастает. Нет ли здесь противоречия? Дело в том, что закон «все или ничего» справедлив для данного состояния органа. При его изменениях величины «все» и «ничего» могут также изменяться.

Теперь найдем отличия в реакциях системы «сердце» на частые и редкие раздражения. Вариант 2-1. В рассматриваемой ситуации при частых раздражениях кальциевый насос не успевает «убирать» ионы  $\text{Ca}^{++}$ , и их количество в области миофибрилл постепенно возрастает. Поэтому каждое очередное раздражение застаёт сердце в новом состоянии, при котором электромеханическое сопряжение усиливается и величина сокращения возрастает. ▷

**389.** *Под влиянием введенного препарата величина диастолического АД у экспериментального животного упала до нуля. Объясните, в чем состояло действие препарата.*

**Решение.** Правило АСФ. Чем обуславливается наличие диастолического давления? Во время систолы аорта и крупные артерии не успевают пропустить всю выброшенную кровь и поэтому стенки их растягиваются. Во время диастолы стенки отдают накопленную энергию, спадаются, давят на кровь и продолжают проталкивать ее дальше по сосудистой системе. Новая систола наступает еще до того, как стенки сосудов успевают спастись полностью. Поэтому диастолическое давление не падает до нуля. Если же интервал между систолами станет очень большим, то за это время стенки сосудов, в первую очередь аорты, спадутся полностью, АД упадет до нуля и течение крови временно остановится. Значит, препарат резко замедлил работу сердца. ▷

**390.** «Дышите глубже» говорит больному врач. У некоторых людей после нескольких глубоких вдохов появляется головокружение. Объясните причину этого.

**Решение.** Правило APP-BC. Вариант 2-1, поскольку на одну систему — «мозг» (если появилось головокружение, значит, что-то происходит с мозгом) действуют две системы — «нормальное дыхание» и «глубокое дыхание». Чем же отличаются узлы пересечения? При глубоком дыхании в состоянии покоя (гипервентиляция) в крови уменьшится количество  $\text{CO}_2$ . Углекислый газ расширяет сосуды. При падении его содержания в крови произойдет обратное явление — тонус сосудов повысится и они сузятся. Это приводит к ухудшению притока крови к мозгу. В результате может появиться головокружение («темнеет в глазах»). ▷

**391.** Одно из основных уравнений гидродинамики, которое можно применить и при изучении кровообращения — это уравнение Пуазейля. Из него следует, в частности, что объемная скорость крови очень значительно зависит от радиуса сосуда.

Она пропорциональна четвертой степени радиуса. Чем объяснить столь высокую зависимость?

**Решение.** Правило APP-BC. Чем отличается течение жидкости в узком и широком сосудах? Прежде всего широкий сосуд вмещает больше жидкости. Но площадь круга пропорциональна лишь квадрату радиуса, а не четвертой его степени, как в уравнении Пуазейля. Следовательно, есть еще какая-то причина, за счет которой при прочих равных условиях увеличение радиуса сосуда приводит к значительному возрастанию количества протекающей через него жидкости. Эта причина — пристеночное трение. Слой жидкости, непосредственно прилегающий к стенке сосуда, практически не течет. Этот слой тормозит соседний слой и т. д. Чем уже сосуд, тем влияние этого фактора больше и наоборот. В широком сосуде пристеночное трение мало влияет на центральные слои жидкости. Это и есть та дополнительная причина, которая способствует значительному увеличению объемной скорости при увеличении радиуса сосуда. Таким образом центральный элемент в узле пересечения — это пристеночное трение. Точнее пара элементов, а именно: стенки сосуда и пристеночный слой жидкости.

Для того чтобы Вы лишний раз могли убедиться в эффективности правила APP-BC, рассмотрим пример, аналогичный только что разобранный задаче, но взятый совсем из другой области.

При испытаниях моделей самолетов в аэродинамической трубе исходили из того, что здесь возможны два равноценных варианта.

Или воздух в трубе неподвижен, а модель движется с определенной скоростью, или неподвижна модель, а с той же скоростью движется воздух в трубе.

Однако оказалось, что регистрируемые параметры отличаются в этих двух вариантах почти в полтора раза. Потребовалось весьма продолжительное время, прежде чем была найдена причина столь, казалось бы, неожиданных результатов. А между тем достаточно построить простейшие системы «воздух» и «модель» и сравнить их взаимодействие в каждой из двух ситуаций. При неподвижном воздухе основной фактор — это трение между движущейся моделью и воздухом. Но, когда неподвижна модель, а движется воздух, появляется новый элемент — трение между движущимся воздухом и стенками трубы. Именно он и приводит к получению измененного результата. Таким образом ключ к ответу — обратное правило АРР-ВС. В более широком смысле — использование системного подхода. ▷

**392.** У млекопитающих масса сердца составляет 0,58 % от массы тела. Отклонения от этой средней величины вверх и вниз у различных видов имеют место, но они относительно невелики. А вот у самых мелких млекопитающих — землероек (вес тела 2,5–4,0 г.) сердце непропорционально велико и его масса равна 1,7 % от массы тела, т. е., почти в три раза больше, чем можно была ожидать. Как Вы объясните эту особенность?

**Решение.** Нас интересует работа сердца у очень мелких животных. Даже если Вы не помните точных цифр, общая закономерность известна и состоит она в том, что с уменьшением размеров тела значительно увеличивается интенсивность метаболизма на единицу массы. В связи с этим резко возрастает ЧСС. У землероек она достигает 1 200–1 300 уд/мин. Работа сердца в конечном счете направлена на обеспечение необходимой величины МОК и соответственно удовлетворение потребности организма в кислороде. Существует физиологический предел для увеличения ЧСС. У землероек он достигнут. Поэтому получить необходимую величину МОК можно теперь только за счет увеличения CO, а следовательно, размеров сердца. ▷

**393.** Клетки проводящей системы сердца по своим свойствам приближаются к кардиомиоцитам эмбрионального миокарда. Исходя из этого, попытайтесь объяснить, почему заболевания, связанные с нарушением функций миокарда, встречаются значительно чаще, чем патология проводящей системы.

**Решение.** Разумеется, прежде всего необходимо выяснить, в чем состоят особенности эмбриональных кардиомиоцитов. А можно попробовать и догадаться, исходя из того, что у плода снабжение кислородом несколько затруднено по сравнению с постнатальным периодом. Поэтому возникают приспособительные реакции — синтез фетального гемоглобина, увеличение количества эритроцитов и т. д. Кроме того, в эмбриональном миокарде большую роль в обеспечении энергией играет анаэробный гликолиз. Благодаря ему плод и новорожденный более устойчивы к гипоксии, чем взрослый организм. В клетках же проводящей системы анаэробный гликолиз продолжает оставаться основным источником энергии и после рождения. Поэтому проводящая система сердца более устойчива к гипоксии. Кроме того, ей требуется значительно меньше энергии, чем интенсивно работающему миокарду. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**394.** Можно ли за одну минуту определить хотя бы ориентировочно уровень тренированности спортсмена или человека, просто занимающегося физкультурой?

**395.** У здорового человека, находящегося в спокойном состоянии, студент, подсчитывая частоту пульса, получил 130 уд/мин. В чем причина ошибки?

**396.** Вызван экстракардиальный рефлекс. При этом в клетках миокарда возникла гиперполяризация. Какой эфферентный нерв действовал на сердце?

**397.** Как изменяется систолический показатель сердца при физической работе?

**398.** У одного больного заболевание желудка, у другого — заболевание сердца. Исходные величины АД у них одинаковы (120/80 мм рт. ст.). В ходе лечения у обоих снизилось в одинаковой степени диастолическое давление. У какого больного следует в первую очередь пересмотреть тактику лечения? Обоснуйте ответ.

**399.** На ЭКГ отмечено раздвоение зубца R. О чем это говорит?

**400.** Яд, содержащийся в некоторых видах грибов, резко укорачивает АРП сердца. Может ли отравление этими грибами привести к смерти? Почему?

**401.** Что произошло бы, если изменения МП в клетках синоатриального узла и в клетках мускулатуры предсердий и желудочков происходили бы синхронно?

**402.** При раздражении смешанного вагосимпатического ствола у лягушки вначале наблюдается вагусный эффект — остановка сердца, а потом симпатическое последствие — учащение работы сердца после прекращения раздражения. Объясните причину симпатического последствия.

**403.** Измеряют АД тремя способами. 1. Вводят в сосуд изогнутую иглу, соединенную с манометром; игла при этом повернута отверстием против тока крови. 2. То же, но игла повернута отверстием по току крови. 3. Некровавый способ — с наложением на конечность манжетки (по Короткову). В каком случае измеренная величина давления окажется наибольшей, а в каком — наименьшей?

**404.** В чем причина дыхательной аритмии сокращений сердца? Она состоит в том, что на вдохе ЧСС несколько учащается, а на выдохе — урежается.

**405.** При тепловом воздействии в сосудах кожи возросла объемная скорость кровотока, однако линейная скорость уменьшилась. Какое вещество можно было бы при этом обнаружить в коже?

### Решения задач для самоконтроля

**394.** Эта задача носит характер разминки и решается без правил. Известно, что даже после одного—двух месяцев занятий обычной зарядкой ЧСС начинает снижаться. Тренированное сердце сокращается более сильно и за счет этого уменьшается ЧСС. У некоторых спортсменов высшего класса она может достигать 35–40 уд/мин. Поэтому достаточно подсчитать частоту пульса, чтобы хотя бы ориентировочно оценить уровень тренированности.

**395.** Очевидно, студент по неопытности учитывал колебания стенки сосуда, не связанные непосредственно с работой сердца, но достаточно сильные, чтобы их можно было принять за пульсовую толчок. У некоторых людей это бывает связано с дикротическим подъемом. Поэтому истинная частота пульса у них ровно в два раза меньше. В случае сомнений можно при подсчете прощупывать не пульс, а сердечный толчок, или записать ЭКГ.

**396.** Правило АСФ. Гиперполяризация — признак снижения возбудимости, наличия процесса торможения. В таком случае следует думать о том, что был вызван тормозный сердечный рефлекс и, следовательно, на сердце действовал блуждающий нерв.

**397.** Всякий раз, когда речь идет о показателе, который поддается измерению, возможны только два варианта его изменений — увеличение или уменьшение. Теперь применим правило АСФ.

При физической работе ЧСС увеличивается и соответственно продолжительность каждого сердечного цикла уменьшается. Сердце экономит на пе-

риде отдыха, а не работы, поэтому такое уменьшение происходит главным образом за счет диастолы. Теперь физиология заканчивается и остается простая арифметика. В дроби  $QRST/R - R$ , которая представляет собой величину систолического показателя, знаменатель при физической нагрузке уменьшается в большей степени, чем числитель. Следовательно, величина систолического показателя возрастает.

**398.** Правило АСФ. Сравним значение величины диастолического давления для кровоснабжения желудка и сердца. Оно неодинаково. По сосудам желудка, как и любого другого органа, кровь течет в течение всего сердечного цикла. В сердце же коронарные сосуды во время систолы пережимаются и кровь течет по ним только во время диастолы. Поэтому снижение диастолического давления ухудшает кровоснабжение миокарда. Естественно, что это особенно неблагоприятно при патологии сердца.

**399.** Конечно, требуется правило АСФ. Зубец R отражает возбуждение основания сердца, которое возникает в обоих желудочках синхронно. Поэтому зубец оказывается слитным. Если же зубец раздвоен, значит, возбуждение в одном желудочке запаздывало по сравнению с другим. Это говорит о нарушении (замедлении) проведения возбуждения в одной из ножек Гиса.

**400.** Здесь, как и во многих других задачах, применяем правило АСФ. Особенность АРП сердца в том, что его продолжительность значительно больше чем, например, в скелетной мышце. Поэтому АРП захватывает практически всю систолу. Это не позволяет вызвать в сердце тетаническое сокращение. Если же АРП укоротится, то сердечная мышца сможет ответить на какие-либо раздражения еще до окончания систолы. В результате в определенных условиях может возникнуть тетанус, т. е., остановка сердца в систоле.

**401.** Правило АСС. Построим систему синоатриальный узел — миокард предсердий — атриовентрикулярный узел — пучок Гиса — миокард желудочков. В клетках синоатриального узла постоянно, в течение всей жизни происходит спонтанная деполяризация (изменения МП) и ритмическое возникновение ПД, который распространяется по проводящей системе и, достигнув миокарда, вызывает в его волокнах деполяризацию мембран, возникновение ПД и последующее сокращение. Если бы появление ПД в клетках синоатриального узла и волокнах миокарда происходило синхронно, то проводящая система утратила свое значение. Была бы нарушена последовательность сокращений предсердий и желудочков и сердце не могло бы работать.

**402.** Известно, что при одновременном раздражении волокон блуждающего и симпатического нервов преобладает действие вагуса. Но чем объяснить симпатическое последствие? Применим правило АРР-ВС. Почему отличаются механизмы действия блуждающего и симпатического нервов на сердце?

Ответ даем, как и всегда, сначала на макроуровне. Разница в медиаторах. В окончаниях блуждающего нерва выделяется АХ, в окончаниях симпатического — НА. Что же происходит дальше? АХ разрушается очень быстро за счет

действия АХЭ. Разрушение же НА моноаминоксидазой происходит медленнее. Это и позволяет проявиться симпатическому последдействию.

**403.** Конечно, применим прямое правило АРР-ВС. Взаимодействуют две системы — «кровенное давление» и «измеритель давления». Измерительный прибор все время один и тот же. Поэтому будем искать различающиеся элемент в системе «кровенное давление». В первом случае игла введена против тока крови. Поэтому тот слой текущей крови, который «натывается» на иглу, останавливается. В результате этого на манометр передается не только истинное давление, но и прибавившаяся к нему кинетическая энергия остановившейся крови. (Такое суммарное давление называется конечным.). Вспомним термодинамический подход — энергия не может исчезнуть, она переходит из одного вида в другой. Если же игла введена по току крови, то измеряется истинное (бюковое) давление и полученная величина будет меньше. В случае же измерения по Короткову манометр регистрирует не только конечное давление, но и дополнительную силу, которую нужно затратить, чтобы пережать окружающие сосуд ткани. В этом случае измеренное давление будет иметь наибольшую величину. Однако эта ошибка относительно невелика и практически не влияет на оценку получаемых данных.

**404.** Используем правило АСФ. Рассмотрим системы «работа сердца в конце вдоха» и «работа сердца в конце выдоха». Но сравнивать их нужно не между собой, а с системой «дыхание». Какой элемент этой последней системы нужно включить в узел пересечения? Разумеется тот, который оказывает непосредственное влияние на кровоток. Что же будет нас интересовать в первую очередь — кровоток в артериях или в венах? В артериях КД высокое, поэтому там особых проблем не возникает. А вот в венах, особенно близких к сердцу, давление уже очень низкое и нужно помогать крови добраться до сердца. Этому, в частности, способствует отрицательное давление в грудной полости. Оно передается на находящиеся в полости сосуды и обеспечивает присасывающее действие, что и помогает крови дойти до предсердий. Дыхательная аритмия сердца состоит в том, что в конце вдоха ЧСС возрастает, а в конце выдоха уменьшается. Теперь нужно связать три элемента: «отрицательное давление в грудной полости», «приток крови к сердцу» и «вдох». Во время вдоха отрицательное давление увеличивается. Присасывающее действие возрастает и в сердце поступает больше крови. Теперь остается вспомнить рефлекс Бейнбриджа. А если не помните — ничего страшного. Поможет принцип целесообразности. Если в сердце притекает больше крови — как должна измениться его работа? Разумеется, усилится. Избыток крови растягивает полые вены и это вызывает рефлекс Бейнбриджа — увеличение ЧСС. При выдохе — обратная картина.

**405.** Эта задача, как и задача № 397, начинается физиологией, а заканчивается арифметикой. Объемная скорость кровотока равна произведению средней линейной скорости на площадь поперечного сечения сосуда или группы сосудов. Если объемная скорость возросла при уменьшении линейной, то это может произойти только при значительном расширении сосудов. Такой эффект, в частности, может быть вызван за счет выделения брадикинина.



## 9.3. Дыхание

### Тренировочные задачи

**406.** Кто из двух спорящих прав? Один утверждает — «легкие расширяются и поэтому в них входит воздух», второй — «воздух входит в легкие и поэтому они расширяются».

**Решение.** Если речь идет об естественном дыхании, прав первый. Механизм дыхания всасывающий. Но, если иметь в виду искусственное дыхание, то прав второй, так как здесь механизм нагнетательный. ▷

**407.** При некоторых заболеваниях растяжимость легочной ткани уменьшается в 5–10 раз. Какой клинический симптом типичен для таких заболеваний?

**Решение.** Эту задачу можно решить без правил, используя умение мыслить физиологически. При значительном ухудшении растяжимости альвеол невозможен достаточно глубокий вдох. Нехватку воздуха организм пытается компенсировать учащением дыхания, которое остается поверхностным (одышка). ▷

**408.** Объясните механизм увеличения коэффициента утилизации кислорода в работающей мышце по сравнению с состоянием покоя.

**Решение.** Правило АСФ. Утилизация кислорода в ткани зависит с одной стороны от интенсивности протекающих в ней процессов, а с другой — от количества поступающего в клетки кислорода. Последнее в свою очередь зависит от объемной скорости кровотока и от степени диссоциации оксигемоглобина.

Объемная скорость кровотока увеличивается за счет усиления работы сердца. А диссоциация оксигемоглобина возрастает в связи с тем, что в работающей мышце повышается температура и увеличивается количество  $\text{CO}_2$ . Оба этих фактора усиливают отщепление кислорода. ▷

**409.** У одной собаки производят искусственный вдох (насильственное растяжение альвеол воздухом). У другой собаки перерезают блуждающие нервы и раздражают их центральные отрезки. Будут ли наблюдаться различия в дыхательных реакциях обеих собак?

**Решение.** Правило САС. У первой собаки действует система «рецепторы легких — волокна блуждающих нервов — торможение центра вдоха — возбуждение центра выдоха». Вдох сменяется выдохом. У второй собаки действует та же система за исключением рецепторов. Сущность процесса не изменяется. Вдох опять-таки сменяется выдохом. ▷

**410.** У животных, которые обитают на больших высотах, например, у южноамериканской ламы сродство гемоглобина к кислороду гораздо выше, чем у других млекопитающих. Соответственно кривая диссоциации оксигемоглобина сдвинута влево. В чем физиологический смысл этого?

**Решение.** Сродство гемоглобина к кислороду показывает, какое количество кислорода при данном его парциальном давлении может быть связано. Следовательно, высокое сродство гемоглобина к кислороду способствует поглощению кислорода в условиях низкого атмосферного давления на больших высотах. ▷

**411.** Эта задача аналогична предыдущей и требует лишь биологической сообразительности. У грызунов с симпатичным названием луговые собачки сродство гемоглобина к кислороду такое же высокое, как и у ламы. Но эти грызуны живут на равнине. Какими особенностями их экологии можно объяснить указанное свойство?

**Решение.** Идея ответа должна быть для Вас очевидна. Недаром же мы посвятили целую главу вопросу адаптивности живых организмов. Следовательно, луговые собачки, как и ламы, живут в условиях пониженного содержания кислорода в воздухе. Но где на равнине могут быть такие условия? На земле — нет. А под землей? Оказывается, луговые собачки роют норы глубиной до пяти метров. Такие глубокие норы плохо вентилируются и парциальное давление кислорода в них низкое. Другие грызуны, имеющие гемоглобин с обычными свойствами, при помещении их в такие норы погибают. ▷

**412.** Выше были рассмотрены задачи о животных с высоким сродством гемоглобина к кислороду и сдвигом кривой диссоциации оксигемоглобина влево. А вот у очень мелких животных наблюдается обратная картина — низкое сродство и сдвиг кривой вправо. Объясните и эту особенность.

**Решение.** Эта задача немного сложнее. Поэтому применим правило АСФ. Работу системы  $\text{Hb} + \text{O}_2 \rightleftharpoons \text{HbO}_2$ , как это видно из уравнения, нужно рассматривать в двух направлениях. С одной стороны нас интересует, как гемоглобин будет связывать кислород в легких, превращаясь в оксигемоглобин. Но есть и другая сторона — отщепление кислорода от оксигемоглобина в тканях. При низком парциальном давлении кислорода в атмосферном воздухе ведущую роль играет способность гемоглобина захватить побольше кислорода. При интенсивном же обмене веществ важно, чтобы кислород быстрее отщеплялся от гемоглобина,

когда кровь подходит к тканям. Именно это и наблюдается у мелких животных — более низкое сродство гемоглобина к кислороду. ▷

**413.** У каждой из двух собак перевязали по одному бронху и по одной ветви легочной артерии. Одна собака быстро погибла, другая осталась жива. Почему?

**Решение.** Эта задача просто на быстроту мышления. Нужно сразу же подумать о том, что причина не физиологическая, а анатомическая. У первой собаки перевязку произвели с одной и той же стороны. В результате одно легкое полностью перестало функционировать, но зато другое сохранило свою функцию. У второй собаки перевязки выполнили с разных сторон. Поэтому одно легкое перестало вентилироваться, а в другое не поступала кровь. Газообмен прекратился, что и привело к быстрой гибели. ▷

**414.** У двух людей легкие хорошо вентилируются, однако интенсивность газообмена различна. В чем причина этого?

**Решение.** Эта задача косвенно связана с предыдущей. Для эффективного газообмена необходимо определенное соотношение между вентиляцией и кровотоком в сосудах легких. Следовательно, у этих людей имелись различия в величинах кровотока. ▷

**415.** Грозным признаком агонального состояния больного является появление так называемого дыхания Чейн—Стокса. Оно называется также периодическим и проявляется в том, что дыхание перестает быть постоянным. После нескольких вдохов наступает пауза, затем снова несколько вдохов и пауза и т. д. Паузы удлиняются и, в конце концов, дыхание останавливается. Объясните сущность этого явления.

**Решение.** Правило АСФ. С чего начинается вдох? С возбуждения нейронов дыхательного центра, которые посылают импульсы в дыхательные мышцы. Ведущую роль в возбуждении этих нейронов играет углекислый газ. Таким образом работу дыхательного центра определяют два фактора — возбудимость его нейронов и концентрация углекислого газа. Дальнейшее должно быть понятно. При агональном состоянии возбудимость нейронов дыхательного центра резко снижается и поэтому они уже не могут возбуждаться при действии обычных количеств углекислого газа. После нескольких дыхательных циклов наступает пауза, во время которой накапливаются значительные количества углекислого газа. Теперь они уже могут возбудить дыхательный центр. Происходит несколько вдохов — выдохов, количество углекислого газа снижается, снова наступает пауза и т. д. Если не удастся улучшить состояние больного, неизбежен летальный исход. ▷

## Задачи для самоконтроля

**416.** Скорлупа птичьих яиц состоит из углекислого кальция, который непроницаем для газов. Как же в таком случае происходит газообмен у развивающихся птенцов?

**417.** Ежи во время зимней спячки находятся в скрученном состоянии. При этом значительно увеличивается мертвое пространство верхних дыхательных путей. В результате снижается количество кислорода в крови и повышается количество углекислого газа. Тем не менее тяжелая одышка, характерная для подобных состояний, не возникает. Почему?

**418.** В сосудах легких содержится относительно большое количество крови. Поэтому легкие иногда рассматривают как депо крови, хотя и не основное. Не можете ли Вы предположить, какова скорость пульсовой волны в сосудах легких? Выше она или ниже, чем в других сосудах?

**419.** Существует понятие неравномерности вентиляции. Суть его в том, что различные участки легких могут вентилироваться неодинаково. Например, верхушки легких вентилируются хуже, чем другие части легких. А может ли быть неравномерной вентиляция в пределах одного и того же ограниченного участка легких?

**420.** На газообмен в легких и тканях влияют пять факторов: градиент напряжения газов в крови и тканях, коэффициент диффузии, состояние мембран, через которые проходят газы, площадь диффузии, расстояние, которое должны пройти молекулы газов в ходе диффузии. Какой из этих факторов играет ведущую роль при изменениях газообмена, происходящих в следующих ситуациях: 1) увеличение количества действующих капилляров; 2) дыхание гипероксической смесью; 3) отек легких; 4) изменение свойств молекул газа; 5) заболевание бериллиозом (оно сопровождается значительным загрублением ткани альвеол). Не забудьте проверить понимание всех терминов, упоминаемых в условии задачи.

**421.** У больного резко нарушен транспорт кислорода гемоглобином. Какое терапевтическое воздействие может помочь в обеспечении тканей кислородом?

**422.** Человеку необходимо пройти по дну водоема. В такой ситуации, если отсутствуют специальные приспособления, дышат через трубку, конец которой выходит из воды. Имеются три трубки. Длина каждой 1 метр, а внутренний диаметр соответственно 68 мм, 30 мм,

5 мм. Какую трубку нужно использовать? Обоснуйте Ваш ответ соответствующим расчетом.

**423.** Около сорока лет назад была раскрыта причина болезни новорожденных, которые умирали сразу же после рождения, будучи не в состоянии сделать вдох. Разгадка была найдена, когда начали готовить гомогенаты из ткани легких таких детей и детей, умерших от других причин. В этих гомогенатах измеряли и сравнивали между собой некоторый физико-химический показатель. Что при этом обнаружили? Можно заглянуть в задачу № 37.

**424.** При сужении дыхательных путей течение воздуха становится турбулентным. Это требует значительных затрат энергии и больному трудно дышать. Состояние улучшается, если воздух заменить кислородно-гелиевой смесью (в ней вместо азота содержится такое же количество гелия). Объясните причину улучшения состояния больных.

**425.** Чемпионы по нырянию погружаются на глубину до 100 м без акваланга и возвращаются на поверхность за 4–5 минут. Почему у них не возникает кессонная болезнь?

**426.** У двух животных разных видов в результате травмы произошло одностороннее повреждение грудной клетки с разгерметизацией плевральной полости (пневмоторакс). В результате одно животное погибло, а второе осталось живым.

В чем причина столь разных последствий пневмоторакса?

**427.** В опыте на курарезированном кролике осуществляют искусственное дыхание (почему?). Для этого используют специальный аппарат. Однако экспериментатор не может знать истинные потребности организма в кислороде в каждый данный момент. Можно ли поставить эксперимент так, чтобы искусственное дыхание было оптимальным (точно соответствовало потребностям организма)? Чисто технические трудности во внимание не принимать.

**428.** Если у новорожденного при перевязке пуповины затягивать лигатуру очень медленно, то первый вдох может не наступить, и ребенок погибнет. Почему это произойдет?

**429.** Если изолировать продолговатый мозг, сохранив его кровообращение, будет ли в этих условиях продолжать работать дыхательный центр? Прежде чем приступить к решению, попробуйте сформулировать поставленный вопрос иначе. Обоснуйте Ваш ответ и его экспериментальные доказательства.

## Решения задач для самоконтроля

**416.** Правило АСС. Чудес в природе, как мы уже твердо знаем, не бывает. Поэтому построим систему «яйцо» и приступим к анализу. Нас интересует элемент «скорлупа». Он состоит из углекислого кальция, который не пропускает газы. Тем не менее газообмен в яйце происходит. Значит, нужно развернуть элемент «скорлупа» в подсистему, в которой должен быть дополнительный элемент, пропускающий молекулы газов. Такой элемент хорошо известен. Это поры. В скорлупе их количество составляет десятки и сотни тысяч, что и обеспечивает нормальный газообмен.

**417.** Правило АСФ. Решение очень простое. Снижение количества кислорода в крови и увеличение содержания в ней углекислого газа приводит к одышке — частому и поверхностному дыханию. От чего зависит частота дыхания? От работы дыхательного центра. А чем определяется работа нейронов дыхательного центра? В узле пересечения два элемента — «раздражение нейронов» и «возбудимость нейронов». Раздражитель достаточно силен. Почему же не возникает одышка? Ответ теперь ясен — резкое снижение возбудимости дыхательного центра во время спячки. Задачу можно было решить еще быстрее по аналогии с задачей № 20.

**418.** Задача кажется весьма замысловатой, а на самом деле она очень проста. Правда, только для тех, кто уже овладел великим искусством находить связи между явлениями. Если в сосудах может содержаться большое количество крови (причем не всегда, а при необходимости, ведь именно в этом назначение депо крови), значит, эти сосуды могут значительно растягиваться. В таком случае их стенки обладают небольшой жесткостью. А чем ниже жесткость стенки, тем меньше скорость пульсовой волны. Вот и все. И никаких хитростей.

**419.** Правило АСС. Легкое состоит из разных долей. В каждой доле имеются различные участки. А из чего состоит отдельно взятый участок? Разумеется, из альвеол. Теперь уточним вопрос. Могут ли неравномерно вентилироваться альвеолы, расположенные близко друг от друга? Еще точнее, могут ли эти альвеолы неравномерно растягиваться? Теперь последний вопрос. От чего зависит способность альвеолы при поступлении в нее воздуха растягиваться в большей или меньшей степени? От двух элементов системы «альвеола». Это состояние стенок и диаметр альвеолы. Чем жестче стенки, тем хуже растягивается альвеола. А в соответствии с законом Лапласа, альвеолы большего диаметра (уже растянутые в силу каких-то обстоятельств) при поступлении воздуха будут растягиваться еще сильнее, «отбирая» воздух у альвеол менее растянутых. Таким образом в зависимости от этих двух факторов даже соседние альвеолы могут вентилироваться по-разному.

**420.** 1 — увеличение площади диффузии. 2 — увеличение градиента напряжения газов между кровью и тканями. 3 — увеличение расстояния, которое молекулы должны пройти в ходе диффузии. 4 — изменение коэффициента диффузии. 5 — изменение состояния мембран.

**421.** Попытки «угадать» решение вряд ли будут эффективными. Впрочем, это замечание, наверно, неуместно, так как мы давно уже работаем по правилам. Поскольку речь идет о процессе (доставка кислорода в ткани), то правило АСФ. Из каких элементов состоит система «кислород в крови»? Из двух — кислород, связанный с гемоглобином и кислород, физически растворенный в крови. В чем физиологический смысл наличия в крови организмов дыхательных пигментов? В том, что они могут связать гораздо больше кислорода по сравнению с количествами этого газа, растворенного в крови.

А теперь вернемся к условию. Если гемоглобин работает плохо, остается только один элемент — растворенный кислород. Но ведь его очень мало. Значит, необходимо увеличить его количество. Но как? А так же, как делают шипучие напитки — значительно повышают давление газа, насыщающего напиток.

Таким образом решение достигается не физиологическим путем, а физическим. Пациента подвергают гипербарической оксигенации, помещая его в камеру с высоким давлением кислорода. Этот терапевтический прием спас жизнь многим больным.

**422.** Правило АРР-ВС — прямое. Взаимодействуют системы «дыхание» и «трубка». Какой главный элемент трубки может оказать влияние на эффективность дыхания? Разумеется, не диаметр сам по себе, а объем, который в каждой трубке по-разному увеличивает анатомическое мертвое пространство. Объем первой трубки около 3,6 литра. Такое мертвое пространство практически непреодолимо. Выбор этой трубки обрекает человека на гибель от удушья. Объем второй трубки — около 600 мл. Такое мертвое пространство можно преодолеть, если дышать глубоко и редко, используя резервный объем вдоха. Наконец, объем третьей трубки совсем невелик. Но из-за очень малого ее диаметра воздух при дыхании будет двигаться в трубке очень быстро и трение его о стенки резко возрастет. Это может существенно затруднить дыхание. Поэтому оптимальные размеры у второй трубки.

**423.** Построим систему «дыхание» на макроуровне. Основные ее элементы — дыхательный центр — эфферентные нервы — дыхательные мышцы — воздухоносные пути — альвеолы. Нарушение, приведшее к смерти, могло быть связано с любым из этих элементов. Но в условии говорится о гомогенных тканях легких. Значит, остается единственный элемент — альвеолы. Функции альвеол — растягиваться при поступлении воздуха. Почему же они не могли растягиваться у новорожденных? Растяжимость альвеол определяется двумя факторами — состоянием стенок и наличием сурфактанта — вещества, снижающего большое поверхностное натяжение на границе жидкости, покрывающей изнутри стенки альвеол, и воздуха. Причина смерти новорожденных состояла в генетическом дефекте — отсутствии сурфактанта, без которого работа дыхательных мышц не в состоянии обеспечить растяжение легких. Если Вы вспомнили задачу № 37, то решение было бы готово сразу.

**424.** Рассмотрим эту задачу более подробно. Если смесь кислородно-азотная, то дышать трудно. Если кислородно-гелиевая, то легче. Типичный пример на использование прямого правила АРР-ВС. Различие узлов пересечения дано в условии — в одном азот, в другом — гелий. В условии задачи говорится, что больному трудно дышать из-за турбулентного течения потока воздуха. Тогда

логично предположить, что замена азота гелием переводит турбулентный поток в ламинарный. Почему? Нужно сравнить свойства азота и гелия. Гелий в три раза легче, растворимость его ниже, чем у азота. Могут ли эти свойства иметь какое-то отношение к характеру течения воздушного потока? Конечно, здесь не обойтись без дополнительной информации. Существует так называемое число Рейнольдса. Это безразмерная величина, которая определяет границу перехода ламинарного течения в турбулентное. Для каждой жидкости и каждого газа число Рейнольдса имеет определенное значение. При его превышении ламинарное течение переходит в турбулентное. Чем выше плотность жидкости или газа, тем число Рейнольдса больше. Теперь ответ понятен. Поскольку гелий в три с лишним раза легче азота, то он соответственно снижает число Рейнольдса для дыхательной смеси и ее поток в дыхательных путях становится ламинарным, что и приносит облегчение больному.

**425.** Правило АРР-ВС. Водолаз на большой глубине дышит воздухом под соответственно высоким давлением. Поэтому растворимость газов в крови значительно возрастает. Азот в организме не потребляется. Поэтому при быстром поднятии его повышенное давление быстро снижается, и он бурно выделяется из крови в виде пузырьков, что приводит к эмболии. Нырять же во время погружения вообще не дышит. При быстром поднятии ничего страшного не происходит, потому что в узле пересечения в отличие от водолаза отсутствовал элемент «воздух под большим давлением».

**426.** Правило САС. Ясно, что надо сравнить возникновение пневмоторакса у животных двух разных видов. Повреждение появилось только с одной стороны. Это приведет к спадению соответствующего легкого. Но второе сохранится и животное не погибнет. Так и произошло в одном случае. Но почему же погибло животное другого вида? Ответ дает анатомия. У одних видов плевральные полости изолированы друг от друга. У них повреждение приведет к одностороннему пневмотораксу. Но есть виды, у которых обе плевральные полости сообщаются. В такой ситуации пневмоторакс при повреждении всегда будет двусторонним и, следовательно, смертельным.

**427.** Сравним две системы — «естественное дыхание» и «искусственное дыхание». Они работают по-разному. Значит, используем правило САС. По условию задачи нас интересует только одно различие — экспериментатор не знает истинные потребности в кислороде в каждый данный момент. А в естественных условиях это известно? Разумеется. Это «знает» дыхательный центр. Именно в нем обрабатывается многочисленная информация, на основании которой в каждый данный момент принимается решение о том, сколько именно кислорода (воздуха) требуется организму, и посылаются соответствующая команда в дыхательные мышцы. Таким образом нужно соединить работу двух элементов: аппарата искусственного дыхания, который может доставлять воздух в легкие, но не знает, сколько, и дыхательного центра, который знает, сколько нужно воздуха, но в условиях опыта не может управлять работой дыхательных мышц. Это последнее и было сделано. В опыте отводили ПД от диафрагмального нерва и затем эта информация поступала в специально сконструированный аппарат искусственного дыхания.



**428.** Сначала используем правило АСФ. Среди факторов, обеспечивающих начало самостоятельного дыхания новорожденного, очень важную роль играет прекращение поступления крови из организма матери. Это приводит к накоплению в крови младенца углекислого газа и раздражению дыхательного центра. Происходит первый вдох и начинается нормальное дыхание атмосферным воздухом. Теперь перейдем к правилу АРР-ВС. В узле пересечения отличающийся элемент — это перевязка пуповины, быстрая или медленная. Почему при очень медленной перевязке ребенок может погибнуть? Вам ничего не говорят слова «очень медленно»? Или скажем точнее, «очень медленное нарастание раздражения»? Конечно же закон крутизны нарастания. При очень медленном пережатии пуповины соответственно очень медленно будет нарастать содержание углекислого газа в крови и нейроны дыхательного центра не смогут возбудиться. Первый вдох так и не произойдет.

**429.** Если изолированный орган, например, сердце способен к самовозбуждению, значит, он обладает автоматией. Следовательно, вопрос можно поставить иначе, а именно: «обладает ли дыхательный центр автоматией?» Ответ положительный. Клетки дыхательного центра могут возбуждаться под влиянием углекислого газа, который образуется в ходе собственного метаболизма. Впервые автоматия дыхательного центра была установлена, когда обнаружили ритмическую активность в продолговатом мозге лягушки, где и находится дыхательный центр. Таким образом, рефлекторные и гуморальные воздействия на дыхательный центр не вызывают его деятельность, как таковую, а лишь поддерживают и изменяют ее.

## 9.4. Пищеварение

### Тренировочные задачи

---

**430.** *В древней Индии подозреваемого в преступлении подвергали так называемому «божьему суду». Ему предлагали проглатить горсть сухого риса. Если это не удавалось, виновность считалась доказанной. Дайте физиологическое обоснование этой пробе.*

**Решение.** Правило АРР-ВС. Глотание — рефлекторная реакция. Рецептивные поля этого рефлекса раздражаются влажным пищевым комком (или жидкостью). Абсолютно сухая пища не вызывает раздражения, и поэтому глотание невозможно. Теперь сравним узлы пересечения у виновного и невиновного. В каждом узле рецептивное поле рефлекса глотания и пищевой комок. Невиновный верит в божью справедливость и у него слюна выделяется нормально. Виновный же нервничает, боится. При сильном волнении резко тормозится слюноотделение и глотательный рефлекс не возникает («во рту пересохло и кусок в горло не лезет»).



**431.** На голодной эзофаготомированной собаке производят опыт многокормления. Чем будет определяться продолжительность еды в этих условиях?

**Решение.** Правило АСФ. В нормальных условиях еда прекращается в связи с первичным (сенсорным) и, главным образом, вторичным (поступление продуктов переваривания в кровь) насыщением. При мнимом кормлении вторичное насыщение отсутствует, так как пища не попадает в желудок и кишечник. Недостаточно выражено и сенсорное насыщение. Почему же собака не ест бесконечно? Построим простейшую систему «еда» (рис. 9.2). Элементы 4, 5, 6 отсутствуют. Значит, еда прекращается в связи с утомлением жевательных мышц при многочасовом жевании. ▷

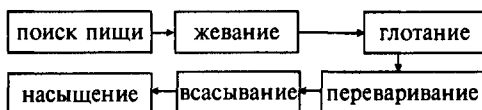


Рис. 9.2. Система «еда»

**432.** Героиня одной из пьес в момент сильного психического потрясения неожиданно говорит: «Может быть, это покажется безнравственным, но я хочу есть». В чем физиологический смысл этого явления? Можно ли считать женщину бесчувственной?

**Решение.** Если не иметь соответствующей информации, то решить задачу вряд ли удастся. Поэтому воспользуемся подсказкой, но не прямой, а косвенной: психологический стресс возникает и при болевых воздействиях. Теперь применим правило АСФ. Но для его использования потребуется знание некоторых фактов. Оказывается, при стрессе, в частности болевом, выделяются эндорфины, которые оказывают успокаивающее действие. Но кроме этого, они возбуждают центр голода. Физиологический смысл этого явления состоит в том, что в критической ситуации организм стремится пополнить свои ресурсы. ▷

**433.** Перед едой большого количества мяса один испытуемый выпил стакан воды, второй — стакан сливок, третий — стакан бульона. Как это повлияет на переваривание мяса?

**Решение.** Правило АРР-ВС прямое. Посмотрим, что происходит в узлах пересечения. Во всех трех случаях эти узлы содержат желудочный сок и мясо. Но в соответствии с условием задачи мы вводим и третий элемент. Следовательно, нужно выяснить, как он действует. Вода

непосредственно на переваривание не влияет. Но она разбавляет соляную кислоту, активирующую пепсин и способствующую перевариванию белков. Сливки содержат жир, который тормозит желудочную секрецию. Бульоны содержат экстрактивные вещества, стимулирующие желудочную секрецию. Таким образом, у первых двух испытуемых переваривание мяса замедлится, а у третьего — ускорится. Однако вода очень быстро поступает из желудка в кишечник, потому ее эффект будет незначительным. ▷

**434.** Собаке с фистулой желудка предварительно промывают его, а затем вводят в одном опыте раствор соды, а в другом аналогичном опыте такое же количество раствора соляной кислоты. Какой раствор быстрее эвакуируется из желудка и как доказать это экспериментально?

**Решение.** Правило АРР-ВС — прямое. Твердая пища эвакуируется из желудка порциями. Жидкости же быстро покидают желудок. Поскольку мы сравниваем две жидкости, то рассмотрим узлы пересечения для каждой из них. Ситуация 2-1. На систему «желудок» действуют элементы систем «сода» и «соляная кислота». Значит, нужно выяснить различия соды и соляной кислоты. В первую очередь нас должны интересовать не химические и физико-химические различия, а то, что связано с механизмом эвакуации. В таком случае выясним, какое из этих веществ встречается в организме в естественных условиях. Это — соляная кислота. При попадании ее из желудка в двенадцатиперстную кишку возникает рефлекторное закрытие пилорического сфинктера. Теперь он будет закрыт, пока не произойдет нейтрализация кислоты щелочным содержимым кишки. Далее процесс повторяется. Следовательно, раствор соляной кислоты будет эвакуироваться порциями, а щелочной раствор соды — непрерывно. Доказать это просто. В каждом опыте через одно и то же время нужно извлекать через фистульную трубку оставшееся количество жидкости. Раствора соды остается значительно меньше. Значит, он эвакуируется быстрее. ▷

**435.** Имеются три варианта обеда из двух блюд. Мясной бульон и жирное мясо с картофелем. Овощной суп и курица с кашей. Молочный суп и постное мясо с макаронами. Размеры порций во всех вариантах равны. В каком случае переваривание второго блюда осуществится наиболее быстро и почему?

**Решение.** Правило АРР-ВС — прямое. Все вторые блюда содержат белковый и углеводный компоненты. Основную роль в желудочном пищеварении играет расщепление белка. Теперь рассмотрим особенности

вторых блюд и их взаимосвязь с первыми блюдами. Жир тормозит желудочную секрецию. Поэтому жирное мясо переваривается медленнее, чем постное. Экстрактивные вещества мяса и овощей (содержащиеся в отварах) стимулируют секрецию. Поэтому самое быстрое переваривание второго блюда будет во втором варианте. ▷

**436.** *В медицинской литературе описан случай, когда женщина, страдавшая патологическим ожирением, похудела на несколько десятков килограммов после определенной операции. В чем состояла эта операция?*

**Решение.** Правило АСФ. Поскольку Вы сейчас решаете задачи по разделу «Пищеварение», то и объект операции следует искать среди органов ЖКТ. Ожирение наступает в результате переваривания пищевых веществ, всасывания продуктов переваривания и синтеза из них новых веществ, в частности, жира. Мы построили в самом общем виде систему «ожирение». Ее элементы — пищеварение—всасывание—синтез. На какой из этих трех элементов можно повлиять оперативным путем? Очевидно, на всасывание. У больной удалили часть тонкого кишечника, поверхность всасывания уменьшилась и в конечном счете произошло похудание. Но все же, лучше, наверно, добиваться такого результата не хирургическим, а физиологическим путем. ▷

**437.** *В пробирку налит кишечный сок. Затем в нее добавлен раствор пищевого вещества. Как ускорить его переваривание?*

**Решение.** Типичная задача на обратное правило APP-BC. Вариант 2-1.

Хотя в условии упоминается только одна ситуация, но нетрудно догадаться о второй. В пробирке переваривание идет относительно медленно. По сравнению с чем? С перевариванием в самой кишке. Проанализируем узлы пересечения. Со стороны системы «пища» в узле находится одно и то же пищевое вещество. Со стороны системы «кишка» нужно выделить три элемента — «полостное пищеварение», «пристеночное пищеварение» и «температура около 38 градусов». Но в системе «пробирка» имеется только элемент «полостное пищеварение» (ферменты кишечного сока). Следовательно, для решения задачи пробирку нужно термостатировать при 38° С. Это просто. Дополнительный эффект получим, погрузив в пробирку полоску тонкой кишки с функционирующей слизистой оболочкой, что обеспечит протекание и пристеночного пищеварения. ▷

**438.** *У собаки с изолированным по Тирри—Велла отрезком тонкого кишечника произвели орошение этого отрезка раствором анестезирующего вещества. Можно ли теперь, используя данный отрезок кишки, повлиять через него на желудочную секрецию?*

**Решение.** Правило АСФ. Кишечная фаза желудочной секреции осуществляется за счет воздействия пищевых веществ и продуктов их переваривания на механо — и хеморецепторы кишечника, а также гуморальным путем после всасывания этих продуктов. В условиях эксперимента остается только одна возможность — вводить в полость изолированного отрезка кишки продукты гидролиза, например, белков. Всосавшись и поступив в кровь, они затем окажут действие на желудочные железы. ▷

**439.** Для определения ОЦК в вену (например, локтевую) вводят определенное количество нейтральной краски. Затем измеряют концентрацию краски в крови и рассчитывают величину ОЦК. В одном случае краску ввели не в локтевую вену, а в воротную. Полученная величина ОЦК в этом случае оказалась ниже, чем при обычном определении. Объясните причину этого.

**Решение.** Обратное правило АРР-ВС позволяет быстро получить ответ.

Чем различаются узлы пересечения при введении краски в локтевую вену и в воротную? В первом случае краска с кровью попадает сразу в сердце. Во втором кровь предварительно проходит через печень. Это новый элемент в узле пересечения. Если введение этого элемента приводит к тому, что рассчитанная величина ОЦК оказывается меньше, значит, в том же объеме крови растворилось меньшее количество краски. Но вводят в обоих случаях одно и то же ее количество. Значит, часть краски задерживают клетки печени.

Обратите внимание на то, что решение подобных задач может иметь практическое значение. Например, в данном случае можно предложить диагностический тест для оценки состояния печени. ▷

**440.** Если в стакан с раствором Рингера поместить отрезок тонкой кишки, то он будет сокращаться. Это говорит о наличии автоматии. При добавлении в раствор капли АХ сокращения резко усиливаются. Как изменится моторика кишечника человека, если он окажется в стрессовой ситуации? Не противоречит ли появление таких изменений утверждению, что кишечник обладает автоматией?

**Решение.** Упоминание об АХ дано не для того чтобы запутать Вас. Наоборот, это подсказка. Как отвечает организм на действие стрессорных факторов? Возбуждается СНС, выделяется А, который усиливает работу сердца, повышает АД и т. д. АХ — медиатор ПНС. В большинстве случаев обе эти системы действуют на свои эффекторы противоположным образом. Теперь можно ответить на вопрос задачи — эмоциональное возбуждение тормозит моторику кишечника. ▷

**441.** Если у новорожденных крысят или других детенышей млекопитающих денервировать слюнные железы, то выделение слюны прекратится. А детеныши погибнут. Почему?

**Решение.** На примере этой задачи можно лишний раз убедиться в значении корректно составленного условия. Если бы речь шла только о крысятах, Вы могли бы начать думать о каких-то особенностях именно этого вида животных. Но в условии есть подсказка, из которой следует, что дело не в крысах, а в слюне. Слюна имеет много функций, но, очевидно, в данном случае жизненно важной оказывается одна из них. Какая же? Та, которая играет особую роль, во-первых, у новорожденных детенышей, а во-вторых, у млекопитающих. Теперь остается связать все воедино. Детеныши питаются молоком, которое они сосут. Чтобы сосание могло осуществляться, необходимо обеспечить герметичность ротовой полости. Именно это и делает слюна. Без нее сосание станет невозможным и детеныши погибнут от голода. Как спасти их в этой ситуации? Вопрос легкий, так что попробуйте догадаться сами. ▷

**442.** Мембранное (пристеночное) пищеварение происходит на поверхности микроворсинок, расстояние между которыми составляет 10–20 нм. Исходя из этого, обоснуйте необходимость сопряженной работы полостного и пристеночного пищеварения.

**Решение.** Из приведенных цифр следует, что крупные молекулы (больше 20 нм) не смогут проникнуть в щеточную кайму и поэтому недоступны для мембранного пищеварения. Поэтому необходимо предварительное полостное пищеварение, благодаря которому крупные молекулы расщепляются полостными ферментами на более мелкие части. Эти последние уже могут подвергнуться мембранному пищеварению, после чего окончательные продукты (мономеры) поступают на гидролизно-транспортный конвейер. ▷

**443.** Глюкоза всасывается из кишечника в тесной «дружбе» с натрием. Специальный белок — переносчик связывается с обоими «друзьями» и переносит их через мембрану по градиенту концентрации. На внутренней поверхности мембраны переносчик освобождается от обоих пассажиров и возвращается назад. Этот механизм называется вторичный активный транспорт глюкозы. Если транспорт активный, значит, приходится тратить энергию. На что же она расходуется?

**Решение.** Глюкоза образуется в результате переваривания углеводов и, пока оно не закончилось, содержание глюкозы в кишечнике будет пополняться.

Натрий же непосредственно с пищеварением не связан. Именно он является основным элементом в системе «всасывание глюкозы». Что изменяется в ходе работы переносчиков? Происходит изменение градиента концентрации натрия, которая будет постепенно увеличиваться на внутренней поверхности мембраны и уменьшаться на внешней. Для восстановления исходного градиента всегда требуется работа насоса. В данном случае такой насос откачивает избыток натрия снова в полость кишки, что позволяет продолжать работу переносчиков. На работу этого насоса и тратится энергия. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**444.** Почему жевание даже несъедобных предметов может подавить чувство голода? Аналогичный эффект может наблюдаться и при наполнении желудка большим количеством плохо усвояемой пищи или просто балластными веществами. Объясните механизм этих явлений.

**445.** Известный биолог Кох установил, что возбудителем холеры является холерный вибрион. Его противник Петтенкоффер, чтобы доказать якобы ошибочность взглядов Коха, выпил в присутствии студентов жидкость, содержащую чистую культуру вибриона, и не только не умер, но даже не заболел. Однако Кох был прав.

Почему же не заболел Петтенкоффер?

**446.** Двум собакам произвели в эксперименте операции (различные). После этого у одной собаки прекратилась пищедобывательная деятельность, а другая стала отказываться от мясной пищи. В чем заключалась каждая операция? Можно ли искусственно вводить мясную пищу каждой из этих собак?

**447.** Возможно ли, чтобы при достаточном количестве молекул фермента его переваривающее действие было ослаблено?

**448.** Можно ли получать информацию о свойствах пищеварительных секретов организма, не производя никаких оперативных вмешательств и даже не дотрагиваясь до животного (человека)?

**449.** При выработке условного слюноотделительного рефлекса у собаки в качестве подкрепления используют мясо-сахарный порошок? Почему выбрали именно такое подкрепление?

**450.** У собаки произведена операция изолированного малого желудка. Как установить экспериментальным путем, выполнена она по Павлову или по Гейденгайну?

**451.** При мнимом кормлении собаки измеряли количество выделяющегося желудочного сока. Затем была удалена пилорическая часть желудка. Как изменится секреция при повторении опыта с мнимым кормлением?

**452.** В пилорической части желудка соляная кислота не выделяется, так как в ней отсутствуют обкладочные клетки? В чем физиологический смысл этой особенности?

**453.** Один из сотрудников академика И. П. Павлова обнаружил, что у собаки выделяется желудочный сок даже вне приема пищи, в «спокойном» периоде. Однако И. П. Павлов подверг эти данные сомнению. В ответ на критику сотрудник повторил опыт, но предварительно тщательно вычистил зубы, проверил содержимое карманов и надел свежестырянный халат. Результаты подтвердились, и Павлов согласился с ними. В чем же состояли его первоначальные возражения?

**454.** Как доказать, что трипсин выделяется в неактивном состоянии (в виде трипсиногена) и лишь затем активируется?

**455.** Больному рекомендована диета, содержащая повышенное количество хлеба из муки грубого помола, каш и овощей. С какой целью это сделано?

**456.** В крови больного обнаружено повышенное количество билирубина. О чем это говорит?

**457.** В опытах на животных хирург производил пластику верхних дыхательных путей участками тонкой и толстой кишки. Пластика толстой кишкой имела ряд преимуществ. Однако при этом часто возникали серьезные осложнения с угрозой для жизни. Пришлось отказаться от использования толстой кишки. В чем состояли осложнения и с чем это было связано?

**458.** Двенадцатиперстную кишку называют «гипофизом пищеварительной системы». Объясните смысл этого выражения.

**459.** Почему у многих людей позыв к дефекации возникает утром после вставания?

**460.** Основным ионом, который стимулирует процессы возбуждения и сокращения гладких мышц желудка, является кальций. В зависимости от скорости нарастания концентрации кальция в клетках этих мышц изменяется сила и частота волн перистальтики в желудке. Исходя из этого, как можно объяснить действие препаратов, усиливающих сократительную деятельность желудка?



**461.** Из желудка химус поступает в двенадцатиперстную кишку порциями. Физиологический смысл этого понятен, поскольку переваривание пищи в желудке также происходит постепенно, а не сразу. Важную роль в эвакуации химуса играет сфинктер привратника. Он работает по принципу «уходя, закрывайте за собой дверь». Это означает, что один и тот же фактор действует противоположным образом со стороны желудка и двенадцатиперстной кишки. Чем Вы можете подтвердить это?

### Решения задач для самоконтроля

**444.** Правило АСФ. В обоих случаях происходит раздражение рецепторов полости рта и желудка, но еще не начинается всасывание продуктов переваривания в кровь. Однако указанное раздражение стимулирует центр насыщения в вентромедиальном гипоталамусе, что в свою очередь приводит к торможению центра голода в латеральном гипоталамусе. Это так называемое сенсорное насыщение, которое способствует своевременному прекращению пищедобывательной деятельности. Еще один пример регулирования по возмущению.

**445.** Понятно, что, если просто неправильно была приготовлена культура вибриона, то задача не представляла бы никакого интереса. Значит, дело не в возбудителе, а в организме человека. Выпитая жидкость поступила в желудок, но содержащиеся в ней высоковирулентные микробы не оказали эффекта. Что же произошло с вибрионами в желудке? Раз они не подействовали, значит, погибли. Почему? Что может обеспечить бактерицидное действие желудочного сока? Содержащаяся в нем соляная кислота. Очевидно, в момент «опыта» содержание соляной кислоты в желудке Петтенкоффера было особенно высоким. Другие ученые, повторившие его опыт, заболели и весьма тяжело.

**446.** Очевидно, что у собак в результате операции пострадали различные системы. Применим правило АСС и построим эти системы. У первой собаки — это система поиска пищи (рис. 9.3). Ее работу можно нарушить, исключив любой из элементов. Наиболее эффективный и простой путь — разрушить центр голода. После этого собака перестанет искать пищу и может умереть от истощения, если ее не кормить искусственно. Такое кормление позволит поддерживать жизнь, но не изменит состояния животного, так как центр голода будет оставаться разрушенным.

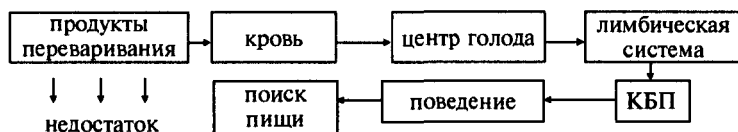


Рис. 9.3. Система «поиск пищи»

Во втором случае собака питается нормально, но отказывается от мяса. Почему? Очевидно, после операции мясо стало «вредным», опасным для организма. Но опасен не сам продукт, а вещества, образующиеся после его переваривания. Известно, что некоторые продукты, образующиеся в результате переваривания белков, обладают токсическим действием. Поскольку без белков жизнь невозможна, то понятно, что в ходе эволюции должны были выработаться механизмы, обеспечивающие обезвреживание токсических продуктов переваривания. Эти механизмы работают в печени, куда кровь от кишечника поступает по воротной вене. Значит, операция была связана с исключением этого механизма. Удалить всю печень нельзя — это приведет к гибели животного. Но возможна операция Экка — соединение воротной вены с полой веной в обход печени. Такое животное после еды мяса переносит сильнейшую интоксикацию. Возможна даже гибель. Если собака выживет, то после этого она отказывается от мясной пищи. Работают принципы целесообразности, регуляции, адаптивности. Искусственно вводить мясную пищу такой собаке в отличие от первой, разумеется, нельзя.

**447.** Действие фермента зависит от определенных условий — pH среды, температура, доступность субстрата и т. д. Если эти факторы отклоняются от оптимальных величин, то переваривающее действие фермента уменьшается.

**448.** Такую дистантную информацию можно получать только физическим путем, при помощи эндорадиозонда («радиопилюли»). Это микропередатчик, который проглатывается пациентом. Излучение передатчика воспринимается приемником, расположенным на теле пациента. Характер излучения меняется в зависимости от pH желудочного сока, температуры и т. д.

**449.** Безусловный раздражитель должен быть достаточно сильным. Если исследуют слюноотделительный рефлекс, то желательно, чтобы выделялось достаточно большое количество слюны. Сухарный порошок сухой, а мясной порошок вкусный. Такое сочетание обеспечивает значительное слюноотделение.

**450.** Это весьма популярный вопрос при изучении физиологии пищеварения. Но для нас он интересен постольку, поскольку позволяет еще раз потренироваться в применении правил В данном случае — прямого правила АРР-ВС. Различия между операциями известны. По Гейденгайну перерезались веточки блуждающего нерва. Павлов же разработал такую модификацию, при которой эти веточки сохранялись. Теперь остается определить, в чем будут состоять различия получаемых результатов. Из трех фаз желудочной секреции две — мозговая и желудочная связаны с воздействием блуждающего нерва. Поэтому, если данные фазы сохранились, значит, операция выполнена по Павлову. Если же удастся обнаружить только кишечную фазу, то операция — по Гейденгайну.

**451.** Правило АСФ. Секреция при мнимом кормлении происходит за счет мозговой фазы. При этом, в частности, выделяется гастрин, который стимулирует желудочную секрецию. Гастрин образуется в пилорической части желудка. Поэтому после ее резекции секреция при мнимом кормлении уменьшится.

**452.** Применим правило АСФ. Интересующая нас система — пилорический отдел желудка. Какие специфические процессы протекают именно в этом

отделе? Это выделение гастрина и порционный переход химуса в 12-перстную кишку. На оба этих процесса оказывает влияние соляная кислота, поступающая сюда с пищевыми массами. Если бы соляная кислота выделялась непосредственно в пилорической области, независимо от поступления в нее химуса, то это нарушило бы нормальное протекание указанных регуляторных процессов.

**453.** Начинаем сразу же искать возможные связи между предпринятыми сотрудником мерами и желудочной секрецией. Что могли устранить эти меры? Какие-то пищевые раздражители. Какие? Очевидно, запах пищи, остатки которой могли быть во рту, в карманах, на несвежем халате. Именно об этом подумал сначала Павлов. В действительности же сотрудник обнаружил и доказал наличие периодической «голодной» деятельности желудка. Так что, если уверен в своей правоте — держись до конца!

**454.** Если трипсин активируется только в 12-перстной кишке, значит, возьмем панкреатический сок непосредственно из протока поджелудочной железы и проверим его протеолитическую активность. Она будет отсутствовать. Еще один пример физиологической целесообразности: БАВ активируется там, где оно должно проявить свою активность, и поэтому «по дороге» ничего не сможет повредить.

**455.** Сначала правило САС. Указанные продукты по сравнению с другими содержат большое количество клетчатки. Теперь правило АСФ. Клетчатка в организме человека не усваивается, но оказывает сильное механическое воздействие на стенки желудка и кишечника, способствуя их перистальтическим сокращениям. Следовательно, у больного могут иметь место явления атонии кишечника и необходимо усилить перистальтику.

**456.** Правило АСФ. Билирубин — конечный продукт распада эритроцитов. Он образуется в печени и затем экскретируется с желчью и выводится через кишечник. Если этот процесс нарушен, то избыток билирубина переходит в кровь, что говорит о патологии печени.

**457.** Правило АРР-ВС. Поскольку не сказано, в чем именно состояли осложнения, то применим прямое правило и попытаемся установить их сущность, исходя из различий между системами «тонкая кишка» и «толстая кишка». Причем будем сразу же искать то различие, которое может привести к осложнениям при пластике. Конечно, дело не в особенностях кишечного сока или моторики кишки. Эти различия не являются принципиальными. А вот наличие в толстой кишке огромного количества микроорганизмов играет решающую роль. После пластики микробы могут инфицировать дыхательные пути, что представляет большую опасность.

**458.** Гипофиз — «дирижер» эндокринной системы. Выделяемые им гормоны управляют работой многих других желез внутренней секреции. Аналогично и в двенадцатиперстной кишке образуется множество гормонов (тканевые гормоны), которые оказывают разнообразные воздействия на работу пищеварительной и некоторых других систем.

**459.** Вы уже знаете, что в задачах с корректным условием каждое слово несет необходимую информацию — основную или вспомогательную. В данной

задаче говорится не просто «утром», а «утром после вставания». Теперь применим прямое правило APP-BC. Чем отличается «вставание» от «лежания»? Вертикальным положением тела. В узле пересечения у нас элементы «каловые массы» и «положение тела». При вертикальном положении скопившиеся за ночь в прямой кишке каловые массы начинают давить на нижние, наиболее чувствительные части ее ампулы, что и вызывает позыв к дефекации. А почему это бывает не всегда и не у всех людей? Возможные ответы найдите сами, используя принцип регуляции.

**460.** Сущность ответа понятна, нужно только точно его сформулировать. Очевидно, что работать следует на микроуровне, поскольку речь идет об ионах. В условии задачи сказано, что основное значение имеет скорость нарастания концентрации кальция в мышечных клетках. Это зависит от многих факторов. Нужно постараться найти показатель, обобщающий действие этих факторов. Поразмыслив, придем к выводу, что упомянутые в условии препараты повышают пропускную способность кальциевых каналов в мембранах гладкомышечных клеток желудка.

**461.** Наши правила здесь не потребуются. Просто нужно кое-что вспомнить, а еще лучше — сообразить. Очевидно, что в ЖКТ могут действовать факторы двух типов — механические и химические. Чем больше градиент давления между желудком и 12-перстной кишкой, тем быстрее эвакуируется содержимое привратника. Следовательно, если кишка пустая, то градиент больше и эвакуация идет быстрее. Но, когда порция химуса попадает в кишку, градиент давления уменьшается и эвакуация замедляется. Понятно, что этот механизм основан на сопоставлении интенсивности раздражения механорецепторов желудка и кишки.

Из химических факторов основными являются соляная кислота и жир. Со стороны желудка они ускоряют эвакуацию, со стороны кишки — тормозят. Кроме того, при попадании их в кишку они вызывают освобождение секретина и ХКПЗ. Эти последние факторы в свою очередь стимулируют желудочную секрецию, но тормозят эвакуацию.

## 9.5. Обмен веществ и энергии

### Тренировочные задачи

**462.** *Целесообразно ли в жаркую погоду кормить собаку мясом?*

**Решение.** Белковая пища в силу специфически-динамического действия на 30 % повышает уровень обмена. В жару это может привести к дополнительному перегреванию организма. ▷

**463.** *Содержание воды в органах у разных людей примерно одинаково. В то же время процент воды во всем теле у них различен. В частности,*

*в организме женщин воды в процентном выражении в среднем меньше, чем у мужчин. В чем причина этих различий?*

**Решение.** Задача на правило САС. Чем отличаются по составу организмы мужчин и женщин? Конечно, в данном случае нас должны интересовать ткани, а не отдельные вещества. В этом плане основное различие в том, что у женщин обычно имеется больше жировой ткани. А жир содержит очень мало воды. Поэтому, чем больше жира входит в состав тела, тем меньше процентное содержание воды в целом организме. ▷

**464.** *Как изменится величина ДК после длительной гипервентиляции?*

**Решение.** Правило АСФ. При гипервентиляции количество углекислого газа в крови снижается. Это приводит к нарушению равновесия в бикарбонатной буферной системе и освобождению из бикарбонатов некоторого количества углекислого газа, который в конечном счете выводится из организма. После прекращения гипервентиляции образующаяся в организме углекислота связывается с бикарбонатами (занимает «освободившееся место»). Поэтому в выдыхаемый воздух переходит меньше  $\text{CO}_2$  и величина ДК, которую мы рассчитываем по отношению количества выделенного углекислого газа к количеству поглощенного кислорода, оказывается ниже нормальной (вплоть до 0,4). ▷

**465.** *На берегу реки застыли рыболовы. Невдалеке прогуливаются дачники, которые оживленно обсуждают какие-то вопросы. А вокруг летают проклятые кровопийцы — комары. Но они почему-то почти не трогают рыболовов, зато с удовольствием набрасываются на дочников. Чем Вы можете объяснить такое предпочтение?*

**Решение.** Очень наглядная задача для применения обратного правила АРР-ВС. Ситуация 1-2. Одна система (комары) по-разному взаимодействует с двумя другими системами (рыболовы и дачники). Результаты различны, причина пока неизвестна. Значит, будем, как всегда, сравнивать узлы пересечения. В одном узле дачники и много комаров, в другом — рыболовы и мало комаров. Но комары садятся не вообще на человека, а на его кожу. Значит, из систем «рыболов» и «дачник» выбираем элемент «кожа рыболова» и «кожа дачника». Чем же они различаются? Понятно, что дело именно в коже, а не в специализации комаров по родам деятельности людей. Будем надеяться, что Вы уже полностью забыли о методе проб и ошибок и не станете просто перебирать всякие экзотические предположения, вроде того что кожа рыболовов из-за близости воды и рыбы приобрела неприятный для комаров запах и т. п. Если условие задачи корректно, нужно исходить

прежде всего из него. Итак, каким свойством может различаться кожа рыболовов и дачников? Рыболовы сидят неподвижно, а дачники ходят, оживленно разговаривают, да еще и постоянно отмахиваются от назойливых комаров. В результате в организме дачников образуется повышенное количество тепла. С кровью оно переносится в кожу и нагревает ее. А тепло — один из главных факторов, который помогает комарам находить добычу. Второй фактор — избыток углекислого газа, также сопровождающий живые существа. Его больше вокруг активно ведущих себя дачников. Так что в обществе комаров нужно сидеть потише и дышать пореже! ▷

**466.** *Экспериментальное животное подвергают полному голоданию. Нужно определить момент, когда организм будет находиться уже в предсмертном состоянии.*

*Какой показатель будет в этом отношении наиболее информативным?*

**Решение.** Взаимодействия систем нет. Подумаем о процессах, происходящих при полном голодании. Значит, потребуется правило АСФ. В системе «полное голодание организма» необходимую энергию можно получать только за счет расходования органических веществ, входящих в состав тела. Умение мыслить физиологически должно подсказать Вам, что самое ценное организм начнет расходовать в последний момент, в критическом состоянии, когда другого выхода уже не будет. Самое ценное — это тканевые белки. Они начнут распадаться только после исчерпания запасов углеводов и жиров. Свидетельством этого станет резкое возрастание количества азота в моче. Это и есть грозный показатель предсмертного состояния. ▷

**467.** *Двум испытуемым предлагают физиологическое соревнование. В течение определенного времени они оба будут дышать со строго одинаковой частотой и глубиной. У одного определяют общее количество воздуха, которое он вдохнул, у другого — количество воздуха, которое он выдохнул. Победит тот, чей показатель окажется больше. Какой вариант Вы выбрали бы для себя, участвуя в таком соревновании? Почему? В каком случае соревнование всегда заканчивалось бы вничью? Проблема чисто технической организации соревнования Вас не должна интересовать. Читайте, что условия строго соблюдаются.*

**Решение.** Несмотря на нарочито замысловатую форму задачи сущность ее весьма проста. Она сводится к вопросу — какого воздуха больше — вдыхаемого или выдыхаемого? Поскольку между вдохом и выдохом с газами в организме что-то происходит, остается сделать один —

два шага с правилом АСФ. Итак, система «газообмен в организме». Выбираем только те элементы, которые могут быть непосредственно связаны с условием задачи. Из вдыхаемого воздуха забирается часть кислорода, а в выдыхаемый поступает некоторое количество углекислого газа. Остается только сравнить эти количества. Об этом говорит величина ДК, в обычных условиях всегда не превышающая единицу. Следовательно, количество выделенного углекислого газа всегда меньше количества поглощенного кислорода. Поэтому для победы нужно выбирать вдыхаемый воздух. При строгом соблюдении условий задачи его всегда будет больше. А ничья получится, если бы удалось создать такую искусственную ситуацию, когда в организме окислялись бы только углеводы и ДК стал равным единице. ▷

**468.** Эта задача непосредственно связана с предыдущей и приводится для того чтобы Вы лишний раз попрактиковались в применении правил. Как доказать, что количество выдыхаемого воздуха меньше, чем вдыхаемого, если нет возможности измерить эти величины?

**Решение.** Обе системы и «вдыхаемый воздух» и «выдыхаемый воздух» в узлах пересечения с организмом содержат одни и те же элементы — кислород, углекислый газ и азот. Каждый из них соотносится с количеством воздуха, в котором он находится, через элемент «концентрация». Но для того чтобы этот элемент можно было использовать для решения задачи, необходимо, чтобы содержание какого-то газа в воздухе не изменялось в ходе газообмена. В таком случае изменения концентрации этого газа будут зависеть только от общего количества воздуха.

Этому требованию отвечает азот. Его концентрация в пробе выдыхаемого воздуха всегда выше, чем в такой же пробе вдыхаемого. ▷

### Задачи для самоконтроля

---

**469.** Вычислить количество выделившейся энергии, если за время опыта окислялись только углеводы, и при этом выделилось 6 литров  $\text{CO}_2$ .

**470.** У молодой здоровой женщины при поступлении с пищей 120 г белка в сутки выделено с мочой за то же время 16 г азота. Какое предположение о состоянии женщины можно сделать?

**471.** В ранних калориметрических опытах использовались ледяные калориметры. Они представляли собой двустенную камеру, пространство между стенками которой заполнялось льдом. В камеру помещали

экспериментальное животное. В зависимости от количества выделенного тепла таяла определенная часть льда, что и учитывалось при последующих расчетах. Имеются следующие материалы — медь, железо, никель, стекло, опилки, гранит. Какой материал Вы предложите для изготовления наружной и внутренней стенок калориметра?

**472.** А теперь еще одна фантастическая задача. В юмористическом рассказе писателя-фантаста И. Варшавского говорится о «неедяках»-существах, которые жили не питаясь, а необходимую энергию получали за счет фотосинтезирующих бактерий, находившихся у них в крови, причем признак этот был запрограммирован генетически. Свет проникал через очень тонкие покровы тела и стенки сосудов. Придумайте другие варианты «неедяк».

**473.** Насыщенный влагой воздух при температуре тела содержит ровно вдвое больше водяных паров, чем насыщенный воздух при комнатной температуре. Исходя из этого, предположите, что происходит с выдыхаемым воздухом в дыхательных путях животных, обитающих в пустыне?

**474.** У животного при помощи соответствующих таблиц определили с достаточной точностью вес различных органов. Затем провели эксперимент с полным голоданием, после которого животное погибло. Двум студентам поручили определить степень истощения голодавшего животного по изменению веса его органов. Каждый студент взял для исследования по два органа. Затем один сообщил, что истощение было очень значительным, а другой, напротив, — очень незначительным. Возможны ли такие расхождения?

**475.** Почему после прекращения усиленной мышечной деятельности, например, бега работа сердца и дыхание в течение некоторого времени сохраняются на повышенном уровне?

**476.** На испытуемом поставлено два опыта в идентичных условиях с определением расхода энергии методом непрямой калориметрии. В одном опыте учитывался дыхательный коэффициент, в другом — нет. Насколько велики будут различия данных, полученных в каждом из опытов?

**477.** Как доказать, что в процессе лечения заболевания щитовидной железы произошло улучшение ее состояния?

### Решения задач для самоконтроля

---

**469.** Очень простая задача расчетного характера. Если окислялись углеводы, то ДК равен 1. Следовательно, количество поглощенного кислорода тоже



6 л. Калорический эквивалент кислорода при ДК равном единице составляет 5,05 ккал. Умножим эту величину на 6 и получим 30,3 ккал.

**470.** 16 грамм азота получаются из 100 грамм белка. А с пищей поступило 120 грамм. Если такая ретенция азота наблюдается в течение длительного времени, то это может быть связано с беременностью, когда часть белка идет на построение тела плода.

**471.** Правило АСС. Какие требования предъявляются к системе «калориметр» в условиях данного опыта? Внутренние стенки должны очень хорошо проводить тепло, чтобы быстро передавать его льду. Наружные же стенки, наоборот, должны быть возможно менее теплопроводными, чтобы изолировать лед от воздействия внешней температуры. По таблицам найдем — для внутренних стенок — медь, для наружных — опилки между стеклами.

**472.** Разумеется, какой-то однозначный ответ здесь дать нельзя. Но было бы очень интересно посмотреть, какие варианты смогли предложить Вы. Такие задачи очень полезны не только для тренировки фантазии, но и для выявления того, насколько Вы, как принято говорить, владеете предметом!

**473.** Главное в условиях пустыни — экономить воду. Для этого у пустынных животных имеется целый ряд приспособлений. В их числе и уменьшение количества водяных паров в выдыхаемом воздухе, который в дыхательных путях всегда насыщается влагой до 100 %. Теперь понятии ответ, вытекающий из условия задачи. В дыхательных путях пустынных видов животных воздух значительно охлаждается и поэтому уносит с собой меньшее количество воды.

**474.** Задачу можно решить без правил по аналогии с задачей № 466. В этой задаче решение происходило на микроуровне — какие вещества наиболее ценны для организма? Ответ — тканевые белки. В данной задаче ответ ищем на макроуровне — какие органы наиболее важны для организма? Ответ — сердце и мозг. При смертельном голодании вес этих органов уменьшается всего на 2–4 % В то же время мышцы и печень теряют 55–30 % своей массы.

**475.** Правило АСФ. Когда человек начинает бежать, усиление работы системы «мышцы» происходит скачкообразно. Так же возрастает и образование метаболитов. Но в системах «кровообращение» и «дыхание» повышение деятельности может происходить только постепенно. Поэтому пока установится стационарное состояние в отношении поступления и расхода кислорода, часть продуктов метаболизма остается недоокисленной. Это так называемый кислородный долг. Он погашается в течение некоторого времени уже после прекращения усиленной физической работы. В течение этого периода погашения сохраняется учащенная работа сердца и дыхания, постепенно возвращающаяся к исходным значениям.

Эта задача в общем-то на память и внимание. Ее решение почти полностью совпадает с решением задачи № 125.

**476.** Простой пример использования прямого правила АРР-ВС. В узлах пересечения в одном случае количество потребленного кислорода, величина ДК и калорический эквивалент кислорода, в другом случае ДК неизвестен и в узле пересечения отсутствует. Остается уточнить, что нам дает знание

величины ДК. Дело в том, что одно и то же количество кислорода дает разное количество энергии в зависимости от того, на окисление каких веществ было израсходовано данное количество кислорода. А именно об этом и говорит величина ДК. Однако, различия калорического эквивалента кислорода даже для крайних значений ДК не очень велики, соответственно 4,70–5,05. Поэтому если условно принять величину неизвестного нам ДК за 0,85, то различия полученных в двух наших опытах данных не превысят 3–4 %.

**477.** Для этого нужно проследить за показателями, которые отражают работу железы, например, величина основного обмена, интенсивность поглощения меченого йода, определение в крови концентрации тиреотропного гормона, триодтиронина и тироксина.

## 9.6. Терморегуляция

### Тренировочные задачи

**478.** При подготовке кошки к участию в выставке некоторые хозяева содержат ее на холоде и при этом кормят жирной пищей. Зачем это делают?

**Решение.** Правило АСФ. Всякое внешнее воздействие, тем более продолжительное, вызывает в организме приспособительные реакции. Это справедливо и для действия холода. Какой же из возникающих при этом сдвигов может иметь значение на выставке? При действии холода происходит усиленное отрастание шерсти, что ценится. А зачем кормят жирной пищей? На холоде увеличиваются теплотери, а жир обладает наибольшей теплотворной способностью. Следовательно, такая диета повышает теплопродукцию. ▷

**479.** Экспериментальное оперативное вмешательство привело к тому, что существенно снизилась способность животного поддерживать изотермию в условиях низкой температуры среды. Какова возможная локализация оперативного вмешательства?

**Решение.** Правило АСФ. Постройте систему «теплопродукция». В нее должны войти органы и ткани, участвующие в выработке тепла, а также нервные центры, управляющие этим процессом. Оперативным путем можно повлиять на два основных звена в этой системе — щитовидную железу и задний гипоталамус. ▷

**480.** Температура воздуха +38° С. Раздетый человек испытывает следующие способы борьбы с перегревом: а) лежит, свернувшись

«калачиком»; б) находится в воде при той же температуре; в) заворачивается в мокрую простыню; г) стоит.

*Расположите эти способы в порядке снижения эффективности.*

**Решение.** Правило АСФ. Пути отдачи тепла организмом — конвекция, радиация, испарение пота, кондуктивность. При температуре  $38^{\circ}\text{C}$  основную роль играет испарение. Ответ следующий: в), г), а), б). Обоснуйте этот ответ. ▷

**481.** Почему при одной и той же температуре воздуха мы больше зябнем в «слякотную» погоду, чем в сухую?

**Решение.** Применим обратное правило АРР-ВС. Узлы пересечения взаимодействующих систем «человек» и «воздух» отличаются влажностью воздуха. Более влажный содержит в избытке пары воды и благодаря этому становится более теплопроводным. Поэтому отдача тепла с поверхности тела идет быстрее, чем в сухом воздухе и человек зябнет. ▷

**482.** Какую общую физиологическую функцию выполняют уши кролика, хвост крысы и рога козла?

**Решение.** Поскольку речь идет об общей функции, то в данном случае надо искать не различия, а сходство элементов систем, перечисленных в условии. Какие общие особенности можно выявить у них? Во-первых, большая поверхность. Во-вторых, отсутствие шерстного покрова или слабая его выраженность (уши кролика). В-третьих, богатая васкуляризация. Теперь свяжем все эти признаки с работой системы «терморегуляция». К теплопродукции они никакого отношения иметь не могут, значит, дело в теплоотдаче. Действительно, все эти особенности способствуют усиленной теплоотдаче. Например, у некоторых видов крыс в условиях высокой температуры среды объем кровотока в хвосте увеличивается в 180–200 раз. Нагретая кровь, протекая по обширной поверхности, лишенной шерсти, отдает большое количество тепла. ▷

**483.** Всегда ли увеличение количества выделяющегося пота приводит к увеличению теплоотдачи?

**Решение.** Охлаждающий эффект дает не выделение пота, а его испарение. Если пот выделяется очень обильно, он стекает по коже, не успевая испариться. ▷

**484.** В опытах на животных и людях показано, что сразу же после приема ледяной воды температура кожи повышается. Чем можно объяснить этот, казалось бы парадоксальный эффект?

**Решение.** Используем обратное правило АРР-ВС. Сравним системы «поступление ледяной воды в организм» и «нет ледяной воды в организме». Построим узлы пересечения. Из системы «воздух» в узле пересечения находятся элементы «температура воздуха» и «скорость движения воздуха». Из системы «кожа» — элементы «приток крови» и «испарение жидкости» (пота). Температура кожи зависит от взаимодействия этих четырех элементов. Об окружающем воздухе в задаче ничего не говорится. Значит, мы должны рассмотреть элементы системы «кожа» до и после приема ледяной воды. При этом необходимо напомнить, что испарение жидкости через кожу происходит постоянно, даже, если это внешне незаметно (неощущаемая перспирация).

Итак, изменение температуры кожи может произойти в двух случаях. Или после приема ледяной воды сосуды кожи расширяются, или уменьшается испарение жидкости с поверхности кожи. В условиях охлаждения внутренней среды организма регуляторная реакция может состоять только в уменьшении испарения жидкости с поверхности кожи, что приведет к уменьшению потерь тепла. Это и обуславливает повышение температуры кожи. Понятно, что такой эффект будет кратковременным, потому что вода в желудке и кишечнике постепенно нагреется. ▷

**485.** Почему начало лихорадки, приводящей к резкому повышению температуры тела, сопровождается ознобом и дрожью, а после кризиса с последующим возвратом температуры к нормальному уровню больной сильно потеет?

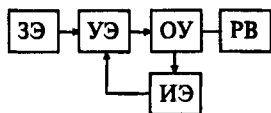


Рис. 9.4. Система «терморегуляция»

**Решение.** Решить задачу невозможно, если не знать хотя бы в общих чертах механизм лихорадочной реакции. Он состоит в том, что под влиянием факторов, вызывающих лихорадку, например, инфекционных, лейкоциты выделяют особое вещество — лейкоцитарный пироген. Он воздействует на те нейроны в гипоталамусе, которые определяют уровень температуры тела, поддерживаемый системой терморегуляции (задающий элемент в системе регулирования).

В результате этот уровень смещается от 36–37° С до 38–41° С. Теперь посмотрим на рис. 9.4. В блок сравнения поступает информация от ЗЭ о том, что температура тела должна быть, допустим, 40° С, а по обратной связи приходит сообщение, что на самом деле она составляет, скажем 36,5° С. Блок сравнения оценивает такую ситуацию, как сильное охлаждение организма. В результате возникает озноб, дрожь и температура повышается до требуемого уровня. При кризисе картина

обратная. Опасность миновала и ЗЭ возвращает величину температуры тела к нормальному значению. Но по обратной связи все еще поступает информация о высокой температуре. Центры реагируют на это, как свидетельство перегревания. Начинается усиленное потоотделение и температура снижается.

Принцип целесообразности и здесь выступает наглядно — повышение температуры способствует обезвреживанию микробов, помогает организму бороться с врагом. Но, если этот механизм сработает слишком интенсивно и температура повысится до опасного уровня, то может нарушиться работа сердца и нейронов головного мозга. В таком случае температуру необходимо снизить лекарственными средствами. Напомним еще раз — все неприятности при борьбе организма с болезнью возникают только по одной из двух причин — или защитные силы организма действуют слишком слабо, или, наоборот, чересчур сильно. ▷

**486.** У белых крыс потоотделение практически отсутствует. Поэтому у них механизм борьбы с перегреванием состоит в обильном выделении слюны и размазывании ее по поверхности тела. Испорение слюны дает охлаждающий эффект, аналогичный испорению пота. В экспериментах с длительным воздействием высокой температуры среды было показано, что некоторые крысы способны выделить количество слюны, превышающее объем плазмы крови. Как это может произойти?

**Решение.** Конечно, применим правило АСФ и построим систему «образование слюны». Слюна на 98 % состоит из воды. Вода фильтруется в слюнной железе из плазмы крови. А что произойдет, если плазма отдаст значительную часть воды? В ней повысится осмотическое давление и в результате вода станет из-за разности осмотических давлений поступать в плазму из межклеточной жидкости. Теперь и в последней повысится осмотическое давление и в межклеточное пространство начнет переходить вода из тканей, прежде всего из мышц. В итоге произойдет сильное обезвоживание мышц. Это еще один пример того, что, реагируя на опасность, организм обеспечивает прежде всего главную функцию, жертвуя ради нее менее важным. ▷

### Задачи для самоконтроля

**487.** Одно животное периодически помещают в холодную воду, а другое в комнату с воздухом той же температуры. У кого более значительно изменится обмен веществ?

**488.** Почему человек, находящийся на морозе в состоянии алкогольного опьянения, особенно подвержен угрозе замерзания?

**489.** Почему в нейлоновой рубашке жара переносится значительно тяжелей, чем в хлопчатобумажной?

**490.** У людей, адаптированных к тепловым воздействиям, в поте увеличивается количество жирных кислот. В чем состоит приспособительное значение этого сдвига, который является примером биохимической адаптации.

**491.** Почему в жаркую погоду ветер приятен, а в холодную наоборот?

**492.** Как доказать, что гипоталамические центры терморегуляции реагируют на комплексный сигнал, а именно: и на температуру крови, притекающей к гипоталамусу, и на температуру кожи?

**493.** В состоянии клинической смерти через 5–6 минут происходит гибель клеток КБП. Поэтому реанимацию необходимо начинать буквально в первые же секунды после наступления клинической смерти. Каким образом можно продлить продолжительность периода обратимой клинической смерти?

**494.** Почему в холодную погоду воробьи «нахохливаются»?

**495.** Теплоизоляционные свойства меха у полярного песца настолько велики, что позволяют животному поддерживать температуру тела, на 80–100 градусов превышающую температуру среды. Однако, у песца есть небольшая часть тела, которая имеет температуру на 30 градусов ниже, чем все остальное. Какая же это часть?

**496.** Почему жители Средней Азии летом, когда очень жарко, одевают ватные халаты?

**497.** Если человек вынужден работать при температуре среды, превышающей температуру тела, и стопроцентной влажности воздуха, то в таких условиях все механизмы теплоотдачи становятся неэффективными. Поэтому может наступить опасное для жизни перегревание. Что можно сделать искусственным путем для облегчения состояния человека? Использование защитных костюмов исключено.

### Решения задач для самоконтроля

**487.** Правило АРР-ВС. Рассмотрим различия между системами «вода» и «воздух» и выберем из них то, что может иметь отношение к системе терморегуляции. Теплопроводность воды значительно выше, чем воздуха. Поэтому и ее охлаждающая способность намного больше. При воздействии холода об-

мен веществ (теплопродукция) компенсаторно увеличивается. Понятно, что это увеличение будет больше при действии холодной воды.

**488.** Правило АРР-ВС. Поскольку различия результатов известны, правило обратное. Сравним узлы пересечения системы «холод» с системами «трезвый человек» и «пьяный человек». У пьяного в узле пересечения должен появиться элемент, связанный с действием холода и имеющий отношение к системе «терморегуляция». Этот элемент — просвет сосудов. Под действием алкоголя сосуды кожи расширяются. По ним протекает увеличенное количество крови и это создает субъективное ощущение тепла несмотря на продолжающееся действие холода. Таким образом алкоголь извращает обратную связь в системе терморегуляции. Кроме того, он способствует за счет быстрого окисления образованию больших количеств тепла в организме. Из-за ослабления самоконтроля и субъективного ощущения тепла пьяный человек на морозе распахивает шубу, что еще больше способствует усилению теплоотдачи и опасному для жизни переохлаждению.

**489.** Правило САС. Чем отличается нейлоновая ткань от хлопчатобумажной? Она очень плохо пропускает воздух и водяные пары. В жаркую погоду пододежный слой воздуха быстро нагревается до температуры тела. Так как этот воздух не уходит в атмосферу, градиент температуры с наружным воздухом исчезает и прекращается теплоотдача конвекцией и радиацией. Остается испарение пота. Выделяющийся в пододежное пространство пот быстро полностью насыщает находящийся в нем воздух, потому что водяные пары также не проходят через нейлоновую ткань. В результате пот перестает испаряться и только стекает по коже. Механизмы теплоотдачи перестают работать и может наступить перегревание организма.

**490.** Правило АСФ. Охлаждающее действие пота связано с его испарением с кожи. Следовательно, чем больше пота успевает испариться за единицу времени, тем эффективней теплоотдача. Как же влияют жирные кислоты на испарение? Как известно, они понижают поверхностное натяжение. Благодаря этому капли пота лучше растекаются по коже и быстрее испаряются.

**491.** Правило АСФ. В чем сущность действия ветра? Он сдувает прогретый слой воздуха, непосредственно соприкасающийся с кожей. На смену этому слою приходит более холодный. В жару это оказывает освежающее действие, а при низкой температуре способствует дополнительному охлаждению.

**492.** Правило АСФ. Сущность вопроса в том, что реакция нейронов гипоталамуса на температуру крови зависит не только от этой температуры, как таковой, но и от температуры кожи в данный момент. Для доказательства этого нагревают до определенной температуры область гипоталамуса, в которой находятся центры терморегуляции, регистрируют их электрическую активность и затем изменяют температуру кожи. При этом наблюдаются изменения электрической активности нейронов гипоталамуса при одной и той же температуре крови, но разной температуре кожи.

**493.** Правило АСФ. Почему погибают нейроны мозга, в первую очередь КБП вскоре после наступления клинической смерти? Главная причина —

аноксия, отсутствие кислорода, который интенсивно потребляется мозгом. Следовательно, чтобы продлить состояние клинической смерти, необходимо уменьшить интенсивность метаболизма, что снизит потребность в кислороде. Для этого можно охладить организм до 28–30 градусов. Это позволит выиграть время для проведения реанимационных мероприятий.

**494.** Правило АСС. Что изменится в системе «перьевой покров» при нахоливании? Между поднятыми перьями помещается больше воздуха, что улучшает теплоизоляцию и уменьшает теплопотери.

**495.** Естественно, это часть тела, на которой совершенно нет меха. Догадаться нетрудно. Вы, наверно, подумаете, что должны существовать механизмы, не позволяющие носу замерзнуть, и будете правы. Но все-таки незащищенную мехом поверхность согреть труднее. Поэтому температура носа у полярных животных значительно ниже температуры тела.

**496.** Задача относится не к легкой промышленности, а к термодинамическому подходу в физиологии. Самопроизвольные процессы идут по градиенту. На холоде нагретое тело быстро отдает тепло. В этих условиях ватный халат будет уменьшать теплоотдачу, задерживая теплый воздух в подхалатном пространстве. В сильную же жару градиент изменяет направление и организм будет не отдавать тепло, а получать его от горячего воздуха. В такой ситуации ватный халат способствует ограничению теплового потока, поступающего к телу.

**497.** В условиях, указанных в задаче, охлаждающий эффект может дать только испарение жидкости. Но влажность окружающего воздуха стопроцентная. Значит, нужно обдуть человека струей сухого и желательнее холодного воздуха. Тогда пот сможет испаряться в обтекающий тело слой более сухого воздуха.

## 9.7. Выделение

### Тренировочные задачи

---

**498.** *Существуют климатические курорты, на которых лечат больных с заболеваниями почек. Каковы особенности климата на этих курортах?*

**Решение.** Очевидно, что климатические факторы сами по себе не могут повлиять непосредственно на механизмы образования мочи. Значит, влияние косвенное. В таком случае остается единственная возможность — уменьшить нагрузку на почки. Значит, используем правило АСС и строим систему «органы выделения». Это почки, потовые железы, в меньшей степени кишечник и некоторые другие органы. Основная часть мочи — вода. Каждый сутки в клубочках фильтруется 180–200 литров воды и затем 99 % ее подвергается реабсорбции в канальцах. Чтобы



разгрузить почки от этой работы, ее частично перекладывают на потовые железы. Особенно энергично они работают в сухую и жаркую погоду. Именно таким и является климат на упомянутых курортах. ▷

**499.** *Один человек выпил два стакана соленой воды, второй — два стакана водопроводной воды, третий пять минут полоскал рот соленой водой. Как изменилась величина диуреза у каждого?*

**Решение.** Правило АСФ. Исследуем систему «диурез». Его величина во многом зависит от осмотического давления крови. Если в крови много солей, вода экономится, чтобы не допустить дальнейшего увеличения осмотического давления. Соответственно диурез уменьшается. Если солей мало, избыток воды выводится и диурез увеличивается. Соленая вода повышает осмотическое давление и диурез уменьшается. В водопроводной воде солей мало, она гипотонична и, следовательно, разбавляет кровь. Осмотическое давление крови снижается, диурез возрастает. Полоскание же рта соленой водой не влияет на диурез, так как в ротовой полости нет осморцепторов, раздражение которых вызывает осморегулирующий рефлекс. ▷

**500.** *Почему образование камня в мочеточнике тормозит диурез?*

**Решение.** Без камня работа системы «диурез» нормальная, с камнем — тормозится вплоть до полного прекращения образования мочи в соответствующей почке. Используем прямое правило АРР-ВС. Различия в узлах пересечения обусловлены наличием камня. Во-первых, это перекрытие — частичное или полное просвета мочеточника. Отток мочи затрудняется, что приводит к повышению внутривисцерального давления, которое является элементом подсистемы «фильтрация мочи». При повышении внутривисцерального давления фильтрация мочи уменьшается вплоть до полного прекращения. Во-вторых, растяжение стенок мочеточника вызывает сильную боль и, как следствие, болевую анурию. ▷

**501.** *Врач с терапевтической целью назначил больному вливание больших количеств изотонического раствора глюкозы. Через некоторое время состояние больного ухудшилось. В чем ошибка врача?*

**Решение.** Задача может показаться не совсем понятной. Ведь глюкоза вещество, которое никакого вреда причинить не может. Но ввели не просто глюкозу, а раствор глюкозы. Значит, проанализируем взаимодействие системы «раствор глюкозы» с системой «организм». Это взаимодействие начинается после попадания раствора глюкозы в кровь. Обратите внимание — раствор введен в большом количестве. Следовательно, в крови с одной стороны появилось много глюкозы, а с другой —

экрана зависит от количества рецепторов, возбужденных после введения раствора. У какой из собак «телевизор» будет светиться ярче?

**509.** Можно ли поставить дифференциальный диагноз сахарного или несахарного диабета, если в Вашем распоряжении имеется только набор полых пластмассовых шариков разного диаметра?

**510.** У экспериментального животного вызвали значительное уменьшение диуреза. Одновременно установили, что порция взятой у него крови оказывает суживающее действие на сосуды. Объясните механизм уменьшения диуреза.

**511.** Синтезировано новое безвредное для организма вещество. Как установить в эксперименте, можно ли использовать это вещество для определения коэффициента очищения?

**512.** В регуляции деятельности почек нервные влияния выражены слабее, чем гуморальные, но все же имеют место. В чем конкретно они проявляются?

**513.** В эксперименте на животном область канальцев почек подвергли избирательному охлаждению. Как это повлияло на содержание натрия в моче?

**514.** Почему при некоторых заболеваниях почек у больных возникают отеки?

**515.** У разных видов животных соотношение между толщиной коркового и мозгового слоя почек существенно отличается. Особенно большая величина коркового слоя наблюдается у грызунов, обитающих в пустыне. В чем физиологический смысл этой особенности?

**516.** Пищевая глюкозурия у здорового человека (появление глюкозы в моче) наблюдается после приема больших количеств углеводов. Через некоторое время глюкоза из мочи исчезает. Почему все это происходит? Ответ нужно дать в конкретной форме, описав работу соответствующих механизмов.

**517.** При растяжении предсердий избытком притекающей крови в них образуется натрийуретический гормон. Почему? В чем физиологическое значение этой реакции? Исходя из механизма действия данного гормона, к какой группе регуляторных факторов Вы его отнесете — быстро или относительно медленно действующих?

**518.** Снижение АД в приносящих сосудах почек может привести к катастрофическим последствиям из-за прекращения клубочковой фильтрации. В таких случаях вступает в действие защитный механизм. В почках образуется ренин, который после ряда превращений

трансформируется в ангиотензин-2, обладающий сильным сосудосуживающим действием и, следовательно, способствующий повышению КД. Как Вы думаете, можно ли ожидать, что ангиотензин-2 влияет также и на образование альдостерона? Почему?

**519.** Для кого более опасны значительные водные нагрузки — для грудного младенца или для взрослого человека?

### Решения задач для самоконтроля

**507.** Правило АРР-ВС. В узлах пересечения с одной стороны диурез, а с другой день или ночь. Ночью, а точнее во время сна изменяется целый ряд физиологических показателей. В значительном большинстве случаев в сторону уменьшения. Нужно найти среди них такой элемент системы, который непосредственно влияет на величину диуреза. Поразмыслив, приходим к выводу, что это величина АД. Ночью она уменьшается. Это приводит к снижению фильтрационного давления, уменьшению количества образующейся первичной мочи и в конечном счете к снижению диуреза.

**508.** Правило АСФ. Какие физиологические параметры могут измениться после введения в кровь солевого раствора? Это — объем плазмы и жидкости в межклеточном пространстве, а также осмотическое давление крови и ионный состав плазмы. У первой собаки будут возбуждаться только волюморцепторы, а у второй, кроме волюморцепторов еще и осморцепторы и натрийуретические рецепторы. Поэтому у второй собаки «телевизор» будет светиться ярче.

**509.** Правило САС. Нужно сравнить особенности порций мочи. Хотя у нас имеется только одна порция, но по условию задачи можно считать, что имеется моча двух больных — с сахарным диабетом и несахарным диабетом. Чем же они отличаются? При сахарном диабете в моче всегда содержится повышенное количество сахара. При несахарном диабете нарушена реабсорбция воды в канальцах почек и большой выделяет большое количество мочи. Понятно, что в последнем случае концентрация содержащихся в моче веществ значительно снижена. Теперь сопоставим две системы — «моча» и «полые пластмассовые шарики». По какому показателю различаются рассмотренные порции мочи? Прежде всего по плотности. Моча больного сахарным диабетом из-за избытка сахара более плотная, чем у здорового человека, у больного несахарным диабетом удельный вес мочи меньше, чем у здорового. Выталкивающая сила менее плотной жидкости в соответствии с законом Архимеда меньше. Поэтому можно найти шарики такого диаметра, которые будут в одной порции мочи тонуть (несахарный диабет), а в другой — всплывать (сахарный диабет).

**510.** Правило АСФ. Раз кровь приобрела сосудосуживающие свойства, значит, в ней появилось соответствующее вещество. Одновременно произошло уменьшение диуреза. Такое двойное действие может оказывать АДГ (вазопрессин). Однако известно, что вазопрессин суживает сосуды только при достаточно высоких его концентрациях. Значит, воздействие на животное привело к выделению больших количеств АДГ, что и проявилось в указанных двух эффектах.

**511.** Правило АСФ. Главное требование — вещество должно быть беспороговым то есть, не подвергаться в процессе образования мочи ни реабсорбции, ни секреции. Чтобы установить это, нужно сравнить эффекты, полученные при введении одному и тому же животному в идентичных условиях данного вещества и известного беспорогового вещества, например, инулина. Если будут получены идентичные результаты, значит, вещество беспороговое и может быть использовано. Если коэффициент очищения больше, чем у инулина, значит вещество дополнительно к фильтрации секретируется в полость канальцев, а если коэффициент меньше, чем у инулина, значит часть вещества реабсорбируется из канальцев. В обоих этих случаях вещество не подходит для использования с целью определения коэффициента очищения.

**512.** Сначала правило АСС. Какие структуры обеспечивают образование мочи?

Это сосуды — артериолы и капилляры клубочка и канальцы. На какие из них могут быть оказаны нервные влияния? Опыт должен подсказать Вам, что в первую очередь — это гладкие мышцы стенок артериол, обеспечивающих протекание крови через клубочки. При изменении просвета этих сосудов в них меняется количество протекающей крови и величина КД. В результате изменяется интенсивность фильтрации.

**513.** Правило АСФ. В канальцах происходит реабсорбция ряда веществ. Особенно большое значение имеет реабсорбция натрия. Этот процесс связан с активным переносом, так как идет против концентрационного и электрохимического градиента. С ним же сопряжен и транспорт глюкозы. Все это требует затраты энергии АТФ. При охлаждении метаболические процессы замедляются. Поэтому активный перенос натрия снижается, реабсорбция уменьшится и количество натрия в конечной моче увеличится.

**514.** Правило АСФ. Система «отек» отражает нарушение осмотического равновесия между кровью и межклеточной жидкостью. Например, при уменьшении содержания белков в крови в результате голодания. При этом уменьшается онкотическое давление крови, а следовательно, и ее общее осмотическое давление, что приводит к усилению перехода воды в ткани. Возникает отек. При патологическом процессе в почках в моче появляется белок. Потери же значительных количеств белка с мочой опять-таки приводят к снижению онкотического давления крови и появлению отеков.

**515.** Правило АСС. Размеры какой части нефрона зависят от толщины коркового слоя? Это почечные канальцы. Чем толще корковый слой, тем длиннее канальцы. Теперь перейдем к правилу АСФ. В чем состоит функция канальцев? В реабсорбции веществ, в первую очередь воды. Слово «пустыня» дает нам решающую подсказку. У пустынных грызунов большая протяженность канальцев позволяет за счет усиленного обратного всасывания воды сохранять ее в организме. При этом почки выделяют очень концентрированную мочу.

**516.** В соответствии с правилом АСФ построим систему «реабсорбция глюкозы». Во-первых, глюкоза реабсорбируется одновременно с транспортом иона натрия. Во-вторых, для этого в мембранах клеток почечных канальцев имеются специальные белки-переносчики. В третьих, на противоположной

стороне клетки комплекс натрий — глюкоза — переносчик распадается на свои три составных элемента. В четвертых, после этого освободившиеся переносчики возвращаются назад и способны переносить следующие комплексы натрия и глюкозы. Теперь найдем лимитирующее звено в этой системе. Понятно, что это количество переносчиков. По мере увеличения концентрации глюкозы в крови и, следовательно, в первичной моче все большее количество переносчиков будет включаться в транспортную систему. И, наконец, когда концентрация глюкозы достигнет некоторой критической величины, все переносчики окажутся «мобилизованными». Избыток глюкозы теперь не сможет реабсорбироваться и будет переходить в конечную мочу. Ничего не поделаешь, если все такси заняты, то лишние пассажиры идут пешком.

**517.** Сопоставим две системы «кровообращение» и «работа почек». Если предсердия растягиваются избытком крови, это говорит об увеличении ОЦК. Принцип регуляции подсказывает, что организм должен в этих условиях стремиться к снижению ОЦК, чтобы не перегружать сердце. Как же может помочь этому натрийуретический гормон? Правило АСФ. Натрий активно реабсорбируется в канальцах. Это, в свою очередь способствует реабсорбции воды. Для снижения ОЦК количество воды в организме необходимо уменьшить. Тогда становится понятным механизм действия натрийуретического гормона. Он способствует уменьшению реабсорбции натрия а, следовательно, и воды. В результате больше воды выводится с мочой и ОЦК уменьшается. Поскольку данный механизм гуморальный, то по сравнению с нервной регуляцией он является относительно медленно действующим.

**518.** Логика рассуждений такова. АД нужно повысить. Ангиотензин-2 обеспечивает это путем сужения сосудов. А теперь посмотрим на рис. 3.1. Какие еще факторы влияют на величину АД? Это работа сердца и ОЦК. Альдостерон на работу сердца непосредственно не влияет. Но он может изменять ОЦК, усиливая реабсорбцию натрия и воды. А в нашей ситуации ОЦК нужно увеличить, чтобы повысить АД. Отсюда очевиден вывод, что ангиотензин-2 действует двумя путями: непосредственно, суживая сосуды, и опосредованно, стимулируя образование альдостерона и тем самым способствуя задержке воды в организме.

**519.** К моменту рождения развитие почек еще не заканчивается и активно продолжается в течение первого года жизни. Поэтому для грудных младенцев водные перегрузки могут оказаться опасными, так как компенсаторные реакции почек пока еще весьма ограничены. Вспомните задачу № 42.

## 9.8. Внутренняя секреция

### Тренировочные задачи

---

**520.** Гипогликемия более опасна для организма, чем гипергликемия. Какое косвенное подтверждение этому можно привести?

**Решение.** В организме, как и в технике, наиболее важные механизмы дублируются («подстраховка»). В этом плане и следует оценить то, что существует лишь один гормон, снижающий уровень сахара в крови (инсулин) и семь гормонов, повышающих этот уровень. ▷

**521.** При раздражении эфферентного нерва, иннервирующего одну из эндокринных желез, наблюдались изменения ряда физиологических показателей. Какой фермент противодействует эффекту, вызываемому этим раздражением?

**Решение.**

**Внимание!** На первый взгляд может показаться, что задача на недостаточность информации. Действительно, в условии почти нет конкретных сведений. Но не будем торопиться, а призовем на помощь системный подход. Итак, дана система «эндокринная железа». Понятно, что ее раздражение приводит к выделению в кровь вырабатываемого гормона. Очевидно, что возникающие при этом физиологические сдвиги опять-таки связаны с действием данного гормона. Наконец, фермент, противодействующий эффекту гормона, должен этот гормон инактивировать. Таким образом мы установили общую картину, остается только определить, о каком гормоне идет речь.

В условии задачи говорится о железе, имеющей эфферентную иннервацию.

Прямые нервные влияния на секрецию гормона известны только для двух желез: мозговой слой надпочечников и эпифиз. Изменения различных физиологических показателей могут вызвать гормоны мозгового слоя — А и НА. При раздражении эфферентного нерва (в данном случае чревного) вначале выделяется главным образом А, а затем НА. Их разрушает фермент монооксидаза. Как видите, ничего загадочного в задаче нет. Требуется только определить, с какой системой мы имеем дело, и проанализировать последовательно цепь интересующих нас событий. ▷

**522.** Собаке ввели большое количество физиологического раствора. Повлияет ли это на деятельность гипофиза?

**Решение.** Прежде всего определяем, с какой системой будем работать. Если бы была введена вода, то сразу бы изменилось осмотическое давление крови и возник осморегулирующий рефлекс с участием АДГ. Но в нашем случае ввели физиологический раствор. Значит, осмотическое давление не изменилось, но зато возрос ОЦК. Необходимо

уменьшить его. Таким образом нужно проанализировать работу системы «регуляция ОЦК». Используем правило АСФ. Организм регулирует величину ОЦК путем увеличения выведения натрия, а вместе с ним и воды. Усиление выведения натрия достигается за счет уменьшения секреции альдостерона. В свою очередь этот эффект связан с уменьшением выделения АКТГ передней долей гипофиза в результате рефлекса с рецепторов правого предсердия, которое стало растягиваться притоком избыточного количества крови. Ответ на вопрос задачи получен. ▷

**523.** У здорового щенка, находящегося в обычных условиях, зарегистрирован положительный азотистый баланс. Усилится ли этот эффект, если в пищу, которую получает животное, большую часть углеводов заменить белками?

**Решение.** Правило АСФ. Положительный азотистый баланс связан с ростом животного (щенок). При этом происходит усиленный синтез белков, что обусловлено действием гормона роста (соматотропина). Теперь основной вопрос — играют ли какую-то роль углеводы в реализации действия соматотропина? Да, для его действия необходимо наличие углеводов. Поэтому, если из рациона исключить значительное количество углеводов, это будет тормозить действие соматотропина и, следовательно, не сможет увеличить ретенцию азота в организме. ▷

**524.** В литературе описан весьма редкий случай, когда небольшой автономный аппарат для подводных исследований с двумя американскими учеными на борту неожиданно потерпел аварию и упал на дно. Запасы пищи, воды и, главное, кислорода были ограничены. Срочно начались спасательные работы, которые закончились успешно, хотя и продолжались более двух суток. Ученые были живы, но запасы кислорода оказались к этому времени на пределе.

Представим, что в распоряжении попавших в аварию имелись два препарата, один из которых ускоряет расщепление тиреосвязывающего глобулина — ТСГ (белок, переносящий тироксин), а другой, наоборот, тормозит расщепление. Какой из этих препаратов следовало бы принимать, чтобы повысить шансы людей на выживание?

**Решение.** Правило АСФ. Система «выживание» содержит главный элемент — «экономия кислорода». Для этого нужно максимально снизить затраты энергии — не двигаться, завернуться в одеяло (чтобы не охлаждаться) меньше разговаривать и т. д. При расщеплении ТСГ освобождается тироксин, который усиливает окислительные процессы в организме. Хотя этот эффект начинает проявляться не сразу, а примерно через сутки, но в описываемой ситуации он успел бы сказаться

отрицательным образом — ускорил бы расход кислорода. Поэтому следовало принимать второй препарат. ▷

**525.** *Впервые основным симптомом сахарного диабета — наличие сахара в моче был обнаружен случайно без использования какой бы то ни было аппаратуры. Как это произошло? Попробуйте просто догадаться.*

**Решение.** Врач не забрал своевременно в лабораторию сосуд с мочой больного и через несколько часов обнаружил, что склянку облепили муравьи (по другой версии — мухи, но это не имеет значения). Анализ показал, что в моче много сахара. ▷

**Примечание.** Этот пример, как и множество подобных,шний раз подтверждает огромное значение для успешной врачебной работы такой черты, как наблюдательность. Если Вы неожиданно обнаружили нечто необычное, то не спешите сразу же отбросить его, а тщательно проанализируйте, используя правило APP-BC. (В данном случае — не отличается ли чем-либо проба, привлекающая муравьев, от обычных проб.)

**526.** *Многие гормоны циркулируют в крови в связанной с белками форме, в которой они временно утрачивают свою активность. В чем физиологический смысл такой связи?*

**Решение.** Если Вы подумали об этом, решая задачу 524 — отлично! Значит, вопрос «почему» постепенно становится для Вас естественным. Это очень важно. А для ответа воспользуемся простой аналогией. Зачем письма отправляют в конвертах? Это немножко хлопотно, но зато письмо не повредят в дороге и его никто не прочтает, кроме адресата. Белок — переносчик гормона — это молекулярный конверт, который защищает молекулу гормона от разрушения, пока она не достигнет клеток — мишеней, которым адресована. ▷

**527.** *В эпифизе образуется гормон мелатонин. Он, в частности, тормозит действие гонадотропных гормонов. Свет в свою очередь угнетает синтез мелатонина.*

*Можно ли на этом основании утверждать, что эпифиз принимает участие в регуляции годовых ритмов плодовитости млекопитающих?*

**Решение.** Построим из перечисленных элементов простую систему и убедимся, что чем больше света (длинный день), тем выше активность гонадотропных гормонов а, следовательно, и половых гормонов, регулирующих половое поведение. Поэтому периоды размножения приходятся на весну и лето. ▷

**528.** *Что произойдет с эритроцитами, если их поместить в мочу животного, которому перед этим в течение некоторого времени вводили вазопрессин?*



**Решение.** В узле пересечения систем «эритроцит» и «моча» под влиянием введения вазопрессина должен был появиться какой-то новый элемент, или же произошли изменения уже имевшегося элемента. Значит, применим правило АРР-ВС. А, чтобы узнать, какой же элемент изменился, вспомним, как действует вазопрессин (АДГ). Он уменьшает диурез за счет усиления реабсорбции воды. Следовательно, моча становится более концентрированной, а изменившийся элемент — это повысившееся осмотическое давление. Если оно станет достаточно высоким, то эритроциты в такой моче будут сморщиваться.

Вазопрессин, как показывает название, кроме антидиуретического действия вызывает сужение сосудов. Но нам должно быть ясно, что этот эффект не влияет на свойства мочи. ▷

**529.** Под влиянием ряда факторов у человека снизилась температура тела. В ответ на это включились терморегуляторные реакции. Изменился ли при этом синтез тиреотропного либерина в гипоталамусе?

**Решение.** Правило АСФ. Построим цепочку процессов, происходящих в ходе регуляторной реакции. Для повышения снизившейся температуры тела нужно, в частности, усилить окислительные реакции в организме. Этому способствует тироксин. Для усиления его синтеза потребуется тиреотропный гормон гипофиза, для выделения которого необходим тиреотропный либерин, образующийся в гипоталамусе. Таким образом на вопрос задачи следует ответить «да». ▷

**530.** Какие житейские наблюдения свидетельствуют о том, что высшие отделы головного мозга влияют на внутрисекреторную деятельность поджелудочной железы?

**Решение.** Наиболее известные примеры связаны с острым возникновением сахарного диабета после серьезных психических потрясений. Существовал даже термин «диабет биржевых маклеров», который возникал у некоторых биржевых игроков после финансовых катастроф. ▷

### Задачи для самоконтроля

**531.** Удаление части кишечника не представляет опасности для жизни. Но, если у животного удалить сравнительно небольшую 12-перстную кишку, то это приведет к гибели. В чем причина? Как доказать, что летальный исход не связан с тяжелыми нарушениями пищеварения?

**532.** Нервную регуляцию можно сравнить с работой телеграфа, который передает сообщения по строго определенному адресу. А с чем можно сравнить гормональную регуляцию?

**533.** При лабораторном содержании хомячков продолжительность светового дня можно изменять произвольно. Оказалось, что, если светлое время длится 12–14 часов, то хомячки размножаются нормально. Если же световой день сократить до 10 часов, то размножение прекращается. В чем состоит механизм этих реакций? Как он связан с естественными условиями?

**534.** Гормоны щитовидной железы влияют на состояние мозга. Какие существуют простые доказательства этого?

**535.** У молодой здоровой женщины обнаружено увеличение содержания в крови тиреокальцитонина. Можете ли Вы предположить что-либо о состоянии этой женщины?

**536.** Первичные и вторичные половые признаки начинают развиваться еще до структурно — функционального созревания половых желез. Более того, встречаются случаи патологически раннего полового созревания у детей. При этом опять-таки половые железы функционально еще незрелые. В чем же тогда состоит причина указанных явлений?

**537.** У здорового новорожденного ребенка частота мочеиспусканий достигает 15–20 раз в сутки. Удельный вес мочи при этом низкий. Поскольку ребенок здоров, данные особенности следует связать с недостаточностью у новорожденного какого-то механизма. Какого именно?

**538.** Что произойдет с функцией железы внутренней секреции, если в организм вводить большие дозы гормона, вырабатываемого этой железой?

**539.** Людям, пострадавшим при Чернобыльской аварии, в качестве профилактической меры вводили препараты йода. С какой целью это делали?

**540.** В одной семье произошел такой случай. Всеобщая любимица — породистая собака принесла необычно большой приплод — восьмерых щенят. Вскоре после родов без видимых причин у собаки начались сильнейшие судороги. Хозяйева не знали что делать, судороги усиливались. В конце концов произошла остановка дыхания и собака погибла. В чем причина? Можно ли было спасти животное? Задача трудная. Поищите подсказку в № 165.

**541.** Если гормон является белком или полипептидом, то его нельзя вводить перорально, так как он будет разрушен в пищеварительном

тракте протеолитическими ферментами. Приходится делать инъекции (например, инсулин), что сопряжено с рядом неудобств. Предложите безинъекционный способ введения таких гормонов.

**542.** При пересадке почки, например, на шею животного, она продолжает нормально функционировать. Это говорит о том, что для данного органа главную роль играет гуморальная регуляция, а не нервная. Деятельность гипофиза также регулируется гуморальным путем. Однако после аналогичной пересадки он перестает выделять многие гормоны. Почему?

**543.** Как определить наличие в крови животного или человека определенного гормона, не используя для этого никаких химических или физических методов?

**544.** Как доказать, что гонадотропные гормоны гипофиза оказывают свое действие не непосредственно, а через половые железы?

**545.** Можете ли Вы указать на какую-то связь между процессами аксонного транспорта и сокращениями мышц беременной матки?

### **Решения задач для самоконтроля**

---

**531.** Задача почти совпадает с задачей № 458. 12-перстная кишка — это гипофиз пищеварительной системы. Но как доказать, что дело именно в этом, а не в каких-то тяжелых нарушениях пищеварения? Если сделать животному операцию, после которой пища пойдет в обход по искусственному каналу, то, конечно, возникнет ряд нарушений, но без прямой опасности для жизни.

**532.** Наиболее близкая аналогия — работа радиостанции. Она посылает сигналы по принципу «всем, всем, всем». Но только те радиоприемники, которые настроены на данную волну, могут принимать передаваемые сообщения. Так и гормоны направляются с кровью ко всем органам, но подействовать могут только на те из них, которые имеют клетки-мишени, взаимодействующие с данным гормоном.

**533.** Из условия задачи следует, что продолжительность светового дня влияет на размножение. Физиологический смысл этого ясен — летом выращивать потомство легче, чем зимой. Механизмы, обеспечивающие этот эффект, описаны в задаче № 527.

**534.** Доказательства, действительно, простые. Достаточно понаблюдать за больными с гипер- или гипофункцией щитовидной железы. Для первых характерна повышенная возбудимость, эмоциональность, быстрое нервнопсихическое истощение, раздражительность и т. п. У вторых имеют место противоположные явления — вялость, апатия, пониженная возбудимость.

**535.** Тиреокальцитонин уменьшает количество ионов кальция в крови. Это происходит, в частности, при образовании новой костной ткани, что

требует больших количеств кальция. Если женщина здорова, значит, никаких переломов костей и т. п. у нее не было. На что же расходовался кальций? Очевидно, на построение костей плода. Следовательно, речь идет о беременной женщине. При кормлении младенца также расходуется много кальция, поступающего в молоко. Так что возможен и вариант кормящей матери.

**536.** Правило АСФ. Если какое-либо явление наблюдается даже при отсутствии главного элемента системы, вызывающего это явление, значит имеется еще какой-то известный или неизвестный нам элемент, действующий в том же направлении. В данном случае — это кора надпочечников, которая также вырабатывает половые гормоны — андрогены и эстрогены. У взрослых роль надпочечников в этом отношении незначительна, потому что уже функционируют половые железы и половая система полностью сформирована. Но в детском возрасте гормоны надпочечников могут способствовать развитию половых органов. Преждевременное, патологически раннее половое развитие связано с гиперфункцией коры надпочечников, вызванной чаще всего возникновением в ней опухоли.

**537.** Правило АСФ. Очень большая частота мочеиспусканий может быть связана или с недостаточностью самого механизма мочевыделения или с относительно большим количеством мочи, поступающей в мочевой пузырь. Поскольку в условии указано, что ребенок здоров, остановимся на втором предположении. В задаче говорится, что удельный вес мочи ниже, чем у взрослого. Значит, в ней относительно много воды и поэтому увеличено и общее ее количество. Не возникает ли у Вас аналогия, в данном случае чисто формальная, с несхарным диабетом? Действительно, причина одна и та же — недостаточное количество АДГ. Но у больного это связано с патологическим процессом, а у новорожденного младенца с недостаточной зрелостью структур, вырабатывающих этот гормон.

**538.** Эта задача важна для понимания того, что адаптивные механизмы могут приводить к неблагоприятным для организма сдвигам. Но виноваты в этом не эти механизмы, как таковые, а то, что организм был поставлен в условия, очень далекие от оптимальных. Общий принцип состоит в том, что орган, нагрузки на который резко уменьшены, столь же резко ослабляет свою функцию вплоть до атрофии структур этого органа. Например, бездействующие скелетные мышцы, миокард сердца при значительном ограничении физических нагрузок. Это общеизвестная, но, к сожалению, далеко не всегда учитываемая нами истина о пользе физических и любых других функциональных тренировок.

А теперь вернемся к нашей задаче. Правило АСФ в свете рассмотренной выше закономерности. Если гормон вводится извне, то деятельность железы, вырабатывающей этот гормон, тормозится вплоть до прекращения его образования. Может начаться даже атрофия железы. Если бы она могла говорить, то мы бы услышали «зачём вырабатывать продукт, если он и так есть в достаточном количестве». Одна из важнейших задач медицины — научиться определять оптимальный уровень нагрузки на орган в каждом конкретном случае.

**539.** Правило АСФ. Клетки щитовидной железы захватывают из крови иод в больших количествах, так как он необходим для синтеза тироксина. При

дополнительном введении избыточных количеств иода клетки щитовидной железы будут полностью насыщены им. Почему это желательно в рассматриваемой ситуации? При аварии в атмосферу и почву попало большое количество радиоактивных нуклидов, в частности, иода. Период его полураспада невелик (8 суток). Однако если в этот период он будет попадать в организм и накапливаться в щитовидной железе, это может привести к серьезной патологии, что и произошло, особенно у детей. Предварительное насыщение железы «обычным» нерадиоактивным иодом способствовало предупреждению этой опасности.

**540.** Правило АСФ. Рассмотрим систему «судороги». Возможны различные причины их возникновения. Но будем исходить из того, что уже встречалось раньше. Например, роль клеток Реншоу. Но вряд ли можно связать нарушение их работы с беременностью и родами. Попробуем использовать условие задачи. Приплод оказался необычно большим. Следовательно, организм матери должен был затратить дополнительные ресурсы на формирование тел многочисленных щенков. А теперь вспомните, при нарушении работы каких желез возникает тетания — сильнейшие судороги? Это парашитовидные железы. Они регулируют уровень кальция в крови. Выделяемый ими парат-гормон обеспечивает повышение содержания кальция за счет его мобилизации из костной ткани.

В организме беременной собаки создались особые условия. Восемь щенков — это очень большое количество костной ткани, на формирование которой организм израсходовал так много кальция, что парашитовидные железы не смогли достаточно быстро компенсировать его усиленный расход. В результате количество кальция резко уменьшилось. А это приводит к значительному повышению возбудимости и возникновению судорог. Если же судороги распространяются и на дыхательные мышцы, наступает гибель. Спасти животное можно было очень просто, если понять причину и иметь под рукой раствор, например, хлористого кальция.

Если Вы воспользовались подсказкой и заглянули в задачу № 165, то решение должно было существенно облегчиться.

**541.** Правило АСС. Молекулы гормона должны всосаться в кровь. Обычный для этого путь — из тонкого кишечника. Но по условию задачи он исключен. Подкожные и внутримышечные инъекции также желательно исключить. Что же остается? Всасывание через другие слизистые оболочки помимо тонкой кишки. Это — полость рта, полость носа, прямая кишка. Подобные исследования уже проводятся. Нужно детально исследовать систему «всасывание» применительно к конкретной ситуации и после этого разработать приемы, позволяющие повлиять на процесс всасывания из «нетрадиционной» области так, чтобы сделать его оптимальным.

**542.** Правило САС. В чем различия гуморальной регуляции функции почек и гипофиза? Вещества, влияющие на работу почки (например, АДГ) поступают в нее «издалека». Эти сосудистые связи сохраняются и после пересадки. В гипофизе же выделение тропных гормонов регулируется либеринами и статинами, которые образуются в нейросекреторных клетках гипоталамуса и затем «стекают» в гипофиз через его портальную систему. При пересадке гипофиза эта его структурная связь с гипоталамусом нарушается и ничем компенсирована быть не может.

**543.** Помимо физических и химических методов имеются и биологические. Применительно к действию гормонов они являются необычайно чувствительными. Так, изолированное сердце лягушки может реагировать на действие адреналина при разведении его в миллиард раз.

**544.** Если удалить у животного половые железы и после этого вводить ему гонадотропные гормоны, то эффекта не будет.

**545.** Правило АСФ. Какую систему нужно построить? Очевидно, «сокращения беременной матки». Главный их стимулятор — окситоцин. Он синтезируется в гипоталамусе в клетках паравентрикулярного ядра и по их аксонам направляется к гипофизу. Если в этих аксонах нарушатся процессы аксонного транспорта, то замедлится или полностью прекратится поступление окситоцина в гипофиз. В результате снизится его содержание в крови и в конечном счете ослабеет сократительная деятельность беременной матки. Еще и еще раз мы убеждаемся сколь важно уметь искать и находить связи между явлениями!

# Глава 10

---

## ***Системы, обеспечивающие взаимодействие организма с внешней средой***

---

### 10.1. Сенсорные системы

#### Тренировочные задачи

---

**546.** Почему под водой определить, откуда исходит звук, значительно трудней чем в воздушной среде?

**Решение.** Простая задача на обратное правило АРР-ВС. Сравниваем узлы пересечения двух систем — «звуковая волна» и «среда распространения волны». Ситуация 1-2. Волна одна и та же, а среды разные — воздух и вода. Скорость распространения волны зависит от упругих свойств среды, иначе говоря, от ее плотности. А плотность воды намного больше плотности воздуха. Поэтому в воде скорость звука в несколько раз быстрее, чем в воздухе. Ну и что? Теперь вспомним правило АСФ. Как работает система «бинауральный слух», позволяющая определять местоположение источника звука? Она анализирует разницу между временем прихода звука в левое и правое ухо. В зависимости от результата этого анализа мы поворачиваем голову до тех пор, пока мозг перестанет улавливать разницу. В этом случае мы будем смотреть прямо на источник звука. В воде же скорость звука настолько велика, что указанная разница уменьшается и мозг уже не может определить ее с достаточной точностью. ▷

**547.** У человека, не страдающего каким-либо специфическим заболеванием органа слуха, верхний порог частоты воспринимаемых звуков составляет 8 000 Гц.

Можно ли предположить, что у этого человека увеличена скорость пульсовой волны?

**Решение.** Если вопрос показался Вам лишенным смысла, обратите внимание на следующее. Между двумя какими-либо явлениями может полностью отсутствовать непосредственная связь. Это значит, что сами по себе они друг на друга никак не влияют. Однако каждое из этих явлений может быть по своему связано с некоторым третьим явлением. Для врача важно уметь выявлять такие взаимосвязи. Мы еще раз произносим это ключевое слово — связи.

Итак, совершенно ясно, что между частотными порогами слуха и скоростью пульсовой волны нет никакой прямой связи. Тогда поищем третий фактор. Верхний порог слуховых частот составляет 20 000 Гц. Значит у данного человека порог снижен. Поскольку заболевания слуховой системы отсутствуют, остается предположить, что дело в возрасте — старые люди обычно перестают слышать очень высокие звуки. В то же время в старости, как правило, возникают атеросклеротические изменения в стенках сосудов (хотя и не абсолютно обязательно). Стенки становятся более жесткими, а это приводит к увеличению скорости пульсовой волны. Следовательно, высказанное в условии задачи предположение вполне правомочно, хотя и не безусловно верно. ▷

**548.** *При изменении расстояния до рассматриваемого предмета кривизна хрусталика автоматически (рефлекторно) изменяется таким образом, чтобы изображение предмета на сетчатке оставалось резким. Можно ли сказать, что в данном случае происходит регулирование по отклонению? Если да, то в чем оно выражается?*

**Решение.** Правило АСФ. Регулирование по отклонению состоит в сравнении текущего значения регулируемого показателя с требуемым и устранении возникающих различий (ошибки рассогласования). В данном случае требуется получить резкое (не расплывчатое) изображение точки. Без аккомодационного усилия эта точка будет выглядеть как расплывчатое пятно. Это и становится раздражителем для возникновения регуляторной реакции. Кривизна хрусталика будет меняться до тех пор, пока изображение пятна не превратится в точку. Разумеется, все это происходит очень быстро. ▷

**549.** *«Открылась бездна, звезд полна. Звездам числа нет, бездне дна» писал поэт. Пользовался ли он боковым зрением, когда увидел «бесчисленное» количество звезд?*

**Решение.** Правило АСФ. Боковое зрение обеспечивается палочками, а центральное — колбочками, расположенными в центре сетчатки. Более чувствительны к свету палочки. Следовательно, благодаря им мы можем видеть и относительно слабо светящиеся звезды. Таким



образом, используя боковое зрение (периферические зоны сетчатки), можно увидеть больше звезд, чем только центральным зрением. ▷

**550.** Если бы размеры колбочек были в несколько раз больше, чем на самом деле, как изменилась бы при этом острота зрения?

**Решение.** Правило АСФ. Для того, чтобы лучи от двух максимально сближенных точек воспринимались отдельно (это и характеризует остроту зрения), необходимо, чтобы они попали на разные колбочки, разделенные хотя бы одной невозбужденной. По условию задачи возможности для этого уменьшились бы и, следовательно, острота зрения снизилась. ▷

**551.** У испытуемого вызывали рефлекс Данини—Ашнера (глазо-сердечный) при открытых глазах. Он заявил, что при этом предметы стали двоиться. Не свидетельствует ли это о какой-то патологии?

**Решение.** Правило АРР-ВС обратное, поскольку известны различия полученных результатов, нужно установить их причину. Ситуация 1-2. Система «свет» по-разному действует на системы «глаз в обычном состоянии» и «глаз при надавленном глазном яблоке». Различия между узлами пересечения состоят в том, что в одном случае глазное яблоко в обычном состоянии, а в другом — в деформированном. Если одно глазное яблоко деформировано, или деформированы оба, но в разной степени, то лучи, идущие от одной и той же точки, попадают на неидентичные (диспарантные) точки обеих сетчаток. В естественных условиях это происходит, если лучи идут от разных точек. Поэтому и возникает при надавливании ощущение двух предметов. Без надавливания лучи от одной и той же точки попадают на идентичные элементы обеих сетчаток и в мозгу мы получаем изображение одной точки. На этом примере еще и еще раз убеждаемся в том, что, если организм ставят в искусственные условия, то в них он продолжает работать по своим генетически закрепленным программам. Это может приводить к неожиданным результатам, сущность которых необходимо понимать. Не случайно мы говорили об этом в главе об эволюционном подходе при выработке умения мыслить физиологически. ▷

**552.** Почему мы не ощущаем кольцо, которое постоянно носим на пальце, но в то же время отчетливо чувствуем, что на этот палец села муха?

**Решение.** Применяем обратное правило АРР-ВС. Разница узлов пересечения ясна из условия. Она связана с элементом, определяемым словом «постоянно». При постоянном воздействии тактильного раздражителя

происходит адаптация рецепторов и раздражение перестает восприниматься. Поэтому мы не ощущаем кольца. Прикосновение же лапок мухи, хотя и слабое, но внезапное. Порог для такого раздражения пока еще весьма низок, поэтому оно вызывает ощущение. ▷

**553.** При передаче информации в сенсорных системах используется, в частности, принцип частотной модуляции. Можно ли утверждать, что одна и та же группа рецепторов передавала в двух разных экспериментах одинаковую информацию, если в каждом случае были зарегистрированы пачки импульсов, общее количество которых за единицу времени в каждой пачке было одинаково?

**Решение.** Правило АСС. Анализируем структуру системы «передача информации пачками импульсов». Частотная модуляция состоит в том, что при передаче разной информации изменяется не только суммарное количество импульсов, но и их распределение в каждой пачке. Например, одно и то же количество патронов за минуту можно израсходовать, стреляя и длинными, и короткими очередями, и «вперемешку». Следовательно, утверждение задачи неправомерно. ▷

**554.** В системе регулирования величина выходной переменной поддерживается на постоянном уровне путем сравнения текущего значения этой величины с заданным значением и исправления в случае необходимости возникающей ошибки рассогласования. В этом состоит действие отрицательной обратной связи. Высказывается взгляд, в соответствии с которым возможно использование и другого принципа регулирования. Он заключается в том, что специальный задающий элемент отсутствует, но тем не менее отрицательная обратная связь существует и работает. Что же в таком случае сравнивается? Постройте на примере системы терморегуляции схему, отражающую реализацию такого принципа. В качестве измерительных элементов используйте холодовые и тепловые рецепторы.

**Решение.** Вам потребуется четкое понимание сущности процессов регулирования и структуры системы регулирования. Для этого вернемся к рис. 9.4.

УЭ — гипоталамические центры терморегуляции. ОУ — процессы теплопродукции и теплоотдачи. ИЭ — терморепцепторы. И, наконец, ЗЭ — задающий элемент, клетки гипоталамуса, посылающие информацию о заданной температуре тела, которую необходимо поддерживать. Регулируемая величина РВ — температура тела.

Теперь нам нужно построить такую систему, в которой задающий элемент отсутствует, но тем не менее температура тела поддерживается

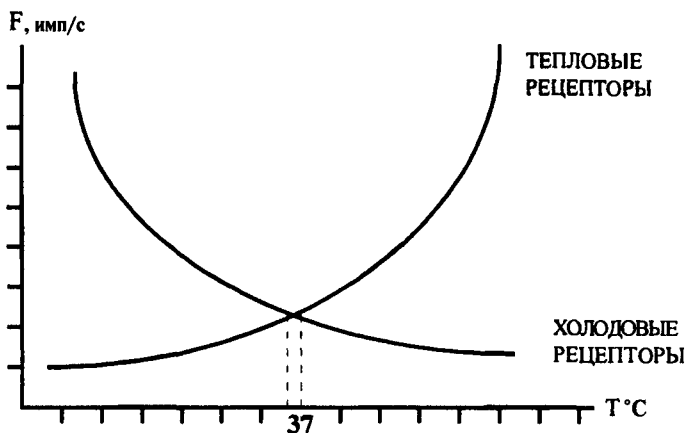


Рис. 10.1. F — частота импульсов, возникающих в рецепторах. T — температура тела

на определенном уровне. Что же в таком случае должен сравнивать блок сравнения, чтобы управляющий элемент мог выдавать необходимые команды? Очевидно, такие величины, которые тоже отражают изменения температуры тела, но не прямо, а косвенно.

В условии задачи упомянуты тепловые и холодные рецепторы. Ясно, что их работа, а именно, частота поступающих от них импульсов зависит от температуры тела. Значит, будем сравнивать соответствующие частоты. Для этого нарисуем график, отражающий зависимость частоты импульсации обоих видов рецепторов от температуры (рис. 10.1). Как известно, при повышении температуры до определенного предела частота импульсации тепловых рецепторов растет, а холодных падает. Точка пересечения обеих кривых соответствует уровню температуры, который следует поддерживать. В таком случае блок сравнения будет сравнивать частоту импульсации от обоих видов рецепторов, а управляющий элемент — выдавать такие команды, после выполнения которых частота обеих импульсаций становится одинаковой.

По современным представлениям подобная схема вряд ли реально существует в организме, но задача позволит Вам проверить понимание общих принципов работы систем регулирования. ▷

**555.** Если во время сильного волнения проверить вкусовые ощущения человека, то будут они усилены или ослаблены по сравнению с обычным состоянием?

**Решение.** Это простая задача, но она наглядно показывает преимущества работы по правилам по сравнению со столь распространенным угадыванием.

Сначала построим систему «ощущение вкуса». Правило АСФ. Элементы системы «вкусовое вещество во рту», «растворение этого вещества слюной», «проникновение растворенных частиц вещества к вкусовым рецепторам (вкусовым почкам)», «раздражение вкусовых рецепторов», «ощущение вкуса». Теперь применим прямое правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Чем отличаются узлы пересечения при спокойном состоянии и сильном эмоциональном возбуждении? Разумеется, таких отличий много, но мы уже знаем, что искать нужно те, которые могут быть непосредственно связаны с элементами, входящими в узел пересечения. В таком случае выбираем элемент «растворение вкусового вещества слюной». Как известно, при сильном волнении слюноотделение тормозится. Поэтому в сухой полости рта вкусовые ощущения будут заметно ослаблены. ▷

**556.** В сетчатке глаза имеются биполярные клетки, которые обеспечивают связь фоторецепторов (палочек) с зрительными центрами, находящимися в мозге. Каждая из этих клеток может образовывать синапсы с несколькими палочками. Данное явление называется синаптической конвергенцией. Оно способствует повышению чувствительности глаза к слабому свету. Почему это происходит?

**Решение.** Итак, если бы не было синаптической конвергенции, то биполярная клетка получала бы сигналы только от одной палочки, а не от нескольких.

В этом случае чувствительность глаза к слабому свету была бы ниже. Ситуация позволяет применить правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Свет воздействует на две разные системы — реальную и предполагаемую. Узлы пересечения отличаются наличием и отсутствием синаптической конвергенции. Какова же ее роль?

При действии слабого света рецепторный потенциал, возникающий в одной отдельной палочке, может оказаться слишком слабым, чтобы возбудить биполярную клетку и вызвать ПД, распространяющийся по зрительному нерву. Если же биполярная клетка подвергается воздействию рецепторных потенциалов одновременно от нескольких палочек, то происходит пространственная суммация, обеспечивающая возникновение ПД даже при слабом световом воздействии. Если Вы четко представляете механизм возникновения ВПСП в нейронах, то решение можно было получить и по аналогии с этим процессом (задача 254). ▷

**557.** Ночью предметы видны лучше, если не смотреть прямо на них. Как Вы объясните это?

**Решение.** Когда мы слышим слово «ночь», то самая близкая ассоциация — палочки. Это еще одна задача на ту же тему. Применим обратное правило АРР-ВС. Сравним узлы пересечения в двух ситуациях — смотрим прямо, смотрим не прямо. В первом случае свет проходит вдоль оптической оси глаза и падает на сетчатку в центральной ямке. Во втором случае свет падает на периферические участки сетчатки. Именно в них находятся палочки, обладающие более высокой чувствительностью к слабому свету. ▷

### Задачи для самоконтроля

**558.** Глаз лягушки видит немного, но он прекрасно приспособлен к ловле насекомых — основной их пищи. Все насекомые подвижны. В сетчатке глаза лягушки есть специальные детекторы, четко выделяющие движущийся предмет. Но неподвижные объекты лягушка просто не видит. Летом лабораторным лягушкам требуется много корма. Ловить и запускать в лягушатник живых мух хорошо в мультфильме, но не в научных лабораториях. Можно приучить лягушек питаться маленькими кусочками мяса. Но даже гору такой закуски лягушки не увидят, поскольку она неподвижна. Как же ученые вышли из затруднительного положения?

**559.** Как ни странно, но глаз человека подобен лягушачьему в том отношении что и мы перестаём видеть неподвижную точку, если она хотя бы несколько секунд действует на одни и те же элементы сетчатки. Однако этого не происходит и, как известно, можно весьма долго созерцать неподвижный предмет, «упулившись» в него. Как же это получается?

**560.** Хрусталик глаза у рыб имеет форму шара. В отличие от хрусталика млекопитающих он не может существенно изменять свою форму, что необходимо для рассматривания объектов на разных расстояниях. Следовательно, у рыб такая возможность ограничена. Испытывают ли они в связи с этим какие-нибудь неприятности?

**561.** У дальнозоркого человека отсутствуют очки, а ему необходимо прочесть всего несколько слов. Как это сделать, не используя никаких приспособлений?

**562.** Известный революционер и террорист Камо (Тер-Петросян), попав в тюрьму, симулировал психическое расстройство, выразившееся

в отсутствии боли. Он хохотал, когда ему прижигали кожу, кололи ее иголками и т. д. Однако у тюремных врачей все же возникли сомнения. На чем они основывались?

**563.** Почему самые разнообразные раздражители и к тому же различной модальности вызывают в рецепторных клетках единообразный ответ — возникновение рецепторного потенциала?

**564.** Задача для полностью самостоятельного ответа, требующая некоторого остроумия. Если на рецепторы, обладающие фоновой импульсацией, наносить слабое раздражение, то возникающий ответ трудно обнаружить, так как он будет мало отличаться от фона. Предложите способ, позволяющий выделить полезный сигнал, то есть, отличить ответ на воздействие от спонтанной импульсации.

**565.** Человек смотрит на группу людей и одновременно фотографирует ее. Отображение этой группы возникает и в мозгу, и на фото-плёнке. В каком случае имеет место обработка информации и в чем это выражается?

**566.** Два человека страдают дальнозоркостью и носят очки. Какой вопрос (один и тот же) нужно им задать, дабы убедиться, что причина дальнозоркости у них одинаковая или разная?

**567.** Один испытуемый некоторое время держал руку в сосуде с водой, а затем перенес ее в сосуд с водой температурой 20 градусов. Вода показалась ему холодной. Другой проделал аналогичный опыт, но ему вода в 20 градусов показалась теплой. В чем причина разных ощущений?

**568.** Человек страдает тугоухостью. Если при нем играют на скрипке или заставляют звучать камертон, он этого не слышит. Что сделать, чтобы он услышал хотя бы один из этих звуков?

**569.** Можете ли Вы найти нечто общее между ощущением горького вкуса хинина и борьбой с «закладыванием» ушей в самолете?

**570.** Азбука Брайля для слепых представляет собой различные совокупности выпуклых точек. Ощупывая их кончиками пальцев, слепой человек «читает» буквы. У зрячих людей способность к такому «чтению» выражена значительно хуже. Объясните конкретную причину этих различий.

**571.** Если Вы решили задачу 559, то продолжите решение и подумайте, как в изящном эксперименте можно доказать наличие в деятельности зрительной сенсорной системы того явления, которое имелось в виду в задаче 559?

**572.** Если слезные железы перестают функционировать, то роговая оболочка пересыхает и подвергается различным заболеваниям. Дело может кончиться даже слепотой. Предложите способ компенсации отсутствия слезной жидкости у такого больного.

**573.** Перед Вами несколько человек. Как определить, кому из них была сделана операция по поводу удаления катаракты?

**574.** При переходе из темного помещения на яркий свет или наоборот проходит некоторое время, пока глаза приспособятся к новым условиям освещения.

Адаптация к темноте протекает дольше, чем к яркому свету. Почему?

**575.** В отличие от других тканей глаза хрусталик в течение жизни у многих людей постепенно дегенерирует. Это может привести к помутнению его — катаракте. Потребуется операция. Почему такие изменения свойственны именно хрусталику (и роговице) в большей степени, чем другим тканям глаза?

**576.** И овальное, и круглое окно в костной капсуле улитки затянuty эластичной мембраной. Если бы эта мембрана стала жесткой, восприятие звуков резко нарушилось бы. Почему?

**577.** КЧСМ является более низкой для слабых вспышек света. Определяли отдельно КЧСМ для палочек и колбочек. В каком случае величина КЧСМ оказалась выше?

**578.** Резонансная теория слуха Гельмгольца предполагала, что восприятие различной высоты звука основано на том, что в зависимости от высоты звука возникают колебания различных участков основной мембраны — резонируют и возбуждаются волокна основной мембраны, имеющие различную длину. Однако эта теория была опровергнута и заменена другой (теория бегущей волны). Известны однако, опыты в лаборатории И. П. Павлова, в которых разрушение различных участков кортиева органа приводило к выпадению условных рефлексов на звуки соответственно низкой или высокой частоты. Не подтверждает ли это справедливость резонаторной теории?

**579.** Если крыс приучают находить дорогу в лабиринте с многочисленными поворотами, то даже после выключения зрения, животные продолжают правильно проходить все повороты. Какую дополнительную операцию (одну из двух возможных) нужно сделать, чтобы крыса перестала ориентироваться в лабиринте?

**580.** Вкусовые сосочки содержат большое количество АХЭ. К какому типу рецепторов они относятся, первично- или вторичночувствующих?

**581.** Чтобы проверить, заряжена ли батарейка, электроды ее полюсов прикладывают к языку. На чем основан этот старинный способ?

### Решения задач для самоконтроля

---

**558.** Задача не столь научная, сколько развлекательная. Действительно, как заставить лягушку увидеть неподвижный кусочек мяса? С лягушкой мы ничего сделать не сможем. Так уж устроила природа ее зрительную систему, что неподвижный предмет на сетчатку ее глаза не действует и никаких ПД в ней при этом не возникает. Значит, заставим кусочек мяса двигаться. Ученые придумали специальную кормушку в виде небольшой вращающейся карусели, по периметру которой были размещены кусочки мяса. Лягушки увидели пищу, сказали «спасибо» и дело пошло на лад.

**559.** Если Вы не помните, о каком механизме идет речь, на помощь придет решение предыдущей задачи. Ситуация аналогичная, с той разницей, что, если предмет неподвижен, то двигаться должен глаз. И, действительно, глазное яблоко постоянно совершает очень мелкие, так называемые саккадические скачки. Благодаря этому изображение неподвижной светящейся точки все время попадает на различные элементы сетчатки. В специальных экспериментах были зарегистрированы такие постоянные микроперемещения глазного яблока при рассматривании тех или иных неподвижных предметов.

В этой задаче еще раз иллюстрируется принцип адаптивности. Он проявляется в том, что, если не удастся устранить затруднения, связанные с принципиальными особенностями какого-либо механизма, то создается дополнительный механизм, позволяющий компенсировать эти затруднения. Вспомним синтез сурфактанта в легких. Если нельзя устранить поверхностное натяжение в альвеолах, потому что их внутренняя поверхность должна быть влажной, то на помощь приходит синтез сурфактанта. Если нельзя заставить фоторецептор постоянно реагировать на одно и то же раздражение, значит, необходим механизм, позволяющий направлять это раздражение в разные фоторецепторы.

**560.** Если хрусталик не может в значительной степени изменять свою форму, то нарушится аккомодация. Для шаровидного хрусталика это означает, что не удастся получить на сетчатке резкое изображение удаленных предметов. Но жаловаться на это рыбак не приходится. Дело в том, что вода по сравнению с воздухом является средой весьма мутной и на большом расстоянии в ней и так ничего рассмотреть не удастся.

**561.** Если Вы знакомы с фотографией, то решение приходит по аналогии. Для того чтобы увеличить глубину резкости, т. е., обеспечить отчетливое изображение и близких, и удаленных предметов, объектив диафрагмируют, то есть, суживают его диаметр. В нашем случае нужно смотреть на текст через



небольшое отверстие в бумаге или через окошко, образованное большими и указательными или средними пальцами обеих рук.

**562.** Правило АСФ. При болевом воздействии возникают субъективные и объективные реакции. Субъективные — это ощущение боли и вызываемое им поведение. Такие реакции можно подавить усилием воли. Но, кроме того происходит и возбуждение СНС. Оно обуславливает ряд вегетативных проявлений, в том числе расширение зрачков. А с этим Камо ничего не мог сделать. Боли как будто не ощущал, а зрачки расширились.

**563.** Потому что все они изменяют проницаемость мембраны рецепторной клетки для определенных ионов, что приводит к возникновению рецепторного потенциала.

**564.** Решение самостоятельное. Если не получается, попробуйте решить задачу коллективно.

**565.** Обработка информации — это выделение из общего ее потока какой-то части, наиболее важной для системы, воспринимающей информацию. Очевидно, что мозг обрабатывает информацию — мы видим и слышим только то, что нас интересует. На фотопленке же фиксируется все без исключения и, следовательно, обработки информации не происходит.

**566.** Правило САС. Причиной дальновзоркости может быть или слишком короткая продольная ось глаза, или ослабление аккомодации в пожилом возрасте. Поэтому вопрос должен звучать примерно так «носили ли Вы очки в молодости?»

**567.** Правило АРР-ВС. Прежде чем применить его, обратите внимание на еще одно важное положение, иллюстрируемое данной задачей. Реакция физиологической системы на какое-либо воздействие зависит не только от параметров этого воздействия, но и от функционального состояния системы в этот момент. В свою очередь это состояние во многом зависит от предшествующих воздействий. В нашей задаче конечные воздействия одинаковы — вода с температурой 20 градусов. Почему же у испытуемых возникали разные ощущения? Значит, неодинаковыми были предшествующие воздействия. Первый испытуемый сначала держал руку в холодной воде, а второй — в горячей. Аналогичным образом, если Вы войдете в одну и ту же комнату с ярко освещенной солнцем улицы, или из подвала, то в первом случае комната покажется темной, а во втором — светлой. Это связано с адаптацией сенсорных систем к определенному уровню раздражения.

**568.** Правило АСФ. Восприятие звуков может происходить за счет воздушной проводимости и костной проводимости. При тугоухости ухудшается воздушная проводимость, например, за счет нарушения нормальной подвижности слуховых косточек. Однако может сохраниться костная проводимость. Чтобы убедиться в этом, нужно поставить на какой-либо участок головы (лучше всего на сосцевидный отросток) звучащий предмет. Его колебания будут передаваться не только по воздуху, но и костям черепа, а от них рецепторному аппарату внутреннего уха и звук может быть услышан. Камертон можно приставить к голове его ножкой, а колеблющиеся струны скрипки — нельзя.

**569.** Конечно, напрашивается правило САС. В чем сущность закладывания ушей в самолете? При поднятии на высоту атмосферное давление снижается. Это приводит к тому, что нежные стенки евстахиевых труб спадаются и давление на барабанную перепонку со стороны наружного уха не уравновешивается давлением со стороны среднего уха. Чтобы избавиться от связанных с этим неприятных ощущений, можно попытаться восстановить проходимость евстахиевых труб. Для этого повышают давление в полости рта, делая усиленные глотательные движения. Итак, в первом случае производилось глотание. Перейдем ко второму. Хинин — классический пример горького вещества. Рецепторы, воспринимающие горький вкус, сконцентрированы в области корня языка. Их раздражение обычно происходит при проглатывании горького вещества. Таким образом и во втором случае тоже имел место акт глотания.

**570.** Ответ «у слепого повышена тактильная чувствительность» правилен, но носит слишком общий характер. Применим правило АСФ. В чем сущность «чтения» азбуки Брайля? В том, что при ощупывании букв необходимо четко определять взаиморасположение выпуклых точек. Это связано с пространственным порогом различения. Чтобы быстро определить положение близко расположенных точек, порог различения должен быть достаточно низким. Это и наблюдается у слепых людей, у которых, как известно, тактильная чувствительность значительно повышается, частично компенсируя утрату зрения.

**571.** Эта задача близка к задаче № 559, но есть и существенное различие. В задаче 559 требовалось доказать, что глазное яблоко при рассматривании даже неподвижных предметов совершает постоянные, так называемые саккадические скачки. В данном же случае нужно показать в эксперименте, что, если изображение светящейся точки падает на одни и те же элементы сетчатки, то через несколько секунд мы перестаем видеть эту точку.

Решение по сути изобретательское. Попробуем найти его с помощью правила АРР-ВС. Ситуация 1-2. В одном случае — естественные условия, в другом — эксперимент. В узле пересечения элементы «светящаяся точка» и «фоторецепторы, воспринимающие изображение точки». В естественных условиях благодаря саккадическим скачкам изображение падает на разные фоторецепторы. В эксперименте нужно добиться, чтобы свет от точки воспринимали одни и те же фоторецепторы. Устранить саккадические скачки невозможно. Как же тогда выполнить условие задачи? Нужно чтобы светящаяся точка перемещалась вместе с глазным яблоком. Для этого на роговицу приклеивают микролампочку. Ее свет будет падать на одни и те же фоторецепторы независимо от скачков глазного яблока. И тогда после включения лампочки испытуемый перестает ее видеть уже через несколько секунд.

**572.** Понятно, что глаз нужно увлажнять какой-то другой жидкостью. Капать весь день из пипетки утомительно и в общем мало реально. Делать автоматические устройства — сложно, дорого и опять-таки неудобно для больного. Нельзя ли добиться, чтобы жидкость сама поступала в глаз, причем постоянно? Оказывается, можно. Был выдан патент на подобный способ. В конъюнктивальную полость подшивают проток околоушной железы и теперь в глаз поступает слюна. Правда, такой больной будет «плакать» во время еды, но зато глаз спасен.

**573.** Правило АСС. Сущность операции в том, что удаляют помутневший и не пропускающий свет хрусталик. Главная роль хрусталика — обеспечение аккомодации. Максимальная ее сила — 10 диоптрий. Если удаленный хрусталик не заменен искусственным, то для компенсации его отсутствия приходится носить очки с очень сильными линзами. Они имеют большую толщину, что хорошо видно со стороны.

**574.** Поразмыслив, приходим к выводу, что ситуация достаточно сложная и поэтому придется применить последовательно два правила. Сначала используем обратное правило АРР-ВС. Вариант 1-2. Система «глаз» приспосабливается к воздействию элемента «свет после темноты» быстрее, чем к воздействию элемента «темнота после света». Для выяснения причин этого различия необходимо построить соответствующие узлы пересечения. А для этого используем дополнительно правило САС.

В чем различия в реакциях глаза на сильный и очень слабый свет? Их достаточно много, поэтому постараемся выбрать те, которые имеют наиболее близкое отношение к вопросу о темновой и световой адаптации.

На ярком свету работают колбочки, а в сумерках (темноте) — палочки. На свету родопсин распадается, а в темноте синтезируется. Теперь сравним узлы пересечения. Элемент «свет после темноты» взаимодействует со следующими элементами системы «глаз» — «колбочки с пониженной возбудимостью» (из-за предшествовавшей темноты) и «повышенное количество родопсина» (из-за усиления его синтеза в предшествовавшей темноте). В свою очередь элемент «темнота после света» взаимодействует с элементом «палочки с пониженной возбудимостью» (из-за предшествовавшего яркого света) и «пониженное количество родопсина» (из-за его распада при предшествовавшем ярком освещении).

Колбочки повышают свою возбудимость значительно быстрее, чем палочки. (Эта важная информация могла быть Вам неизвестна). А родопсин необходим для восприятия света. Эти два обстоятельства и объясняют, почему темновая адаптация протекает медленней, чем световая.

**575.** Правило АСФ. Питание всех тканей осуществляется через систему капилляров. Но есть структуры, к которым предъявляются совершенно особые требования по сравнению со всеми другими в организме. Это — роговица и хрусталик. Они должны быть прозрачными и пропускать свет. Если бы их питание происходило, как и везде, через капилляры, то из-за красного цвета крови мы бы постоянно видели красную пелену. Поэтому прозрачные ткани глаза получают все, что им нужно, не через кровь, а из внутриглазной жидкости, заполняющей переднюю камеру глаза. В нее же удаляются продукты обмена. Все это осуществляется путем диффузии. Такой тип питания менее надежен, чем при помощи кровоснабжения. Поэтому в хрусталике и роговице чаще возникают возрастные нарушения метаболизма, приводящие к их помутнению.

**576.** Правило АСФ. Овальное окно передает колебания слуховых косточек перилимфе. Круглое окно обеспечивает возможность смещения перилимфы под влиянием колебаний мембраны овального окна, так как мембрана круглого окна также способна выпячиваться. Если бы обе эти мембраны стали жесткими, то перилимфа не могла бы смешаться, так как жидкость несжимаема. Таким

образом в обоих случаях не могло бы в конечном счете происходить раздражение волосковых клеток кортиевого органа и не происходило бы восприятие звука.

**577.** Правило САС. В чем состоит основное различие палочек и колбочек применительно к условию задачи? Палочки более активны при низкой интенсивности освещения, а колбочки — при высокой. Поэтому КЧСМ для палочек будет ниже, а для колбочек — выше.

**578.** Если применить правило АСС, то можно прийти к выводу, что Гельмгольц был прав. Действительно, различные участки кортиевого органа обеспечивают восприятие звуков разной высоты. Но это еще ничего не говорит о механизме избирательного реагирования основной мембраны на звуковые волны разной частоты. Поэтому нужно использовать правило АСФ, которое основано на анализе не структур, а процессов. В эндолимфе возникает бегущая волна. Ее параметры зависят от частоты действующего звука. В зависимости от характера этой бегущей волны происходит выбухание различных частей основной мембраны, что определяется ее упругими свойствами. В результате возбуждаются разные волосковые клетки и возникает ощущение высоты звука. Этот механизм называется пространственным кодированием.

**579.** Правило АСФ. Какие сенсорные системы организма работают при движении в лабиринте? Прежде всего зрительная. Но при прохождении каждого поворота возникают угловые ускорения и, следовательно, включается вестибулярная сенсорная система. Отчасти здесь участвует и проприоцептивная сигнализация. Нейроны соответствующих отделов КБП запоминают последовательность поворотов и их местонахождение. Если дополнительно разрушить у животного вестибулярный аппарат или связанные с ним отделы КБП, то ориентация в лабиринте полностью исчезнет.

**580.** Правило АСФ. АХЭ расщепляет АХ, который является медиатором, осуществляющим связь между рецепторными клетками. Таким образом наличие АХЭ характерно для вторичночувствующих рецепторов, каковыми и являются рецепторы вкуса.

**581.** Правило АСФ. Электрический ток вызывает деполяризацию мембран рецепторных клеток. Кроме того, он может вызвать электрофоретическое движение ионов. В результате возникает возбуждение во вкусовых сосочках языка и ощущение кислого вкуса.

## 10.2. Высшая нервная деятельность

### Тренировочные задачи

**582.** На движущемся конвейере лежат одинаковые детали — металлические шарики. Некоторые из них имеют отклонения от стандарта (при этом меняется отражающая способность поверхности) и поэтому

*подлежат браковке. Одна из фирм использовала в качестве контролеров голубей. Голуби клевали бракованные детали, которые падали после этого в специальные ящики. Нормальные шарики птицы не трогали. Эффективность браковки оказалась очень высокой. Почему были выбраны именно голуби и в чем состояло их обучение?*

**Решение.** Голуби обладают очень острым зрением и поэтому легко различают шарики, поверхность которых блестит по-разному. Понятно, что для обучения был использован метод условных рефлексов. Как заставить голубя клевать «плохие» шарики? Выработывают дифференцировочное торможение. Клевание «плохих» шариков подкрепляют пищей (зерно), а клевание «хороших» — нет. После периода обучения голубя ставят перед конвейерной лентой и он уверенно клюет только «плохие» шарики, получая пищевое подкрепление. ▷

**583.** *На опыты по изучению условных рефлексов привели двух собак. Перед началом эксперимента одна из них выпила большое количество воды. Затем началось исследование. Вначале у обеих собак условные рефлексы протекали нормально. Но через некоторое время у собаки, пившей воду, условные рефлексы исчезли. Никаких случайных внешних воздействий отмечено не было. В чем причина торможения условных рефлексов?*

**Решение.** Конечно, применяем правило АРР-ВС. Вариант 2-1, поскольку на одну и ту же систему «УР» действуют разные факторы — питье воды и отсутствие питья. Как можно связать это с торможением условных рефлексов? Так как внутреннее торможение в опыте не вызывали, могло проявиться только внешнее торможение. Оно вызывается или действием факторов внешней среды или эндогенными факторами. Внешних воздействий по условию не было. Значит, тормозящий фактор возник в самом организме и, очевидно, был связан с питьем большого количества воды, что привело к переполнению мочевого пузыря. На практике так, действительно, иногда бывает. ▷

**584.** *Как известно, УР можно выработать на действие практически любого индифферентного раздражителя. Причем у нормальных животных рефлекс вырабатывается весьма быстро. Но однажды в павловских лабораториях никак не удавалось образовать у одной собаки УР на определенный раздражитель — бульканье воды. На все же другие раздражители условные рефлексы вырабатывались нормально. Попробуйте объяснить этот необычный результат.*

**Решение.** Правило АРР-ВС. Вариант 2-1. Система «любой раздражитель» позволяет выработать УР у системы «данная собака», а система

«бульканье воды» не позволяет. Следовательно, в узле пересечения находится элемент «особые свойства бульканья воды по отношению к данной собаке». Очевидно, именно для данной собаки бульканье являлось не индифферентным раздражителем, а приобрело свойства условного тормоза. Оставалось выяснить особенности биографии собаки. Оказалось, что она долгое время жила на кухне при столовой. Там постоянно кипели котлы, в которых булькала вода. Но бедную собаку никогда при этом не кормили, хотя кругом было много пищи. В результате бульканье превратилось в условный тормоз — отрицательный сигнал (кормить все равно не будут). Как видим, и для собак сбор анамнеза иногда имеет большое значение. ▷

**585.** У одной собаки при виде спринцовки начинается усиленное слюноотделение. Другая собака при включении звонка многократно сгибает заднюю лапу. Что общего в этих УР?

**Решение.** Условные рефлексы можно классифицировать по разным признакам. Например, оба этих рефлекса являются экстероцептивными. А можно исходить из их биологического значения. Очевидно, спринцовку использовали для вливания кислоты или другого раздражающего вещества, после чего выработался защитный слюноотделительный УР. А сгибательный рефлекс тоже типичная оборонительная реакция — отдергивание конечности от действующего раздражителя. Значит, звонок был условным раздражителем, после которого следовало болевое подкрепление. Таким образом оба УР — оборонительные. ▷

**586.** Рефлекторная реакция направлена на достижение конечного положительного результата. В это понятие входит и исключение действия вредоносного агента. В связи с этим многие авторы критикуют методику выработки условного оборонительного двигательного рефлекса у собак. Об этой методике говорилось в предыдущей задаче. Действительно, после включения условного раздражителя (звонок, свет, свисток и т. д.) собака сгибает лапу, заранее защищаясь от болевого воздействия. Но чтобы УР не угасал, наносят удар током в уже поднятую лапу. В результате реакция утрачивает приспособительное значение. У некоторых животных это может привести к нервному срыву. Предложите усовершенствование методики.

**Решение.** Правило АСФ. Все очень просто. Если собака поднимает лапу, болевого раздражения быть не должно. Но в таком случае УР постепенно угаснет. Как же тогда быть? Нужно преобразовать элемент «поднимание лапы» в элемент «поднимание лапы до определенного уровня». Тогда

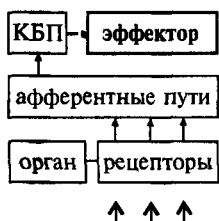
все будет в порядке. Если УР начнет угасать, животное станет поднимать лапу не так высоко, как обычно. При этом будет автоматически включаться удар током. В такой модификации опыта УР сохранит свое приспособительное значение и в то же время не будет угасать. ▷

**587.** Известно, что сила (биологическая значимость) условного раздражителя не должна превышать таковую безусловного раздражителя. В противном случае УР выработать не удастся. Действительно, сигнал о чем-то предстоящем не может быть важнее, чем то, о чем он сообщает. Поэтому считалось невозможным выработать пищевой УР на очень сильное болевое раздражение. Однако, в лаборатории Павлова в знаменитых опытах Ерофеевой удалось образовать такой УР. При действии сильного тока, собока, которая сначала давала на это сильнейшую оборонительную реакцию (кричала, порывалась убежать) теперь облизывалась, выделяла слюну и виляла хвостом. Как удалось добиться этого?

**Решение.** Снова применим вездесущее правило АРР-ВС. Как и в большинстве других задач, оно обратное. Известно различие в результатах, нужно найти причину этого. Очевидно, все дело в свойствах элемента «болевое воздействие». Вначале он вызывал оборонительную реакцию, потому что был биологически сильнее, чем пищевое подкрепление. А потом стал вызывать пищевую реакцию. Почему? Если возможность выработки УР определяется соотношением биологической значимости условного и безусловного раздражителей, значит, нужно изменить это соотношение. Поскольку условный раздражитель — электрический ток и так достаточно силен, значит, нужно повысить биологическую значимость пищевого подкрепления. Для этого собаку заставили постоянно голодать, а пищу давали только после болевого воздействия. В конце концов, голод победил. Сильный электрический ток постепенно превратился в сигнал получения пищи и соответственно стал вызывать пищевую условнорефлекторную реакцию. Очевидцы рассказывали, что, когда известный английский физиолог Шеррингтон увидел эти опыты, он был настолько потрясен, что воскликнул «теперь я понимаю христианских мучеников, которые с пением псалмов всходили на костер»!

Надо в то же время подчеркнуть, что при чрезмерном усилении болевого воздействия, когда оно достигает надкостницы, выработать УР невозможно ни при каких условиях. Это дает еще одно подтверждение важнейшего принципа работы организма — он всегда оценивает, какой из массы падающих на него раздражителей является в данных условиях наиболее биологически важным. ▷

**588.** Как доказать в эксперименте на животном, используя чисто физиологический метод, что данный орган, например кишечник, имеет афферентное представительство в коре?



**Рис. 10.2.** Доказательство наличия афферентного представительства органа в КБП путем выработки интероцептивного УР

соответствующий интероцептивный УР. В случае удачи задача будет решена.

Построим системы «рецепторы кишечника» и «КБП» и постараемся объединить их. Например, будем орошать отрезок кишки теплой водой или раздувать в нем резиновый баллончик и подкреплять это каким-либо безусловным раздражителем, допустим, болевым воздействием на лапу. Если после ряда таких повторных сочетаний в ответ на раздувание баллончика в кишке собака станет отдергивать лапу, значит, мы достигли поставленной цели и интероцептивный условный рефлекс выработался. А это в свою очередь свидетельствует о том, что импульсы от рецепторов кишки поступали в КБП, где и образовалась временная связь. Задача решена. ▷

**589.** Начиная первые опыты по изучению УР, И. П. Павлов построил специальные «башни молчания», в которых находились экспериментальные камеры с абсолютной звукоизоляцией. Однако впоследствии оказалось, что в таких камерах собаки засыпают. Особенно быстро это происходило с собаками — сангвиниками. В чем состоит причина такой, казалось бы неожиданной реакции?

**Решение.** Правило АРР-ВС. В узлах пересечения различия в элементе «звукоизоляция». Или более широко — «внешние воздействия». В обычных условиях эти воздействия есть, а в «башне молчания» — нет. Известно, что резкое ограничение афферентных импульсов значительно снижает тонус КБП. Особенно чувствительны к этому сангвиники,



которым для поддержания свойственного им деятельного состояния необходим постоянный приток информации. ▷

**590.** Скорость выработки УР является одним из показателей силы процесса возбуждения. Существует методика выработки речедвигательных УР у человека. Испытуемый должен нажимать на рычаг, кнопку и т. п. Вначале включается условный раздражитель (звонок, лампочка и т. д.) затем дается речевое подкрепление — «нажмите». После нескольких сочетаний испытуемый начинает нажимать на рычаг сразу после включения условного раздражителя, не дожидаясь команды «нажмите». Это говорит о том, что УР образовался.

Однако некоторые испытуемые даже после нескольких десятков сочетаний не нажимают на рычаг, пока не получают словесный приказ. Со здоровьем у них все в порядке. Может быть, у них сильно ослаблен процесс возбуждения? Или все-таки есть другая причина?

**Решение.** Если сказать Вам, к какой профессиональной группе относятся такие испытуемые, то ответ сразу станет ясен. Но попробуем найти его по правилам. У двух испытуемых по-разному вырабатывается речедвигательный УР. У одного нормально, а у второго он почему-то все время тормозится. Так как со здоровьем у него все в порядке, то дело, очевидно, в условиях жизни. У Вас уже накоплен большой опыт, и Вы, наверно, вспомните задачу 584 с бульканьем воды. Собака привыкла к тому, что бульканье никогда не сопровождалось кормлением, а наш испытуемый, очевидно, приучен к тому, что надо реагировать только на словесный приказ. Подобное торможение со стороны второй сигнальной системы, которое не позволяет выработать речедвигательный УР, часто встречалось у солдат, привыкших к четкому и строгому выполнению словесных приказов. Некоторые из них после завершения опытов сами признавались в этом. ▷

**591.** Невротическим расстройствам при прочих равных условиях более подвержены меланхолики и холерики. Можно ли говорить о более низкой социальной ценности людей с такими типами ВНД?

**Решение.** Нет, ни в коем случае. Точно так же как группа крови ни в коей мере не определяет социальную ценность и потенциальные возможности человека, но в какой-то степени связана с его биологическими особенностями, например, большей или меньшей предрасположенностью к тем или иным заболеваниям, так и тип ВНД может влиять на большую или меньшую уязвимость организма по отношению к стрессовым

воздействиям. Однако это не мешает обладателям резко отличающихся типов ВНД добиваться высоких результатов в профессиональной деятельности и соответственно занимать столь же высокие посты. ▷

**592.** Рабочий с большим стажем в ходе своей производственной деятельности выполняет стандартные операции. Через каждые час работы делается перерыв на 10 минут для отдыха. Ведется хронометраж операций. Получены такие данные (указано время выполнения одной и той же операции в секундах за несколько минут перед отдыхом и сразу же после отдыха).

До отдыха 16, 15, 15, 16, 14, 15, 16, 16, 16, 15, 15, 16, 17, 15, 16.  
После отдыха 21, 19, 18, 18, 19, 20, 17, 18, 18, 17, 18, 17, 15, 17, 16.

Чем можно объяснить парадоксальный эффект — в первые минуты после отдыха показатели оказываются не лучше, а хуже, чем до отдыха?

**Решение.** В узле пересечения элемент «отдых». Во время него не только восстанавливается затраченная энергия, но и ослабляется динамический стереотип, складывающийся во время выполнения операций. Он позволяет в высокой степени автоматизировать выполняемые действия. После отдыха каждый раз требуется некоторое время на «вработывание», т. е., восстановление закрепляющегося во время работы определенного ритма движений и их последовательности. ▷

**593.** Одной из важнейших врожденных поведенческих реакций является импринтинг или запечатлевание. Только что появившийся на свет детеныш начинает неотступно следовать за первым увиденным им объектом. В естественных условиях таковым является мать. Но в эксперименте ее можно заменить мячом, заводной игрушкой, человеком, собакой и т. п. и в результате цыпленок, гусенок, детеныши многих копытных животных будут следовать за этим предметом как за родной мамой. В чем же тогда биологический смысл импринтинга? Не лучше ли было природе снабдить новорожденных точным портретом истинной матери? И, как говорится, везде был бы порядок.

**Решение.** Если бы в живой природе не существовало столь важное явление как изменчивость, то такой портрет, действительно, был бы полезен. Но представим себе, что произошла какая-то биологически выгодная мутация и появились животные с новым признаком. После этого детеныши таких матерей самым трагическим образом перестанут их узнавать, так как в портрете нового признака нет. А вот движение — признак неизменный. Поэтому природа выбрала более надежный путь — кто движется перед тобой сразу после твоего появления на свет — тот и есть твоя мама. ▷

**594.** В джунглях Новой Гвинеи среди туземцев, находящихся на очень низкой стадии развития, свирепствовала болезнь «куру-куру» или «смеющаяся смерть». Она приводила к неминуемой смерти, перед которой наступали судороги мимических мышц и на лице умирающего застывала маска смеха. Очень важная деталь состояла в том, что болезнь поражала только женщин и детей. В конце канцар, причина была раскрыта. Но, если воспользоваться правилом APP-BC, то можно было бы прийти к нужному результату быстрее, чем это произошло в действительности. Попробуйте сделать это. Поскольку Вы не знаете одного обычая этих племен, то получить окончательный ответ не сможете. Ваша задача в другом — сформулируйте вопрос, ответ на который и позволит установить причину болезни.

**Решение.** Вопрос этот очевиден — почему не болеют мужчины? Поскольку болезнь поражала не только женщин, но и детей, то, очевидно, что решающую роль играют не половые различия. Значит, нужно искать причину в чем-то другом. Например, особенности питания, образа жизни, обрядов, и т. п. В конце концов, причина была установлена. Ею оказался особый вирус, поселявшийся исключительно в мозге. Но при чем здесь мужчины и женщины с детьми? Выше уже говорилось, что племена, которые поражала болезнь, находились на очень низком уровне развития. В частности, у них существовал малоприятный обычай — поедать мозг умерших. Очевидно, считалось, что при этом передадутся какие-то хорошие свойства покойника. Но совершать этот обряд разрешалось только женщинам и детям. Остальное понятно. ▷

**595.** Фехтовальщик или боксер — левши при прочих равных условиях отвечают на выпад противника на доли секунды быстрее, чем правши. Почему?

**Решение.** Это очень симпатичная задача, в которой, во-первых, четко видна физиологическая сущность и механизм ее реализации, а во-вторых, лишней раз можно убедиться в эффективности системного подхода. Попробуйте решить задачу старым, но все еще очень живучим методом перебора вариантов. Если удастся, отметьте, сколько на это ушло времени. А теперь применим системный подход. Используем правило APP-BC. Вариант 2-1. Две системы «правша» и «левша» по-разному реагируют на систему «противник». Точнее на элемент «выпад» этой системы. Итак; почему левша реагирует быстрее? В узлах пересечения со стороны противника — элемент «выпад», со стороны нашего спортсмена элемент «ответная реакция». Поскольку речь идет, скажем, не о блондинах и брюнетах, а о правшах и левшах, то, очевидно,

анализировать нужно различия между левым и правым полушариями. Но чтобы сразу выйти на путь, ведущий к цели, предварительно применим правило АСФ и построим систему «ответная реакция».

Прежде всего нужно воспринять и оценить процесс перемещения в пространстве шпаги или руки противника. Пространственный анализ — это функция правого полушария. Поэтому элемент «увидел и оценил» будет протекать одинаково и у правши, и у левши. А где же разница? Пойдем по нашей системе дальше. После элемента «увидел и оценил» начинает работать элемент «ответил». Ответ состоит во встречном выпаде. Но правша отвечает правой рукой, а левша — левой. Для ответа правши возбуждение должно из правого полушария через мозолистое тело перейти в левое полушарие и вызвать ответный выпад правой рукой. А у левши все происходит в пределах одного и того же правого полушария, которое управляет движениями левой руки. Вот в чем дело! Правша теряет то время, которое необходимо для перехода возбуждения из правого полушария через мозолистое тело в левое полушарие. ▷

**596.** *В каких случаях сновидения могут иметь диагностическое значение?*

**Решение.** Как известно, система «сновидение» состоит из совершенно случайных элементов. Каждый раз снится что-то другое. Какой же элемент сновидений должен привлечь наше внимание с чисто медицинской точки зрения? Такой, который начинает повторяться. Да еще достаточно часто. Например, то собака укусила за колено, то упал на асфальте и ушиб колено, то играл в футбол и получил удар по колену и т. п.

С чем может быть связана причина таких повторяющихся сновидений? В данном случае наиболее вероятная возможность — это начавшийся патологический процесс в коленном суставе. Пока что этот процесс выражен еще слабо и импульсация от очага поражения в бодрствующем состоянии подавляется другими раздражениями. Но во время сна эти тормозящие влияния снимаются и очаг дает о себе знать. ▷

### Задачи для самоконтроля

**597.** Некоторые люди при подготовке доклада, лекции, публичного выступления предпочитают проговаривать текст вслух. Другие произносят текст про себя, но при этом ходят по комнате. Чем можно объяснить такие различия в поведении с физиологических позиций?

**598.** Если человек должен войти в комнату, где, как ему заранее известно, находится злая собака, то сразу же после открывания двери

он предпримет какое-то действие в зависимости от поведения собаки. Но, если вместо ожидаемой собаки в комнате окажется компания попугаев или большая свинья, то наш испытуемый, пусть на небольшое время, но «замрет», хотя ничего страшного нет. Почему? При поиске ответа вспомните о функциональной системе поведенческого акта по П. К. Анохину.

**599.** В литературе описан больной, который, испытывая гнев при разговоре с кем-либо, замахивался на собеседника одной рукой и тут же, чтобы удержать эту руку от удара, хватал ее другой рукой. Какая структура в головном мозге этого больного была поражена патологическим процессом?

**600.** Серотонинэргичные нейроны голубого пятна в заднем мозгу могут оказывать тормозящее влияние на РФСМ. Как изменяется это взаимодействие при переходе человека от сна к бодрствованию?

**601.** Известно явление активного отдыха, установленное еще Сеченовым И. М. по отношению к мышечной работе. Справедлива ли эта закономерность и для умственной деятельности?

**602.** Один из способов борьбы с алкоголизмом в свое время состоял в выработке соответствующего УР. В чем заключалась сущность этого УР?

**603.** Если кошке протянуть палец, она обнюхает его. Этот опыт можно повторить несколько раз, пока кошка перестанет обращать внимание на Ваши манипуляции. У собак такое «исчезновение интереса» обычно наступает быстрее. У кого из животных в данном опыте сильнее выражены нисходящие корковые влияния?

**604.** В любом виде спортивных эстафет спортсмен имеет право начать прохождение своего этапа только после того как участник предыдущего этапа передаст ему эстафету. В беге — это эстафетная палочка, в плавании — касание рукой стенки бассейна. Иногда пловец, стоящий на стартовой тумбочке, не выдерживает и прыгает в воду до того как его товарищ по команде успел коснуться стенки. Какой вид условного торможения ослаблен у такого пловца?

**605.** Как доказать в эксперименте на животном, что данный орган, например, почка, может управляться сигналами, поступающими из КБП?

**606.** Для проверки предположения о наличии у данного вида животных цветного зрения ставили следующий эксперимент. Вырабатывали УР на свет зеленой лампы мощностью 100 ватт и дифференцировку

на свет красной лампы мощностью 150 ватт. Дифференцировку выработать удалось. Подтверждает ли этот результат гипотезу о наличии у данного животного цветного зрения?

**607.** Можно ли при помощи метода УР установить, что человек симулирует глухоту?

**608.** В лаборатории был установлен такой вроде бы странный факт. Изучали влияние высокой температуры среды на угашение оборонительного УР у собак. Для этого проводили несколько опытов, в которых вызывали УР при обычной температуре. В одном из ряда таких опытов производили угашение УР путем неподкрепления условного раздражителя безусловным. Отмечали, через какое время УР после неподкрепления полностью угасал. Контрольные опыты ставили в каждом эксперименте при высокой температуре среды. В нем также производили угашение УР путем неподкрепления. Затем повторяли опыты при обычной температуре и т. д.

Необычный результат заключался в том, что если в обычных условиях угашение происходило, как это известно, волнообразно с постепенным и достаточно медленным исчезновением УР, то при высокой температуре обнаружилось нечто непонятное. Начиная с третьего—четвертого опыта после первого же неподкрепления УР исчезал и не появлялся ни разу до конца данного эксперимента. Исследователям довольно быстро удалось установить причину очередной «собачьей хитрости». Попробуйте и Вы сделать это. Предварительно еще раз внимательно прочитайте условие.

**609.** А вот еще один пример из практики. У собаки выработали слюноотделительный УР на свет лампы. Пищевое подкрепление производили через 30 секунд после включения лампы. Пища (мясо-сухарный порошок) находилась в чашках, установленных на вращающемся круге. Через 30 секунд после включения лампы срабатывал поворотный механизм и круг начинал вращаться пока в специальном окошке не появлялась очередная чашка с пищей. Вначале при включении лампы слюна у собаки, как это всегда бывает в подобных опытах, начинала выделяться через 5–10 секунд после включения и это продолжалось вплоть до подачи подкрепления. Однако через некоторое время латентный период слюноотделения стал все более удлиняться и, в конце концов, слюна начала выделяться только после того как экспериментатор включал поворотный механизм. Объясните причину необычного поведения собаки. Как ее устранить? Учтите, что опыт ставится в изолированной камере и собака не может видеть экспериментатора и его действия.

**610.** Почему при исследовании влияния высокой температуры среды на ВНД собак используют различные виды двигательных УР, но не слюноотделительные?

**611.** В специальных исследованиях было показано, что интенсивность энергетического обмена у человека можно увеличить условно — рефлекторным путем. Так, если рабочий в свой выходной день находился в цеху и только наблюдал за работой других, то энергетический обмен у него возрастал. Однако для проявления этого эффекта необходимо было соблюсти еще одно условие. Какое?

**612.** Инстинкты представляют собой цепь врожденных безусловных реакций, в которых окончание предыдущей реакции является сигналом для последующей. Например, некоторые виды ос так заботятся о своем потомстве.

Оса находит жертву, обычно это крупное насекомое, и жалит его точно в нервный ганглий. Добыча парализуется, но остается живой. После этого оса подтаскивает добычу к норке, входит в нее для обследования, выходит, берет лежащую рядом жертву, вносит ее в норку, откладывает прямо в добычу яички и улетает. Вышедшие из яичек личинки обеспечены питанием в виде живых консервов, которыми питаются достаточно долго и весьма осмотрительно, оставляя жизненно важные участки тела жертвы только на самый конец. В эксперименте был наглядно показан автоматический характер всех этих сложных реакций. Как это было сделано?

**613.** Электроконвульсивный шок вызывает у животного ретроградную амнезию. Оно забывает ранее выработанный навык. Подобным же действием обладают некоторые препараты. Как, используя какое-либо из этих средств, определить продолжительность кратковременной памяти?

**614.** Докажите, что на ранних стадиях выработки УР происходит иррадиация возбуждения в КБП.

**615.** Как доказать, что выделение слюны у собаки при виде и запахе мяса является условнорефлекторной, а не врожденной реакцией? Почему такие УР называются натуральными?

**616.** У собаки выработали двигательный УР. Для этого после включения мигающего света (условный раздражитель) наносили на лапу болевое раздражение ударом тока. Постепенно увеличивали интервал между условным и безусловным раздражителем и довели его до 10 секунд. УР заключался в том, что при включении света собака поднимала лапу и этим разрывала электрическую цепь, предохраняя себя от болево-

го раздражения. Если лапа не поднималась, то в момент подкрепления ток включался. Теперь требуется провести хроническое угашение УР. Как это сделать? Ведь особенность методики такова, что собака сама выключает болевое подкрепление и поэтому «не знает», давалось оно или нет.

**617.** Как в эксперименте на человеке доказать наличие явления обобщения во второй сигнальной системе, используя метод УР?

**618.** Как выработать у собаки комплексный УР на время и обстановку?

**619.** На двух собаках ставили такие опыты. У одной исследовали пищевые УР (1-я серия опытов), а затем вызвали у нее невротическое состояние и повторили исследование (2-я серия). У второй собаки сразу вызвали аналогичное невротическое состояние и затем исследовали такие же УР (1-я серия), после чего провели успешное медикаментозное лечение и повторили исследование (2-я серия). На какой из двух этих собак были получены следующие результаты?

Условный раздражитель — звонок.

Изменяли силу условного раздражителя, измеряемую в децибелах.

	1-я серия					2-я серия				
Сила (дБ)	60	70	80	90	100	60	70	80	90	100
Величина УР (капли слюны)	34	39	31	22	14	32	38	45	53	44

**620.** И. П. Павлов описал случай психического расстройства у студента, который после окончания духовной семинарии поступил на медицинский факультет университета. Заболевание возникло и стало прогрессировать во время занятий в университете. По рекомендации врачей юношу перевели на гуманитарный факультет. После этого постепенно восстановилось нормальное состояние и он смог продолжать обучение. К какому типу ВНД можно отнести этого человека?

**621.** У четырех групп крыс многократно вызывали стрессовое состояние путем иммобилизации. В первой группе крысы находились в этом состоянии 70% от продолжительности суток, во второй — 40%, в третьей — 15% и в четвертой — 5%. После окончания эксперимента определили устойчивость организма по отношению к другим нагрузкам в каждой из четырех групп крыс. В какой группе устойчивость оказалась наиболее высокой?



**622.** Как известно, длительная гипокинезия приводит к появлению целого ряда нарушений в организме. При прочих равных условиях где гипокинезия более опасна — на Земле или в космическом корабле? Почему?

**623.** Человека необходимо адаптировать в действие температуры среды 50° С.

Однако, когда его поместили в камеру с такой температурой, довольно быстро наступили явления истощения и опыт пришлось прекратить. Поэтому в дальнейшем был разработан специальный режим тренировки, который позволил достаточно быстро достигнуть необходимого уровня тепловой устойчивости. На каком принципе был основан примененный режим? Никакие дополнительные воздействия, например, медикаментозные, не применялись.

**624.** В литературе описаны такие случаи. В семье кто-то заболел и оказалось, что болезнь очень опасна. От больного это приходится скрывать. Через некоторое время у кого-то из родственников, вынужденных так себя вести, возникает нервное расстройство. К какому типу ВНД скорее всего относятся такие люди?

### Решения задач для самоконтроля

**597.** Правило АСФ. Есть разные виды памяти. Они классифицируются по различным признакам, в частности, по модальности воздействия — зрительное, слуховое, кинестетическое. Одни люди лучше запоминают то, что увидели, другие — то, что услышали, а третьи — то, что было связано с какими-то движениями тела. Этим и объясняется различное их поведение, описанное в задаче. К сожалению, эта физиологическая особенность далеко не всегда учитывается в педагогике. А ведь в соответствии с ней одному ученику лучше всего показать, другому — рассказать, а третьему — дать что-то сделать руками.

**598.** Акцептор действия в функциональной системе поведенческих актов работает по следующему принципу. Перед совершением действия в мозгу формируется модель ожидаемого результата. После того как действие произведено, акцептор сравнивает модель с реальным результатом. Если совпадения нет, требуется какое-то время на анализ происшедшего и выработку нового поведенческого акта.

**599.** Быстрее всего задачу можно решить, если применить последовательно правила АСС и АСФ. Понятно, что всегда, когда мы имеем дело с правым и левым (разные руки), то следует думать о функциональной асимметрии полушарий. За эмоции отвечает правое полушарие, за логический анализ — левое. У здорового человека любая ответная реакция возникает в результате взаимодействия полушарий, которые в каждом случае между собой «договариваются». У больного же наблюдалось разобщение — каждое полушарие реагировало не-

зависимо от другого. Значит, связь между полушариями была нарушена. А она осуществляется через мозолистое тело. Именно в нем и развился какой-то патологический процесс.

**600.** Задача простая и решается без правил. При переходе к бодрствованию состояние коры становится активным. Важнейшую роль в этом играют восходящие активирующие влияния со стороны РФСМ. Чтобы они проявились, тормозящее влияние нейронов голубого пятна на РФСМ должно значительно уменьшиться. При переходе ко сну картина будет обратной.

**601.** Ответ известен и многим неспециалистам. Они знают, что при умственном утомлении, например, при решении математических задач, работе на компьютере и т. п. лучше не просто отдыхать, ничего не делая, а переключиться на другой вид умственной деятельности — сыграть легкую партию в шахматы, решить кроссворд и т. д. По этой же причине некоторые педагоги считают, что более эффективным для студентов будет прослушать две часовых лекции по разным предметам, чем двухчасовую по одному и тому же предмету.

**602.** Правило АСФ. Условный раздражитель — прием алкоголя. Безусловный раздражитель — какой-либо препарат, вызывающий рвоту. При выработке УР прием небольшой дозы алкоголя подкрепляется через некоторое время введением рвотного препарата. Это сочетанное воздействие повторяют до тех пор, пока вид и запах алкоголя станут вызывать рвотный рефлекс.

**603.** Правило АСФ. Система «ориентировочный рефлекс». Интересующий нас элемент — угасание этого рефлекса при повторных воздействиях. Они вызывают в КБП аналитический процесс, в результате которого устанавливается отсутствие биологически важного сигнального значения у повторяющегося раздражителя. После этого КБП тормозит данный ориентировочный рефлекс. В нашем примере это торможение сильнее выражено у собаки.

**604.** Правило АСФ. Вид пловца, приближающегося к месту старта, является условным раздражителем для участника, стоящего на тумбочке. Подкрепление — касание стенки бассейна рукой плывущего. Однако момент подкрепления отставлен на значительное время. С каждым взмахом рук плывущего момент подкрепления приближается, но ответная реакция — прыжок в воду — должна тормозиться до самого последнего взмаха. Это пример запаздывающего торможения. Он аналогичен стоянию в очереди. Хочется купить товар, получить билет и т. п. поскорее, но приходится ждать. Особенно трудно дается этот вид торможения холерикам.

**605.** Правило АСФ. Наиболее простой и наглядный способ доказательства состоит в выработке УР. Известно, что при этом замыкание временной связи происходит обязательно в КБП. Значит, если удастся выработать такой УР, который приводит к изменению работы изучаемого органа, то это свидетельствует о том, что сигналы, изменяющие эту деятельность, приходят из КБП. Применительно к данной задаче опыт выглядит так. Сначала вызовем БР. Будем вводить в организм собаки значительные количества жидкости, допустим, физиологический раствор. Введение, конечно, должно быть искусственным, например, внутривенно. Оно приведет к увеличению диуреза.

Затем перед водной нагрузкой будем каждый раз включать индифферентный раздражитель — свет, звонок, метроном и т. п. После определенного числа сочетаний одно только включение условного раздражителя начинает вызывать увеличение диуреза. Значит, УР выработался и на вопрос задачи получен положительный ответ.

Аналогичные результаты получены в исследованиях на грудных младенцах. После начала прикармливания ребенка различными молочными продуктами оказывается, что через некоторое время после повторных кормлений его из бутылочки допустим, кефиром, один вид бутылочки начинает вызывать такие изменения в компонентах мочи, которые характерны именно для данного пищевого продукта.

**606.** Внимательно проанализируем условные задачи. Условные раздражители различались не только по цвету, но и по силе. Вполне возможно, что дифференцировка выработалась именно на интенсивность света, а не на цвет. Опыт поставлен некорректно. Его нужно повторить таким образом, чтобы уравнивать все параметры раздражения, кроме цвета.

**607.** Задача аналогична задаче № 602. Различия только в преследуемой цели. В данном случае нужно доказать, что человек слышит звук, используя для этого реакцию, которую он не может контролировать. Например, выработаем оборонительный УР на любой звук (звонок, трещетка, метроном, свисток и т. п.). Для этого будем подкреплять звуковое воздействие ударом электрического тока в руку или вливанием в рот раствора кислоты. Через некоторое время обнаружится, что при включении звука испытуемый отдергивает руку (непроизвольно) или у него увеличивается слюноотделение. Если удалось выработать УР на звук, значит, симулянт его слышит, хотя и отрицает это.

**608.** Поскольку эта задача встретилась в реальных условиях и сотрудник, проводивший исследование, сначала не мог понять, в чем дело, Вам предоставилась хорошая возможность поработать на уровне специалиста, а не только студента. Итак, конечно, призовем на помощь правило АРР-ВС. Система «угашение УР». Она представлена двумя взаимодействующими подсистемами — собака и неподкрепляемый условный раздражитель. Известны различия результатов — при обычной температуре угашение происходит волнообразно, то есть, постепенно с колебаниями величины УР вплоть до его полного исчезновения, при высокой же температуре уже после двух—трех опытов угашение происходило практически мгновенно — после первого же неподкрепления. Стало быть применяем обратное правило АРР-ВС и анализируем различия узлов пересечения. Из системы «собака» в узле пересечения элемент «КБП». Из системы «неподкрепление» — элемент «условия неподкрепления». Понятно, что состояние КБП в ходе угашения изменялось не само по себе, а под влиянием именно условий неподкрепления. Значит, различия узлов пересечения, которые привели к необычному эффекту угашения при высокой температуре среды, связаны именно с особенностями неподкрепления при высокой температуре. Теперь от Вас требуется только внимание. Как проводилось угашение при обычной температуре? В *Одном* из опытов. А при высокой температуре? В *Каждом* опыте. Таким образом высокая температура среды приобрела значение условного тормоза — если в экспериментальной камере тепло —

значит, условный раздражитель подкрепляться не будет. Собака «перехитрила» экспериментатора, который не учел указанной особенности постановки эксперимента.

До начала решения Вы могли сразу же подумать, что высокая температура сама по себе может вызвать мгновенное угасание. Но, во-первых, это противоречит условию задачи, где сказано, что такой эффект стал наблюдаться только в третьем-четвертом опытах (происходило образование условного тормоза при повторных воздействиях), а во-вторых, никакой фактор среды не может вызвать мгновенного угашения УР, исходя из чисто физиологических закономерностей.

**609.** Задача аналогична предыдущей. Поэтому решим ее без длительного вступления. И в данном случае собака установила связь пищевого подкрепления с «непредусмотренным» раздражителем, который включался непосредственно перед подкреплением, а не за 30 секунд до него, как «нормальный» условный раздражитель — свет лампы. Дело в том, что поворотный механизм при включении работал с характерным шумом. Этот шум и стал условным сигналом немедленной подачи пищи. Образно говоря, можно сказать, что мозг собаки стал реагировать не на первый звонок в театре, а на третий. После смазки механизма шум исчез и восстановилась нормальная картина УР.

**610.** Правило АРР-ВС. Как и в большинстве подобных случаев — обратное. Чем отличается состояние собаки в условиях высокой температуры среды от обычных условий? Среди многих реакций на действие тепла выберем ту, которая наиболее близка к условию задачи. Это — резкое усиление слюноотделения, аналогичное выделению пота у человека. В обычных же условиях, без действия каких-либо специфических раздражителей (например, пищевых) слюна у собак не выделяется. Из этого понятно, что при тепловых воздействиях нельзя использовать работу слюнных желез у собаки в качестве индикатора величины УР.

**611.** Строго говоря, это задача на недостаточность информации. Но можно попытаться восполнить пробел. Для этого нужно сразу же отвергнуть все предположения, связанные с различными случайными причинами, и подумать над сущностью вопроса. Если испытуемый должен не просто находиться в цеху, где работают люди, но при этом следует соблюдать еще одно условие, значит, условный раздражитель является комплексным, то есть, содержит несколько компонентов. Один из них имеется — рабочая обстановка в цеху. Подумайте, какой еще элемент системы «работа в цеху» необходим, чтобы максимально приблизить наблюдаемую обстановку к собственно работе?

Человек в цеху работает не сам по себе, а в составе своей бригады. Поэтому, если испытуемый наблюдал за работой именно своей бригады, обмен энергии увеличивался. Но такой эффект отсутствовал, если наблюдение велось за работой других бригад.

**612.** Правило АСФ. Ключ к решению дан в условии, где указан главный элемент системы «инстинкт». А, если так, то окончание предыдущей реакции является сигналом для включения последующей. Именно это обуславливает автоматическое, жестко закрепленное протекание последовательности инстинктивных реакций.

В опыте действовали так. В тот момент, когда оса заползала в норку, чтобы обследовать ее, добычу отодвигали на некоторое расстояние от входа. Выйдя из норки, оса, как того требовала последовательность реакций, снова подносила добычу ко входу. Но теперь раздражитель «добыча у входа» требовал включения очередной реакции «обследовать норку». Во время обследования добычу снова отодвигали и так повторялось 20–30 раз, пока оса не улетала, так и не добившись нужного результата. Опыт убедительно доказывает врожденный, жестко закрепленный характер инстинктивных реакций. Такие реакции биологически целесообразны и оправданы, но только в естественных условиях. Лишь те организмы, которые обладают высшими формами поведения, способны приспосабливаться к самым разнообразным изменяющимся условиям.

**613.** Правило АСФ. Исходя из сущности кратковременной памяти, нужно определить время, необходимое для того, чтобы следы восприятий, оставшиеся после каких-либо воздействий, были переведены в долгосрочную память. Образно говоря, это время, необходимое для того, чтобы книга, которая находится у нас в руках, была поставлена на полку, где она будет долго храниться и перечитываться по мере надобности. Для определения этого времени будем вызывать шок или вводить препарат через короткие промежутки времени — 2, 5, 10, 20, 30 секунд после первой реализации вырабатываемого навыка (например, вскакивание крысы на специальную полочку после сигнала болевого воздействия). Далее следует найти то максимальное время, после которого воздействие еще приводит к забыванию навыка. Это и есть продолжительность краткосрочной памяти. Свыше этого времени амнезия не возникает, так как соответствующая информация уже передана в долгосрочную память.

**614.** Правило АСФ. Нужно доказать что в системе «КБП» возбуждение первоначально возникает не только в тех элементах (нейронах), к которым непосредственно адресован условный раздражитель. Например, если вырабатывается УР на тон «ми», то при отсутствии иррадиации только он будет вызывать условную реакцию, допустим, выделение слюны. В действительности же на ранних стадиях выработки УР слюна будет выделяться и на действие других тонов — «ре, фа, соль» и т. д. И лишь после ряда повторений слюна станет выделяться только на тон «ми». После иррадиации возбуждения произойдет его концентрация.

**615.** Новорожденный щенок мяса еще не ест, поэтому на нем нельзя провести проверку. Но, если через некоторое время после рождения щенка кормить любой пищей, но никогда не давать ему мяса, то при первом знакомстве со столь вкусной едой слюна выделяться не будет. Если же мясо хотя бы однажды съедено, то в дальнейшем один вид и запах его будет вызывать слюноотделение. Таким образом данный рефлекс не врожденный, но в естественных условиях вырабатывается «сам собой». Поэтому подобные рефлексы называются натуральными, в отличие от искусственных УР, образуемых в эксперименте.

**616.** Правило АСФ. Система «угашение УР». Ее варианты — хроническое угашение и острое угашение. Острое угашение мы не можем применить по условию задачи. А хроническое угашение в чистом виде провести нельзя, ибо

из-за особенности методики собака «не знает», что подкрепление не производилось. Но попробуем объединить оба способа угашения. С одной стороны будем повторно включать мигающий свет, не подкрепляя его током — хроническое угашение. С другой стороны удлиним время действия условного раздражителя с 10 секунд до 20–30. В таком варианте угашение УР удастся вызвать.

**617.** Правило АСФ. Обобщение связано с использованием понятий, носящих объединяющий характер по отношению к ряду конкретных объектов. Например, яблоко, груша, слива, абрикос — фрукты. Реакции во второй сигнальной системе связаны с действием словесных раздражителей. Так, можно выработать УР — двигательный, сосудистый, мигательный и т. д. на слово «воробей», «ласточка», «соловей» и т. п. После упрочнения УР он может быть вызван обобщающим словом — «птица». Степень такого обобщения у человека весьма велика. Например, УР, выработанный на слово «плохо» можно воспроизвести словом «война» и т. п.

**618.** Правило АСФ. Для выработки УР на время нужно давать подкрепление в строго определенное время дня. Аналогично для выработки УР на обстановку подкрепление производят в строго определенной обстановке, например, в одной и той же комнате в углу. Поэтому при выработке комплексного УР нужно при подкреплении комплексного условного раздражителя (время и обстановка) безусловным (пища) сочетать оба фактора, входящих в комплексный раздражитель. Конкретно это делают, например, следующим образом. Собаку приводят в комнату № 1 в 10 час. утра и не кормят. Собаку приводят в комнату № 2 в 6 час. вечера и тоже не кормят. Собаку приводят в комнату № 2 в 10 час. утра и кормят. После выработки УР слюноотделение будет появляться только в последнем варианте опыта.

**619.** Правило АСФ. Даны величины УР при действии условных раздражителей разной силы. В этом случае будет иметь место закон силовых отношений: при усилении условного раздражителя величина УР возрастает, но до определенного предела. В первой серии нарушение этого закона, связанное с возникновением запредельного торможения, произошло при силе звука 80 дБ, а во второй серии при силе в 100 дБ. Значит, во второй серии работоспособность нервных клеток оказалась более высокой. Отсюда вывод — представлены результаты исследования, проведенного на второй собаке, когда после лечения состояние животного улучшилось.

**620.** Правило АРР-ВС. Взаимодействуют системы «студент» и «условия обучения». Какой элемент в системе «условия обучения» изменился и тем самым изменил узел пересечения? Установить это нетрудно. Сначала книги духовного содержания, молитвы, умиротворение, а потом — лягушки, кровь, трупы. Очевидно, у молодого человека был резко выражен инертный тип нервной системы (флегматик). Такие люди обычно тяжело переносят значительные изменения жизненных условий и плохо к ним приспосабливаются. Обучение же на гуманитарном факультете гораздо ближе к духовному образованию, что и способствовало выздоровлению.

**621.** В задаче приведены данные реального исследования. Они подтверждают важное общефизиологическое положение — чрезмерные нагрузки вызы-

вают ослабление организма, снижение его сопротивляемости, но и минимальные нагрузки также приводят к снижению устойчивости, так как не происходит необходимая тренировка защитных сил организма, включение компенсаторных, адаптивных механизмов. Поэтому понятен результат исследования, когда наиболее устойчивыми оказались животные не четвертой, как можно было подумать, а третьей группы, которые подвергались умеренным, но не минимальным стрессовым воздействиям. Следовательно, отрицательные эмоции, хотя и неприятны, но будучи умеренными для данного организма, способствуют повышению его устойчивости.

**622.** Правило АРР-ВС. Какое главное отличие условий космического полета по сравнению с земными усугубляет эффект гипокинезии? Это невесомость, которая дополнительно и в значительной степени уменьшает нагрузки на опорно-двигательный аппарат. Это приводит, в частности, к выходу кальция из костей и другим неблагоприятным сдвигам. Поэтому для космонавтов разрабатываются специальные комплексы физических упражнений, чтобы противостоять действию гипокинезии.

**623.** Один из важных принципов адаптирования организма к действию больших нагрузок — постепенное увеличение силы воздействия. В этом проявляется закономерность термодинамического подхода, а именно: системе легче переходить от одного стационарного состояния к другому, если расстояние между этими состояниями не слишком велико. Поэтому применили режим с постепенным увеличением температуры в камере. Не сразу 50 градусов, а сначала 30, потом 35, потом 40 и т. д. Если сравнивать процесс адаптации организма к любым воздействиям с подъемом на очень крутую гору, то можно сказать, что наилучший результат будет достигнут, если подниматься по лестнице, причем высота и ширина ее ступенек должны быть подобраны в соответствии с индивидуальными особенностями каждого данного организма.

**624.** Правило АСФ. Когда человек вынужден подавлять в себе какие-либо эмоции, это вызывает перенапряжение процесса торможения. Наиболее уязвимы в этом отношении представители двух типов нервной системы — меланхолики и холерики.

# Глава 11

---

## **Недостаточность и избыточность информации**

---

Все задачи, которые Вы решали до сих пор, должны были способствовать достижению двух целей — научиться мыслить физиологически и научиться мыслить системно. При этом все задачи были построены корректно. Это означает, что в условии содержалась вся необходимая для решения информация и отсутствовала информация ненужная, лишняя. Однако, к сожалению, в жизни так бывает далеко не всегда. Очень часто мы не располагаем всей информацией, которая необходима для успешного решения задачи. И здесь никакие правила не помогут просто потому что они не могут заменить отсутствующую информацию.

В других случаях, наоборот, ситуация перегружена лишней информацией, которая только запутывает дело и уводит нас в сторону. Умение выделить необходимую информацию, определить недостающую и отбросить излишнюю — это свидетельство уже очень высокого уровня, достигнутого в ходе профессиональной деятельности. Данная глава представляет Вам возможность хотя бы немного попрактиковаться в приобретении и этого, столь важного умения.

### **11.1. Недостаточность информации**

При решении задач нужно исходить из следующего. Ознакомившись с условием, Вы приступаете к решению, используя те правила, с которыми все время работали в предыдущих главах. Но здесь в каждой задаче намеренно не упомянуто что-нибудь, о чем необходимо знать, чтобы справиться с задачей. А далее возможны две ситуации. Если Вы знаете о том, что не упомянуто в условии, то никаких дополнительных трудностей не возникнет и задачу можно решать в обычном



порядке. В противном случае самое главное — определить, какой же необходимой для решения информации у Вас нет. Собственно в этом основное назначение задачи, поскольку дальше Вы уже будете действовать по освоенным правилам. Итак, внимание! Ищем недостающую информацию!

### Тренировочные задачи

**625.** При воздействии на нерв импульсами (ударами) постоянного и индукционного тока возбуждение возникает при действии любого из этих раздражителей.

*Если в нерве постепенно развивается патологический процесс, то сначала исчезает ответ на один из раздражителей, а затем и на другой. При восстановлении функции нерва ответы на раздражение появляются в обратном порядке. Укажите последовательность исчезновения и появления ответов на раздражение и объясните причину этого.*

**Решение.** Ситуация типичная для использования прямого правила АРР-ВС. Понятно, что, если система «нерв в патологическом состоянии» по-разному реагирует на воздействие систем «постоянный ток» и «индукционный ток», то причину следует искать в каких-то различиях между свойствами раздражающего удара тока. Для того чтобы раздражитель вызвал эффект, он должен соответствовать трем законам раздражения — закон силы, закон крутизны нарастания и закон времени. Силу тока мы можем подобрать любую. Что касается крутизны нарастания и продолжительности толчка тока, то в условии задачи нет сравнительных данных для каждого из этих раздражителей. Следовательно, именно в этом и состоит недостаточность информации в данной задаче.

В таком случае необходимо получить недостающие сведения. Оказывается, крутизна нарастания импульса достаточно велика и для постоянного тока, и для индукционного. А вот продолжительность импульса индукционного тока меньше, чем постоянного.

При патологических процессах состояние возбудимого объекта ухудшается и кривая силы—времени сдвигается вправо. Это означает, что на короткие импульсы нерв уже не может ответить. При дальнейшем ухудшении состояния исчезнут ответы и на более продолжительные раздражения. Поэтому сначала нерв перестанет реагировать на удары индукционного тока, а потом и на удары постоянного тока. При постепенном восстановлении функции нерва его ответы появляются, как легко понять, в обратном порядке. ▷

**Внимание!** В ходе решения Вы могли вполне справедливо подумать о том, что и в решении задач предыдущих глав Вам иногда приходилось искать недостающую информацию. Действительно, это так. Но тогда главное заключалось в том, чтобы освоить новые для Вас принципы решения задач. И поиск нужной информации являлся не целью, а средством, необходимым для решения задачи. Но теперь у Вас уже накопился достаточный опыт решения и задачи данной главы направлены прежде всего не на само решение, а на определение того, в чем состоит недостаточность или избыточность информации. Это главное, а само решение, будем надеяться, уже не вызывает таких затруднений, как это могло быть при начале работы с пособием.

**626.** Анализ показал, что кровь, притекающая к сердцу по коронарным сосудам, содержит 19 объемных процентов кислорода и 52 объемных процента углекислого газа. Венозная кровь из коронарного синуса — соответственно 12 процентов и 58 процентов. Через сосуды сердца за минуту проходит 300 мл крови. Анализ проведен у мужчины в возрасте 45 лет, ростом 168 см и весом 57 кг. Соответствует ли уровень основного обмена у этого человека должной величине?

**Решение.** Должную величину для человека с указанными в условии данными находим в известных Вам таблицах. Она составляет 1387 ккал в сутки. А теперь правило АСФ. Нужно сравнить системы «человек» и «сердце». Сначала будем анализировать систему «сердце», потому что именно для нее приводятся цифровые данные. Найдем величину ДК. Она равна  $58 - 52/19 - 12 = 0,86$ . Калорический коэффициент кислорода по таблице равен 4,87 ккал. Поскольку сердце потребляло 6 объемных процентов кислорода, то за минуту из прошедших через сосуды сердца 300 мл крови было извлечено 18 мл (0,018 л) кислорода. Расход энергии за минуту  $4,87 \times 0,018 = 0,08766$  ккал. За сутки  $0,08766 \times 1440 = 126,2$  ккал. ▷

Таким образом с сердцем после произведенных расчетов все ясно. Но речь-то идет о человеке. Вот здесь и необходима отсутствующая в условии информация.

Хотя опять-таки кому-нибудь из читателей она, возможно, известна. Нужно знать, какая же часть всей потребляемой организмом энергии приходится на долю сердца? В условии задачи об этом не сказано. Из литературы выясним, что в состоянии основного обмена сердце потребляет около 9 % от общих энергетических затрат. Тогда в пересчете на весь организм получим  $126,2/9 \times 100 = 1402$  ккал. Это всего на 1 % больше должной величины. Значит, определение было проведено в условиях основного обмена.

**627.** В финальном матче футбольного чемпионата мира были травмированы два игрока — по одному из каждой команды. Пришлось поместить их в больницу. Ввиду того, что травмы были совершенно идентичны по степени тяжести и локализации, обоим футболистам назначили одинаковое лечение. Кто из них выздоровел раньше?

**Решение.** Сразу понятно, что без дополнительной информации задача не имеет смысла. Однако, где же ее искать? Прежде всего, исходя из условия. Поэтому вопросы типа «а не был ли один футболист значительно крепче, чем другой» — некорректны. Ведь так можно спрашивать о чем угодно. Например «а не забыли ли одному из них дать нужное лекарство» или «не случилось ли у кого-нибудь из них пищевого отравления» и т. п. Искать нужно не случайные, а закономерные различия. Чем же могли отличаться футболисты упомянутых в условии задачи команд? Речь идет именно о командах, а не об отдельных игроках. До начала матча таких различий не было. Во всяком случае об этом в условии ничего не говорится. А вот после матча появилось важнейшее различие. Одна команда стала чемпионом мира, а другая проиграла. Известно, что у победителей положительные эмоции ускоряют заживление ран, стимулируя соответствующие реакции через нервную и эндокринную системы. На побежденных, наоборот, неблагоприятно влияют отрицательные эмоции. Имеется много данных о том, что бойцы, раненные во время успешного наступления, выздоравливают быстрее, чем те, кто был ранен при отступлении.

Таким образом на вопрос задачи отвечаем так «быстрее должен выздороветь тот, кто играл в команде, ставшей чемпионом мира». ▷

**628.** Открыта неизвестная ранее болезнь. Установлено, что ею болеют за редкими исключениями только лица женского пола. Можно ли в связи с этим предположить, что возникновение болезни связано с гормональными особенностями женского организма?

**Решение.** Эту задачу, не долго думая, надо решать по прямой аналогии. Для этого не поленитесь заглянуть в задачу № 594. Теперь остается только спросить, не подвержены ли этой болезни маленькие дети (девочки). Если нет, то предположение логично (у маленьких детей еще не выражены гормональные особенности, связанные с полом). Если да, то очевидно, причина в чем-то другом. Например, в генетической передаче патологического признака, связанного с полом. ▷

**629.** В ходе работы с НМП студент заявил, что, когда он прикасается к нерву никелированным инструментом (пинцет, ножницы), то иногда наблюдается сокращение мышцы. Ему возразили, что подобный эффект

*имеет место только, если к нерву одновременно прикасаются двумя различными металлами, как в знаменитом первом опыте Гальвани. Что должен выяснить студент, чтобы доказать свою правоту?*

**Решение.** Чудес не бывает. Если такое сокращение мышцы, действительно имело место (может быть и в Вашей практике), нужно искать информацию о втором металле. На никелированном инструменте могут быть участки, где кусочек никеля откололся. Под ним обнажается основной металл (например, железо). Если случайно дотронуться до нерва именно таким участком, то воспроизводится первый опыт Гальвани, но в несколько необычной форме. ▷

### Задачи для самоконтроля

**630.** Нерв НМП раздражают электрическими импульсами. Будет ли частота ПД, возникающих в мышце, соответствовать частоте раздражения?

**631.** На каком объекте легче вызвать гладкий тетанус — на икроножной мышце лягушки или летательной мышце шмеля?

**632.** При определении ЖЕЛ у физически тренированного юноши ее величина составила 4 800 мл, а у нетренированного того же возраста — 5 200 мл. Нет ли ошибки в измерениях?

**633.** При внутриклеточном раздражении мышечного волокна постоянным током надпороговой величины волокно не сокращается в ответ на замыкание тока. Можно ли утверждать, что волокно утратило возбудимость?

**634.** Во взятой у человека пробе крови обнаружено десять миллиардов лейкоцитов на литр. Эта величина выше нормы. Следует ли думать о наличии патологического процесса, например, воспаления?

**635.** На возбудимую клетку наносят два надпороговых раздражения с интервалом 2 мс. Сколько ПД будет зарегистрировано — один или два?

**636.** После перелета на самолете из пункта А в пункт В у человека в течение нескольких дней наблюдались различные дискомфортные явления. Может ли воздушное путешествие вызвать столь продолжительный эффект?

**637.** Длина аксона, иннервирующего мышцу, составляет один метр. В эксперименте блокируют мионевральные синапсы через 0,01 с

после возникновения возбуждения в теле нервной клетки, от которой отходит аксон. Сократится ли мышца?

**638.** Для перфузии изолированного сердца кролика был приготовлен раствор Рингер—Локка, содержащий все необходимые компоненты. Однако вскоре после начала перфузии сердце остановилось. На другом сердце в аналогичных условиях эксперимента тоже произошла остановка вскоре после начала перфузии. Какая ошибка была допущена?

**639.** Если наложить два электрода на поврежденный и неповрежденный участки мышцы и соединить их с высокочувствительным стрелочным гальванометром, то можно зарегистрировать ток покоя. Если в качестве электродов использовать просто обычные медные провода, то один из них может оказаться окисленным. В таком случае получится пара из двух разнородных металлов и прибор покажет артефакт — не ток покоя, а ток, возникший из-за разности потенциалов, образовавшейся в месте прикосновения двух различных металлов к нерву — проводнику второго рода. Можно ли установить истину (ток покоя или артефакт), используя только имеющийся прибор?

**640.** У членистоногих роль крови выполняет гемолимфа, которая содержит дыхательные пигменты — гемоглобин или гемоцианин. Однако у насекомых таких пигментов в гемолимфе нет. Чем объяснить эту их особенность?

**641.** У собаки выработан пищевой УР. В одном из опытов в момент подкрепления условного раздражителя безусловным (дача мясного порошка) собака, вместо того чтобы сразу начать поглощать столь вкусную пищу, проявила отчетливую ориентировочную реакцию и только после этого с большой задержкой во времени начала есть. В чем дело?

**642.** Взято некоторое количество лимфы, оттекающей от миокарда одной собаки, и введено в коронарные сосуды другой. Что произойдет с этой второй собакой?

### Решения задач для самоконтроля

**630.** Правило АСФ. Чтобы решить задачу, необходимо знать, во-первых, величину лабильности нерва, мионевральных синапсов и мышцы, и, во-вторых, частоту раздражения. Первое известно Вам из курса физиологии. Второе же обязательно должно быть указано в условии задачи. В противном случае ответить на вопрос можно только условно, например, будет, если частота раздражения не превышает величину лабильности мионевральных синапсов и тем более величину лабильности самой мышцы.

**631.** Прежде всего в задаче употреблен не совсем корректный термин «легче». Каждый может понять его по своему. Поэтому в подобных случаях обязательно нужно уточнить — что же имеется в виду. В данной задаче под словом легче подразумевается — при меньшей частоте раздражения. Тогда условие задачи понятно, но недостаточно. Если о продолжительности одиночного сокращения икроножной мышцы лягушки можно узнать в любом учебнике физиологии, то в отношении летательных мышц шмеля о ней можно только догадываться. В этом и состоит недостаточность информации в данной задаче. Оказывается, летательные мышцы шмеля могут давать до тысячи одиночных сокращений в секунду. Тогда понятно, что вызвать в них гладкий тетанус трудней, чем в икроножной мышце лягушки, так как потребуется очень большая частота раздражений.

**632.** Величина ЖЕЛ у здоровых людей зависит не только от степени тренированности, но и от роста. А о нем в задаче не говорится. Если у испытуемых большая разница в росте, а точнее в размерах тела, то ошибки в измерениях нет.

**633.** Задача некорректна в связи с недостаточностью информации. Следует указать, какой полюс находится внутри волокна. Если это катод, то возбуждение не сможет возникнуть и в нормальном волокне.

**634.** Нужно уточнить, в каких условиях брали кровь. Если после еды, интенсивной физической работы, эмоционального возбуждения, то обнаруженный лейкоцитоз является физиологическим. Всегда следует помнить, что не бывает физиологических показателей вообще, а есть показатели в данных конкретных условиях.

**635.** Правило АСФ. Если второе раздражение попадет в АРП, то на него ответа не будет. Но продолжительность АРП значительно различается у различных возбудимых тканей. Поэтому необходимо уточнить, какую именно возбудимую клетку раздражают, узнать, какова продолжительность АРП в клетках данного типа и только после этого дать ответ.

**636.** Правило САС. Нужно уточнить, на каком расстоянии друг от друга находятся пункты А и В. Если их разделяет несколько часовых поясов, то потребуется перестройка суточных ритмов, которая у многих людей идет с трудом. Возникают явления десинхроноза, длящиеся некоторое время.

**637.** Правило САС. Необходима дополнительная информация о том, какие волокна входят в состав аксоиа. После этого можно провести сравнительный анализ. Если речь идет о скелетной мышце, то в аксонах, иннервирующих эти мышцы, скорость проведения большая — до 120 м/с и в таком случае мышца успеет сократиться. Если же мышца гладкая, то в соответствующих аксонах скорость проведения мала и сокращение в условиях эксперимента не произойдет.

**638.** Недостающая информация может относиться или к особенностям сердца, или к особенностям раствора. Поскольку и на другом сердце был получен такой же эффект, следует думать о растворе. Все необходимые компоненты по условию задачи в нем имеются. Чего же недостает? Опыт ставится на сердце

теплокровного животного. В таком случае раствор должен иметь температуру 38 градусов. Но об этом в условии ничего не сказано. Поэтому остается предположить, что раствор не был подогрет.

**639.** Отправную точку для рассуждений дает правило АРР-ВС. Имеется две системы — «мышца» и «электроды». Главные элементы этих систем, которые попадают в узел пересечения, — это «окисленный участок электрода» и «поврежденный участок мышцы». Проще всего установить истину, если оба электрода наложить на неповрежденные участки мышцы. Если электрод окислен, то гальванометр покажет наличие артефакта. Если же электрод не окислен, то будет обнаружено отсутствие тока. Но при препаровке небольшие участки мышцы могут оказаться поврежденными, хотя внешне это может быть незаметно. В этом случае вопрос останется по прежнему открытым. Более надежен и изящен второй способ. Применим правило САС. Если данный электрод окислен, то под ним всегда будет возникать потенциал определенного знака, независимо от того, на каком участке мышцы находится электрод. Точно так же, если данный участок мышцы поврежден, то в нем всегда будет отрицательный потенциал, независимо от электрода. Поэтому для уверенного ответа на вопрос нужно просто поменять электроды местами. Если дело было в электроде, то после перемены мест электродов знаки зарядов меняются и ток пойдет в противоположном направлении. При этом стрелка гальванометра отклонится примерно на ту же величину, но в другую сторону. Это подтвердит наличие артефакта. Если же дело не в электродах, то независимо от их местоположения неповрежденный и поврежденный участки мышцы сохраняют свои заряды и стрелка отклонится в ту же сторону. Значит, зарегистрирован истинный ток покоя. В чем же тогда недостаточность информации? Она состоит в том, что для регистрации не только величины, но и направления тока нужен гальванометр с нулем посередине шкалы. А об этом в условии задачи ничего не сказано.

**640.** Об этом уже говорилось в некоторых аналогичных задачах. При трахейном дыхании, присущем насекомым, воздух поступает через систему трахей прямо к тканям. Поэтому нет необходимости в дыхательных пигментах. Но о недостаточности информации можно говорить лишь условно. Она имеет место только для тех, кто не знает, что у насекомых трахейное дыхание.

**641.** Правило АРР-ВС. Обратное. Ясно, что в узле пересечения систем «собака» и «пища» что-то изменилось, причем неожиданно для собаки. Очень хорошо, если Вы сразу же вспомните задачу № 598. Ситуация аналогична — акцептор действия обнаруживает несовпадение модели ожидаемого результата с реальным. Почему такая ситуация возникла в данной задаче? Очевидно, что подкрепление внезапно оказалось не таким, как всегда. Действительно, в опыте произвели экстренную замену обычного подкрепления (сухарный порошок) необычным — мясной порошок.

**642.** Сразу видно, что задача на недостаточность информации. Действительно, сама по себе лимфа не может вызвать какие-либо вредные последствия. Значит, необходимо уточнить, в каком состоянии находилась первая собака. Если в обычном — ничего особенного не произойдет. Если же, например, у первой собаки вызвали острую ишемию миокарда и взяли лимфу в этом

состоянии, то в ней окажется множество токсичных продуктов, поступивших в лимфу из ишемизированной ткани. Тогда введение такой лимфы может привести к тяжелым последствиям вплоть до гибели животного.

## 11.2. Избыточность информации

Следующие задачи — на избыточность информации. В реальных условиях, в том числе и во врачебной деятельности с такими ситуациями приходится сталкиваться довольно часто. Если недостаточность информации не позволяет решить задачу с необходимой точностью, то избыточность может направить решение в ложную сторону или во всяком случае затруднить правильное решение. Это связано с тем, что второстепенная или просто излишняя информация может быть расценена как основная.

Все задачи данной группы следует также решать по общему принципу. Как и всегда, сначала необходимо тщательно изучить условие задачи, затем выбрать нужное правило и применить его для решения. При этом в отличие от задач с необходимой и достаточной информацией не следует стремиться использовать всю информацию, содержащуюся в условии. Нужно оперировать только теми данными, которые по Вашему мнению достаточны для решения. Если Вам удастся получить правильное решение, тогда остается только посмотреть, какая информация оказалась ненужной и никак не использовалась в ходе решения. Она и является избыточной. Таким образом в данном случае Ваша цель не только в том чтобы правильно решить задачу, но и определить, какая информация была избыточной.

### Тренировочные задачи

**643.** У двух мужчин, один из которых бухгалтер, а другой шахтер, определяли изменения МОК при физических нагрузках двух интенсивностей. Получены следующие данные.

Изменение величины МОК (в % к исходному уровню)

Испытуемый	Малая нагрузка	Большая нагрузка
Бухгалтер	+23	+49
Шахтер	+36	-11

*Кто из двух испытуемых более тренирован физически?*



**Решение.** Ответ очевиден. Из приведенных цифр ясно, что более тренирован бухгалтер. У него резервные возможности сердца больше и поэтому величина МОК возрастает и при малой, и при большой нагрузках. У шахтера же большая нагрузка оказывается уже чрезмерной. Но при чем здесь профессии испытуемых? Если считать эту информацию существенной, то невольно мы начинаем думать о том, что шахтер, как человек физического труда должен быть более тренированным. А, если это не так, то, возможно, он страдает профессиональной болезнью. Подобные рассуждения можно продолжать и дальше, забыв о том, что у нас перед глазами цифры, из которых все ясно для ответа на поставленный вопрос. Значит, задача некорректна. В нее введены совершенно не нужные для решения сведения о профессии испытуемых. Они уведут нас в сторону от решения («а может быть, бухгалтер мастер спорта?»). Следовательно, эта информация избыточна. В условии нужно было сказать просто «у двух испытуемых». ▷

**644.** В опыте на собаке каротидный синус выключили из общего русла кровообращения и производили искусственную перфузию его через сосуд, давление в котором можно было произвольно изменять. В исходном состоянии давление в большом круге кровообращения и в каротидном синусе было одинаковым и составляло 105 мм рт. ст. ЧСС равнялась 78 уд/мин, величина венозного возврата 410 мл/мин. Давление в сосуде, питающем каротидный синус, повысили до 150 мм рт. ст. Как при этом изменилось давление в большом круге?

**Решение.** Правило АСФ. Рецепторы каротидного синуса участвуют в процессах саморегуляции АД, способствуя его снижению при повышении и наоборот. В нашем случае мы раздражаем рецепторы каротидного синуса искусственно повышенным давлением. Это приведет к снижению давления в большом круге. Хотя оно было нормальным, но мы ведь создали искусственные условия в каротидном синусе, на что регуляторные центры соответственно и отреагировали. Данные же о частоте пульса и величине венозного возврата для решения не нужны и только отвлекают внимание. Значит, эта информация избыточная. ▷

**645.** В опыте, аналогичном предыдущему, после изменения давления в сосудах изолированного каротидного синуса ЧСС изменилась с 82 до 104, величина венозного возврата возросла от 410 до 480 мл/мин, а частота дыхания не изменилась.

Какое воздействие было оказано на рецепторы каротидного синуса — повышение или понижение давления?

**Решение.**

**| Внимание!** Проверьте Вашу способность к переключению.

При внешнем сходстве условий этой и предыдущей задачи ситуации в них различные. Снова правило АСФ. Если ЧСС увеличилась и при этом возросла величина венозного возврата, значит, за единицу времени по сосудам стало протекать больше крови. Если так, то давление в большом круге повысилось. Такое повышение могло возникнуть в ответ на понижение давления в сосудах каротидного синуса. Следовательно, в эксперименте давление в сосудах каротидного синуса снижали, что привело к рефлекторному повышению давления в большом круге. Какая же информация в условии является избыточной? Это сведения о том, что частота дыхания не изменилась, никак не влияющие на ход рассуждений. ▷

**646.** При подсчете количества эритроцитов в крови комерным методом имелись две особенности. Во-первых, покровное стекло не было притерто до появления Ньютоновых колец. Во-вторых, подсчет проводили не в 80-молых квадратах, как обычно, а в 120. Каким оказался результат подсчета — истинным, завышенным или заниженным?

**Решение.** Правило АСС, поскольку нужно просто вспомнить сущность данной методики. Если покровное стекло не было притерто до появления Ньютоновых колец, значит, расстояние между ним и поверхностью, на которую нанесена сетка, было несколько больше, чем 0,1 мм (глубина средней площадки камеры). Поэтому между покровным стеклом и сеткой поместилось больше крови, чем в стандартных условиях. Следовательно, полученный результат окажется завышенным. Что касается числа квадратов, в которых производился подсчет, то при достаточно большом их количестве (80, 100, 120, 150 и т. д.), это практически не влияет на точность получаемого результата. Таким образом данное уточнение содержит избыточную информацию. А вот если бы подсчет производился в очень малом числе квадратов (например, в десяти), то это уже могло бы повлиять на результат. ▷

**647.** В одном из учебников физиологии приводится следующий пример выработки УР. «Если перед собакой включать лампу в 500 Вт и затем подкреплять это дачей пищи, то после нескольких сочетаний при одном только включении лампы будет наблюдаться слюноотделение». Какая информация в этом сообщении является избыточной?

**Решение.** Конечно, сведения о мощности лампы 500 Вт. Для понимания сущности выработки УР это не имеет никакого значения. Между тем

автор на своем опыте много раз наблюдал как студент, привыкший к механическому заучиванию, приведя данный пример, становился в тупик и выглядел абсолютно растерянным, когда его спрашивали «а если мощность лампы будет 200 Вт?» На этом простом примере Вы можете убедиться, как важно не попадать в плен избыточной информации. ▷

*648. При наложении фистулы протока околоушной железы у собаки отсепааровывают кусочек слизистой вокруг сосочка, которым проток открывается в ротовую полость, затем делают разрез щеки, через него выводят отсепаарованный участок наружу и фиксируют его на коже.*

*В ходе операции, проводимой под общим наркозом, полость рта дополнительно обрабатывали дикаином, отсепаарованный участок повернули вокруг оси протока на 180 градусов, затем вывели этот участок на кожу и не пришили, как обычно, а приклеили специальным биологически инертным клеем. Была ли достигнута цель операции?*

**Решение.** Правило АСС. Нужно представить, как будет работать система «сбор слюны». Слюна из железы поступает в проток и после операции должна выделяться уже не в полость рта, а на наружной стороне щеки. Теперь отделим главное от второстепенного. Дополнительная анестезия полости рта никак не влияет на ход операции, хотя при общем наркозе в ней нет необходимости. Точно так же не имеет принципиального значения приклеивание, а не пришивание участка слизистой. А вот поворот на 180 градусов приводит к перекручиванию протока и тогда операция окажется безуспешной, так как слюна не сможет пройти через деформированный участок протока. ▷

*649. Два студента в теплую безветренную погоду играли в футбол. После окончания игры их взвесили и установили, что один потерял с потом 600 г воды, а другой — 800 г. Потом они выпили лимонад, первый один стакан, а второй два и решили отдохнуть. Первый студент лег на деревянную скамью, а второй на бетонную. Отдыхали полчаса. На другой день у одного студента начался насморк. У которого из двоих?*

**Решение.** Правило АРР-ВС. В данном случае обратное, как и в большинстве других аналогичных задач. Сравним различия узлов пересечения. В них три пары элементов. Первая — разное количество пота. На сильном ветру это могло бы сыграть роль в простуде из-за переохлаждения в силу быстрого испарения пота. Но в условии специально оговорено, что погода была теплая и безветренная. Вторая пара элементов — разное количество выпитого лимонада. Это также

несущественно. Таким образом решающее различие — третье. Если человек, да еще разгоряченный, лежит на бетонной скамье, то он теряет большое количество тепла путем теплопроводности. На деревянной же скамье потери тепла будут значительно меньше. Отсюда следует, что скорее всего простудился второй студент. Информация же о количестве пота и питье лимонада в данном случае избыточна. ▷

**650.** *В кровь животного ввели некоторое количество адреналина. Через 40 минут взяли у него порцию крови, подвергли ее ультрафильтрации и затем провели определение адреналина в ультрафильтрате. Удалось ли его обнаружить?*

**Решение.** Правило АСФ. В задаче содержится информация о времени, после истечения которого был сделан анализ, и о дополнительном приеме — ультрафильтрация. Какая существенна, а какая избыточна? Адреналин быстро исчезает из крови. Период полураспада 1–3 минуты. Значит, через 40 минут от введенной дозы практически ничего не останется. Ультрафильтрация же освобождает раствор от крупных, в первую очередь белковых молекул. Адреналин к таким не относится. Поэтому данная информация избыточна. Будем надеяться, что теперь у Вас уже накопился достаточный опыт для того чтобы перейти к самостоятельному решению аналогичных задач. ▷

### Задачи для самоконтроля

**651.** На нервное волокно типа А подействовали препаратом, который значительно повышает величину МП, но не влияет на КУД. Как изменилась возбудимость волокна?

**652.** У животного, находящегося в условиях высокогорья, определяли величину ДК. Она оказалась равной 0,94. Какой можно сделать вывод о характере веществ, преимущественно окислявшихся в организме?

**653.** При изучении с диагностической целью активности пищеварительных ферментов у пациента учитывали следующие показатели: условия питания, время суток, когда производили анализ, физическую выносливость. Какие из этих показателей имеют значение для оценки полученных данных, а какие нет?

**654.** Гладкую мышцу обработали препаратом, повышающим ее возбудимость, а в область ганглия, от которого отходят постганглионарные волокна к этой мышце, ввели ингибитор АХЭ. Преганглионарное волокно раздражают с частотой 50 имп/с. Какова будет реакция мышцы?

**655.** Испытуемый после двухминутной гипервентиляции задержал до предела дыхание на выдохе. Затем после отдыха он присел в течение двух минут, после чего снова задержал дыхание, но уже на вдохе. В каком случае задержка была более длительной?

**656.** Из двух испытуемых один ярко выраженный сангвиник, другой — флегматик. У обоих выработаны прочные двигательные УР. На зеленый свет — нажатие на рычаг левой рукой, на красный свет — нажатие на другой рычаг правой рукой. У сангвиника избыточный вес, у флегматика — нормальный. При исследовании указанных УР регистрировали время от подачи сигнала до ответной реакции нажатия на рычаг. В одном из очередных опытов провели переделку сигнального значения условных раздражителей. Теперь на красный свет надо было нажимать левой рукой, а на зеленый — правой. Как в этом опыте изменилось время реакции и у кого из испытуемых в большей степени?

**657.** Наибольшей чувствительностью ухо человека обладает по отношению к звукам частотой 2,5–3,0 кГц. Порог болевой чувствительности 135–140 дБ. Как определить этот порог в эксперименте?

**658.** В опыте на скелетной мышце установили, что ее хронаксия составляла 0,3 мс, при этом раздражающий импульс имел напряжение 1,5 В. Через 5 с нанесли повторное раздражение напряжением 0,85 В и продолжительностью 4 с.

Сократилась ли мышца?

**659.** В лабораторию доставлен новый пищевой продукт. Провели следующие исследования: определен химический состав продукта (процентное содержание белков, жиров, углеводов, минеральных солей, воды), удельный вес. Затем сожгли навеску этого продукта в калориметрической бомбе и определили, сколько потребляется кислорода и выделяется углекислого газа при полном окислении 200 грамм его. Какие из перечисленных данных могут быть использованы для суждения об энергетической ценности данного продукта?

**660.** В одной пробирке находится 3 мл раствора поваренной соли концентрацией 0,2 %, а в другой 2 мл такого же раствора, но с концентрацией 0,15 %. В каждую пробирку вносят по две капли крови. Где произойдет гемолиз?

**661.** Двум собакам ввели внутривенно по 200 мл холодного раствора. Вес первой собаки 14 кг, вес второй — 39 кг. Первая собака длинношерстная, вторая — короткошерстная. У обеих собак после введения указанной жидкости возникла холодовая дрожь. У какой из собак дрожь была выражена сильнее?

**662.** Экспериментальное животное перевели на диету с повышенным содержанием белка, а затем стали вводить регулярно избыточные количества гормонов коры надпочечников. Через некоторое время исследование закончили, животное вскрыли и исследовали состояние надпочечников. Что было обнаружено?

**663.** Для ликвидации явлений кессонной болезни у водолаза, быстро поднятого с большой глубины на поверхность, его поместили в компрессионную камеру. Регистрировали следующие показатели внутри камеры — процентное содержание кислорода, давление воздуха, температуру тела. Какие из этих показателей имеют значение для ликвидации проявлений кессонной болезни?

**664.** Если поставить ножку звучащего камертона на сосцевидный отросток, то звук будет слышен даже при закрытом наружном слуховом проходе благодаря костной проводимости. После прекращения ощущения звука в данном опыте человек закрыл глаза и поднес камертон к открытому слуховому проходу. Будет ли теперь слышен звук?

**665.** Лягушки могут длительное время находиться в виварии без пищи, особенно зимой. Как изменится у такой лягушки центральное время рефлекса, если провести локальное нагревание синаптических областей?

### Решения задач для самоконтроля

**651.** Правило АСФ. Из условия следует, что разность МП – КУД увеличилась. Значит, увеличился пороговый потенциал, произошла гиперполяризация. Это приведет к снижению возбудимости. Ответ очевиден. Но какое значение имеет то, что волокно относится к типу А? В данном случае — никакого. Эта информация избыточна.

**652.** Все очень просто. Если величина ДК близка к единице, значит, окислялись главным образом углеводы. Сведения же об условиях высокогорья излишни, ибо они никак не используются для решения, а могут только усложнить его.

**653.** Правило АСФ. Активность ферментов может оказаться измененной в связи с заболеванием или в зависимости от определенных физиологических факторов. Так, на ней могут сказаться особенности питания или особенности суточных ритмов. Сведения же о физической выносливости могут пригодиться для оценки состояния сердца, но в данном случае эта информация будет избыточной.

**654.** Применим правило АСС. Построим необходимую нам простейшую систему: преганглионарное волокно — ганглий — постганглионарное волокно — мышца. А теперь сразу определим, насколько запутала и усложнила задачу

избыточная информация. Какое воздействие является главным для определения реакции мышцы? Торопиться здесь не надо. Еще раз внимательно проанализируйте условие. Вопрос «какой будет реакция?» часто вызывает затруднение, так как в голову приходят самые различные соображения. Но мы уже говорили, что в физиологии на такие вопросы обычно возможны только два ответа типа «ослабеет — усилится», «появится — не появится», «будет — не будет» и т. п. Так и в данном случае требуется выбрать лишь одно из двух: сократится мышца или не сократится? После этого вопрос можно уточнить — дойдет возбуждение до мышцы или нет? А для этого достаточно использовать лишь одно соображение. В ганглиях ВНС возбуждающим медиатором во многих случаях является АХ. При действии ингибитора АХЭ АХ, выделяющийся в окончаниях преганглионарных волокон не будет разрушаться. Возникнет стойкая деполяризация ганглионарных нейронов и проведение возбуждения через ганглий прекратится. Мышца не сможет ответить на раздражение, которое до нее не дойдет. Остальное не важно, так как в данной ситуации ни состояние мышцы, ни параметры раздражения уже не играют роли.

**655.** Правило АСФ. На вдохе задержка дыхания всегда дольше, чем на выдохе. Но разница между содержанием в крови углекислого газа после гипервентиляции и физической нагрузки столь велика, что этот фактор во много раз перекрывает различия между этой разницей после вдоха и выдоха. Поэтому после гипервентиляции продолжительность задержки значительно увеличивается, а то что она проводилась на вдохе или на выдохе в данном случае несущественно. Эта информация избыточна.

**656.** Подвижность нервных процессов у сангвиника выше, чем у флегматика. А переделка сигнального значения условных раздражителей как раз и является одним из тестов для определения этого свойства нервной системы. Такая переделка всегда представляет определенную трудность для нервной системы. Это находит отражение в том, что латентные периоды условных двигательных реакций при переделке сначала увеличиваются, причем в большей степени у флегматика. У сангвиника переделка происходит быстрее и величина латентного периода реакций поэтому возвращается к исходной быстрее, чем у флегматика. Но вес тела не имеет к этому никакого отношения и информация о нем избыточна.

**657.** Задача простая, но с маленькой хитростью. Не следует путать порог чувствительности (раздражения) и порог болевой чувствительности. Слабые звуки лучше всего воспринимаются на частоте 1–4 кГц. А болевые ощущения зависят от силы звука. Именно она является определяющей, а не частота. Поэтому для определения порога болевого ощущения можно брать тон в большом диапазоне частот. Главное условие — усилить силу звука до тех пор, пока не возникнет ощущение боли.

**658.** Правило АСФ. Хронаксию определяют при силе тока равной удвоенной реобазе. Значит, реобазы равна  $1,5 : 2 = 0,75$  В. Следовательно, в повторном опыте сила раздражения была несколько больше реобазы. Полезное время примерно в 10 раз больше хронаксии и в нашем случае составляет 3 мс. Значит, при повторном раздражении ток был несколько больше реобазы, а вре-

мя действия тока несколько больше, чем полезное. Тогда возбуждение должно было возникнуть и мышца сократилась. Какая же информация избыточна? То, что повторное раздражение нанесено через 5 с. У нас нет никаких оснований по условию задачи полагать, что за это время в состоянии мышцы что-то изменилось. Такая подробность только уведит в сторону от сущности задачи.

**659.** Сжигание в калориметрической бомбе дает непосредственный ответ в калориях или джоулях. Тот же результат можно получить расчетным путем, узнав химический состав продукта. По данным газового анализа можно вычислить ДК и далее пользоваться калорическим эквивалентом кислорода. Во всех этих случаях будет определена энергетическая ценность продукта. Но сведения об удельном весе продукта излишни.

**660.** Правило АСФ. В обеих пробирках среда резко гипотонична. Значит, в каждой из них произойдет полный гемолиз. Остальные подробности излишни и никакой роли в решении не играют.

**661.** Холодный физраствор охлаждает и кровь. Холодная кровь действует на терморцепторы гипоталамуса и вызывает дрожь. Чем больше охлаждена кровь, тем сильнее дрожь. Это доказано специальными опытами и является одним из примеров регуляции по отклонению. Температура и количество введенного раствора для обеих собак одинаковы. Однако масса второй собаки почти в три раза больше, чем у первой. Соответственно в ее организме больше крови. Поэтому добавленный в одинаковых количествах холодный физраствор в большей степени изменит температуру крови первой собаки. Исходя из этого можно предположить, что при прочих равных условиях холодовая дрожь будет больше выражена у первой собаки. Что касается длины шерсти, то это влияет на потери тепла, но не на степень охлаждения крови в условиях опыта. Данная информация является избыточной.

**662.** В условии задачи содержатся три существенных положения: 1 — характер диеты; 2 — регулярное введение избыточных количеств гормона; 3 — исследование производилось на вскрытии, поэтому могли изучаться только морфологические показатели. Исходя из этого, начнем решение. На белковый обмен оказывают влияние глюкокортикоиды. Поэтому при увеличении содержания белков в диете можно было бы ожидать увеличение секреции этих гормонов. Однако в опыте вводили животному также и избыточные количества гормонов коры надпочечников. Один из общих физиологических принципов состоит в том, что при слишком малых нагрузках на орган в нем возникают явления гипотрофии и даже атрофии (см. задачу № 538). При искусственном введении в организм избыточных количеств гормона какой-либо железы ее клеткам уже не нужно вырабатывать собственный гормон, так как он имеется в избытке. Поэтому в железе постепенно развиваются атрофические явления, которые и могут быть обнаружены на вскрытии. На этом фоне информация об особенностях диеты оказывается избыточной, так как не влияет на окончательный ответ.

**663.** Для ликвидации проявлений кессонной болезни нужно быстро убрать из крови выделившиеся при поднятии водолаза пузырьки азота. Повышение давления в камере с пострадавшим способствует повторному растворению азота в крови. После этого давление медленно снижают и выделяющийся азот



теперь успевает выводиться с выдыхаемым воздухом. Таким образом повышение давления в камере является главным фактором. Температура тела также влияет на растворение газов, но в значительно меньшей степени, так как пределы ее изменений существенно ограничены. Этот показатель имеет небольшое значение. И уж совсем незачем измерять процентное содержание кислорода в воздухе, так как оно никак не влияет на растворимость азота. Но, разумеется, кислорода должно быть достаточно, если пострадавший будет долго находиться в камере.

**664.** Правило САС. Чем отличается воздушная проводимость от костной? Первая выражена лучше. Поэтому в описанном опыте после поднесения камертона к открытому слуховому проходу ощущение звука может вновь появиться. Закрывание же глаз не повлияет на костную или воздушную проводимость. В данном случае эта информация избыточна.

Дотошный читатель может спросить — «а почему же некоторые люди, слушая музыку, закрывают глаза?» Вопрос вполне уместен. Для ответа на него применим правило САС. В условии задачи сравнивается воздушная и костная проводимость, как таковые. Закрывание глаз на эти чисто физические процессы не влияет. При слушании же музыки сравнивается состояние человека, которого от восприятия звуков могут отвлекать различные зрительные раздражители (глаза открыты) и не могут отвлекать (глаза закрыты). Почувствуйте разницу, как говорится в столь любимой нами рекламе.

**665.** Правило АСС. Мы имеем дело с простейшей системой «рефлекторная дуга». Центральное время рефлекса зависит главным образом от процессов, происходящих в синапсах, и имеющих химическую природу. Следовательно, при повышении температуры они будут ускоряться и центральное время рефлекса уменьшится. Голодание же не имеет прямого отношения к данным особенностям синаптической передачи. Значит, сведения о нем — это избыточная информация.

# Глава 12

## Физиологическая графика

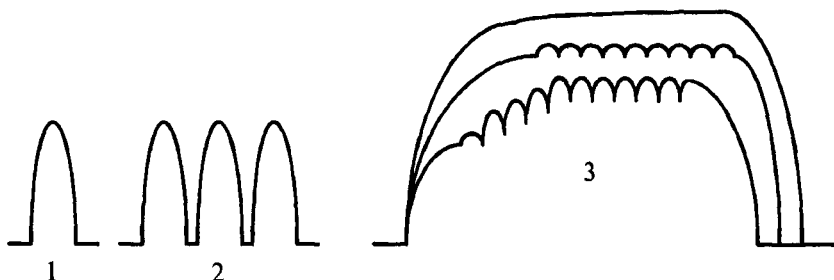
В этой главе приводится заключительная серия задач особого рода — для тренировки в графическом изображении физиологических явлений и зависимостей. Постарайтесь, чтобы Ваши кривые были не только правильными, но и аккуратными.

В первой части главы, которая, как и во всех предыдущих главах, носит тренировочный характер, в более сложных случаях после слова «решение» приводится подсказка, помогающая правильно построить рисунок или график. Во второй части главы подсказок нет и действовать нужно полностью самостоятельно.

### Тренировочные задачи

**666.** Нарисуйте следующие кривые: одиночное сокращение, серия одиночных сокращений, крупнозубчатый тетанус, мелкозубчатый тетанус, гладкий тетанус.

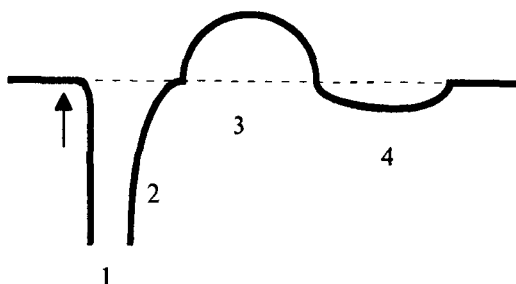
**Решение.**



Виды мышечных сокращений. 1 — одиночное.  
2 — серия одиночных. 3 — тетанические

**667.** Изобразите графически фазы изменений возбудимости после каждого возбуждения.

**Решение.** Речь идет об общей закономерности. Поэтому на рисунке следует приводить не абсолютные значения возбудимости (например, по порогу раздражения), а отображать уровни возбудимости в каждой фазе по сравнению с исходным уровнем:

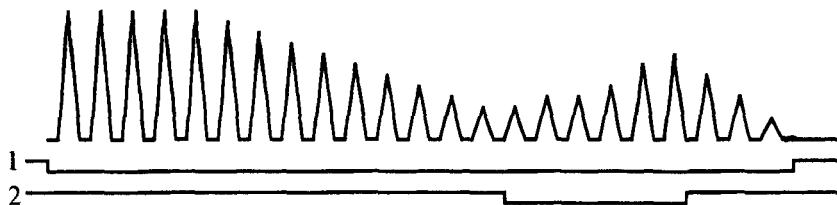


Фазы изменений возбудимости. 1 — абсолютная рефрактерная.  
2 — относительная рефрактерная. 3 — супернормальная. 4 — субнормальная



**668.** Изобразите графически результат опыта, отображающего действие на утомленную мышцу фактора, повышающего ее работоспособность.

**Решение.** На кривой должно быть видно возникновение утомления при повторных раздражениях мышцы и его устранение или уменьшение после воздействия указанного фактора.

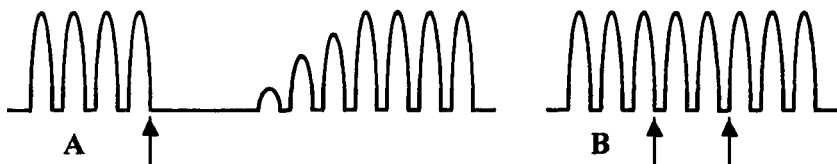


Действие на утомленную мышцу фактора, повышающего ее работоспособность.  
1 — раздражение двигательного нерва. 2 — действие фактора



**669.** В опыте на лягушке регистрировали графически сокращения сердца, а затем продемонстрировали на ней рефлекс Гольца. Изобразите полученные данные. А теперь нарисуйте кривую, полученную после того, как у лягушки разрушили продолговатый мозг и после этого пытались снова вызвать рефлекс Гольца.

**Решение.** После разрушения продолговатого мозга рефлекс Гольца исчезает (почему?):

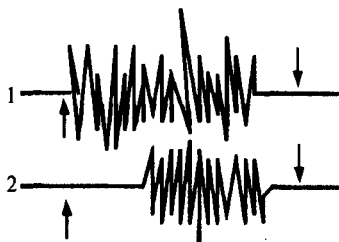


Рефлекс Гольца в норме (А) и после разрушения продолговатого мозга (В).  
Стрелка — удар по брюшной стенке

▷

**670.** Регистрируют на экране осциллографа рефлекторную двигательную реакцию животного. В качестве показателя рефлекторного сокращения мышцы используют ЭМГ. Затем вводят препарат, который увеличивает центральное время рефлекса и повторяют опыт. Нарисуйте кривые, полученные до и после введения препарата.

**Решение.** Кривая должна отражать увеличение отрезка времени между моментами нанесения раздражения и появления на ЭМГ ответной реакции:

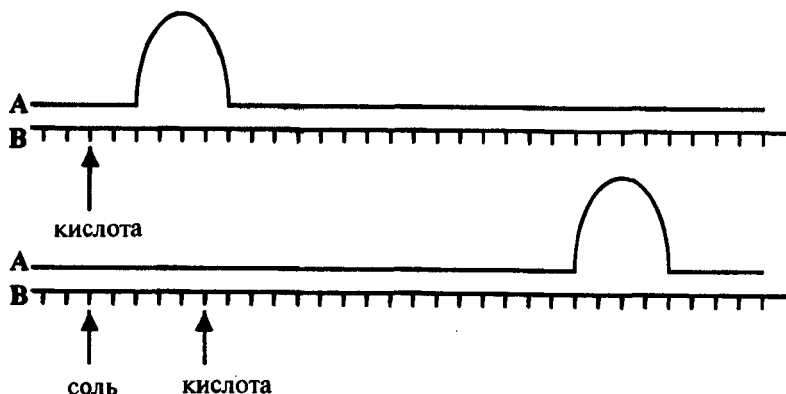


ЭМГ при рефлекторном раздражении мышцы. 1 — нормальные условия.  
2 — после воздействия препарата, удлиняющего центральное время рефлекса.  
Стрелки — момент раздражения

▷

**671.** Изобразите графически опыт Сеченовского торможения. Регистрируемый показатель — сокращение лапки спинальной лягушки после погружения стопы в раствор кислоты. (Рефлекс Тюрка.)

**Решение.** Нужно показать увеличение времени рефлекса Тюрка после наложения кристалла соли на разрез зрительных бугров.

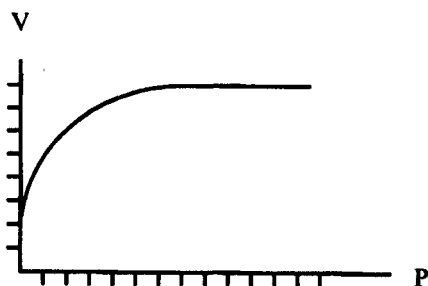


Опыт Сеченовского торможения. А — запись рефлекса Тюрка. В — время в секундах

▷

**672.** Нарисуйте график, отражающий изменение объема легких при увеличении давления поступающего в них воздуха. Учтите, что по мере растяжения легких возрастает эластическое сопротивление альвеол.

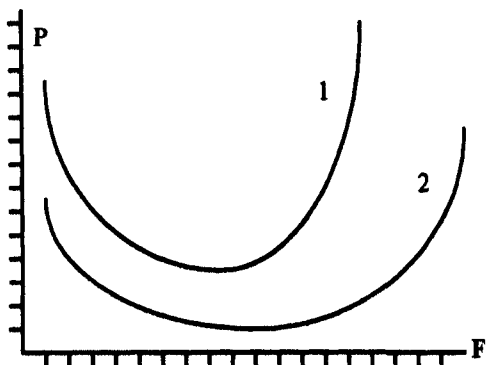
**Решение.** Растяжение легких в зависимости от приложенного давления. V — объем легких, P — давление.



▷

**673.** Нарисуйте две кривые, отражающие тот факт, что с возрастом у человека ухудшается слуховая чувствительность, особенно по отношению к звукам высокой частоты.

**Решение.** По оси абсцисс откладываем частоту звука, по оси ординат — величину порога слуховой чувствительности. Одну кривую строим для молодого человека, другую — для пожилого в одних и тех же осях координат:



Пороги слуховой чувствительности к звукам разной высоты: 1 — в пожилом возрасте; 2 — в молодом возрасте.  $P$  — сила звука,  $F$  — частота звука

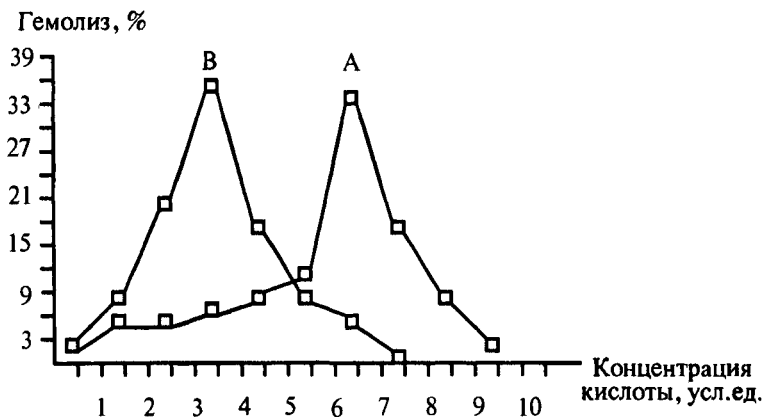
▷

**674.** При изучении резистентности эритроцитов применили метод кислотных эритрограмм. Сущность метода в том, что воздействуют на эритроцитарную массу кислотой в разных концентрациях и определяют процент эритроцитов, которые разрушились под действием кислоты данной концентрации. При исследовании двух пациентов получены следующие результаты (указано количество разрушенных эритроцитов в процентах).

Пациент	Концентрация кислоты в условных единицах									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	3	6	8	11	16	19	32	21	7	2
В	4	9	22	36	18	7	4	1	0	0

Постройте соответствующие графики для каждого пациента. Сделайте вывод, основанный на полученных данных.

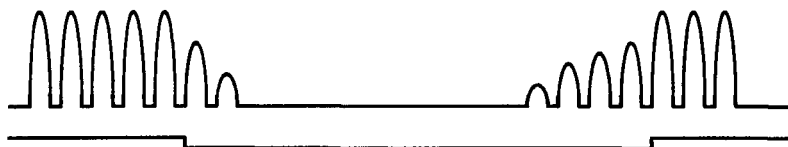
**Решение.** Кислотные эритрограммы двух пациентов. У пациента В резистентность эритроцитов понижена:



▷

**675.** При длительном раздражении блуждающего нерва может наблюдаться явление «ускользания» — после остановки сердца оно через некоторое время возобновляет сокращения несмотря на продолжающееся раздражение нерва. Нарисуйте кривую, отражающую данное явление. «Ускользание» сердца при длительном раздражении блуждающего нерва:

**Решение.**



▷

### Задачи для самоконтроля

**676.** Нарисуйте те же кривые, что и в задаче 666, но с отметкой раздражения.

**677.** То же, что и в задаче 667, но теперь сопоставьте кривую изменений возбудимости с кривой, отражающей все фазы ПД.

**678.** На сокращающееся изолированное сердце лягушки последовательно воздействовали растворами хлористого кальция и хлористого калия. Между действием этих двух растворов сердце отмывали раствором Рингера. Нарисуйте полученные кривые.

**679.** Регистрируют автоматические сокращения отрезка тонкой кишки, помещенного в раствор Рингера. Затем в раствор вводят вещество, которое повышает тонус гладкой мускулатуры кишечника, и продолжают регистрацию. Изобразите полученные результаты.

**680.** После воздействия на мышцу определяли ежеминутно в течение 10 минут изменения ее возбудимости. Сначала возбудимость не изменялась. Начиная с 4-й минуты она стала снижаться и на 7-й минуте была наиболее низкой, затем стала повышаться и на 9-й минуте вернулась к исходному уровню. Нарисуйте соответствующий график. Подумайте, какой показатель Вы будете использовать в качестве меры возбудимости.

**681.** На изолированной мышце лягушки изучали правило средних нагрузок. Оказалось, что максимальная сила мышцы 650 грамм, а максимальные показатели выполненной работы наблюдаются в пределах от 250 до 350 грамм. Нарисуйте соответствующий график.

**682.** Регистрировали количество выделенного желудочного сока за каждый час в течение 7 часов. Максимумы сокоотделения обнаружены на втором и пятом часах. Нарисуйте условную кривую, отражающую этот результат.

**683.** При исследовании терморецептора установлено, что он работает в диапазоне от  $+8^{\circ}\text{C}$  до  $+49^{\circ}\text{C}$ , причем максимальная активность наблюдается при  $40^{\circ}\text{C}$ . Нарисуйте график, отражающий работу этого терморецептора.

**684.** Частота дыхания у собаки составляла 40 вдохов в минуту, а при воздействии высокой температуры среды возникло терморегуляторное полипноэ и частота дыхания достигла 400 вдохов в минуту. Нарисуйте кривую, отражающую этот сдвиг.

**685.** Нарисуйте кривые, отражающие сокращения изолированного сердца лягушки при наличии поперечной блокады сердца разной тяжести.

**686.** Изобразите графически, что произойдет с МП при действии раздражителя, сила которого составляет 90 % пороговой.



**687.** Нарисуйте кривые сокращения мышцы при прямом ее раздражении с частотой 50 Гц и 500 Гц.

**688.** У собаки выработан слюноотделительный УР на звонок. При увеличении силы звонка до определенного предела было обнаружено явление запредельного торможения. Нарисуйте отражающий это график.

**689.** Нарисуйте хотя бы схематически ЭЭГ, зарегистрированную у человека при открытых и закрытых глазах.

**690.** Нарисуйте кривые одиночного сокращения свежей и утомленной мышцы.

**691.** Нарисуйте схему возвратного торможения с участием клеток Реншоу.

**692.** Основные части большого круга кровообращения — это аорта, артерии, артериолы, капилляры, мелкие вены, крупные вены. Изобразите на одном рисунке как изменяются кровяное давление и линейная скорость кровотока в каждой из этих частей.

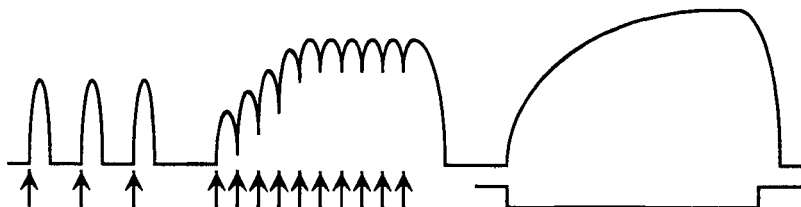
**693.** На изолированном сердце лягушки можно вызвать экстрасистолу, если во время диастолы нанести дополнительное раздражение на область синусного узла или на желудочек. Нарисуйте синусную и желудочковую экстрасистолы.

**694.** Нарисуйте кривую, отражающую потребление организмом кислорода до физической нагрузки, во время ее и сразу после прекращения работы.

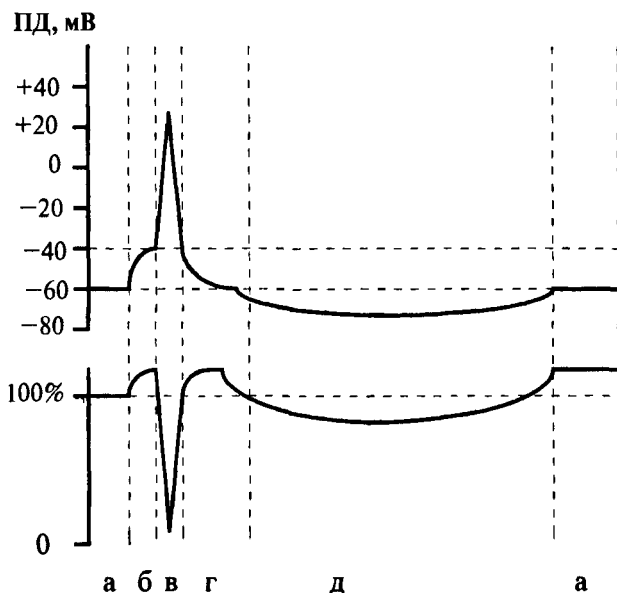
**695.** Нарисуйте изменения плетизмограммы руки человека при воздействии на руку тепла и холода.

### Решения задач для самоконтроля

676.

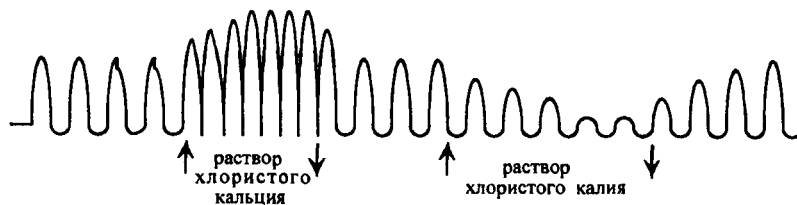


677.

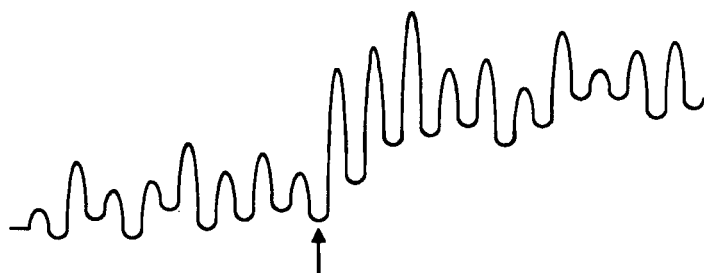


Верхняя кривая — фазы ПД. Нижняя кривая — фазы изменений возбудимости. а — исходная возбудимость; б — начальное повышение возбудимости; в — АРП и относительный рефрактерный период; г — супернормальный период; д — субнормальный период

678. Действие ионов на работу изолированного сердца лягушки.

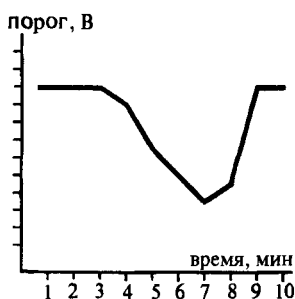


**679.** Повышение тонуса мышц приведет к укорочению отрезка кишки. В этом новом состоянии будут продолжаться автоматические сокращения:

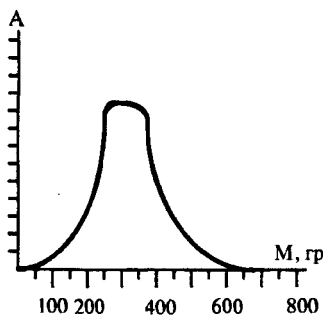


Стрелка — введение вещества

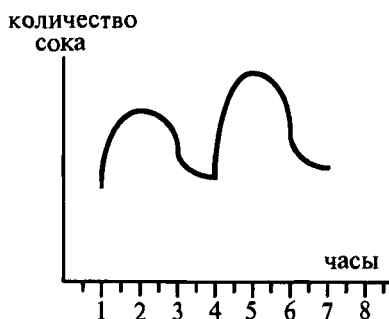
**680.** По оси абсцисс отмечаем время, по оси ординат — величину порога раздражения.



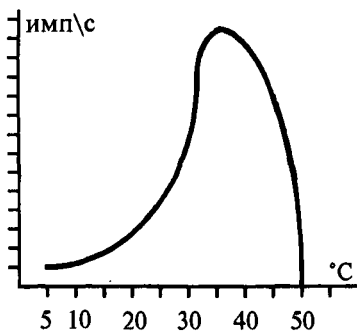
**681.**



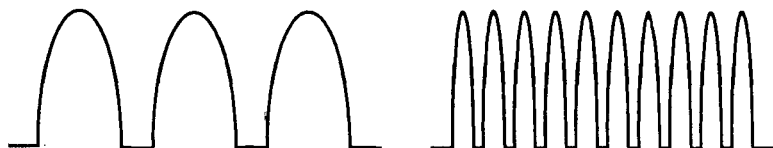
682.



683. По оси абсцисс откладываем значения температуры, по оси ординат — частоту импульсации, которая отражает степень активности рецептора.



684.



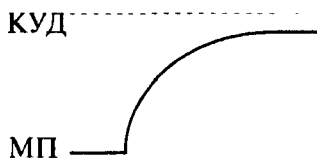
Масштаб не соблюден

**685.** При поперечной блокаде сердца после нескольких сокращений предсердий очередное сокращение желудочков выпадает. Чем сильнее выражена блокада, тем чаще происходят такие выпадения:

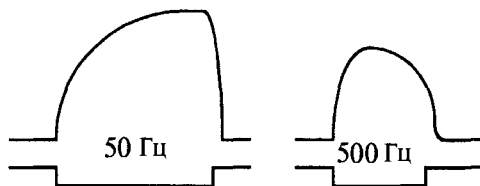


Стрелки — импульсы из синусного узла. А — более слабая блокада, В — более сильная блокада.

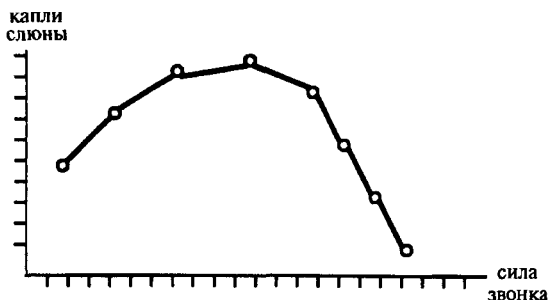
**686.** Возникает локальный ответ, но не КУД. МП уменьшится, но не достигнет уровня КУД:



**687.** При частоте 50 Гц будет наблюдаться пессимум сокращения.



**688.** График должен отражать зависимость между силой звонка и величиной УР в каплях слюны.



689. При закрытых глазах четко выявляется альфа-ритм.



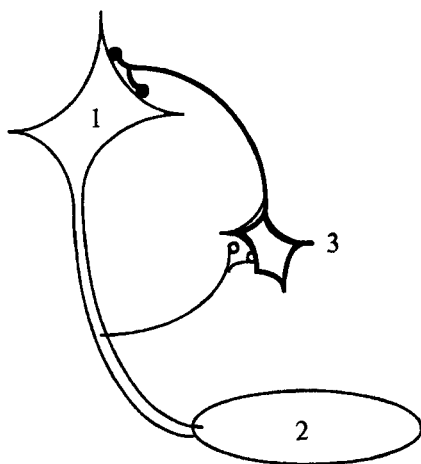
Стрелки — закрывание и открывание глаз

690. Утомленная мышца медленнее расслабляется.



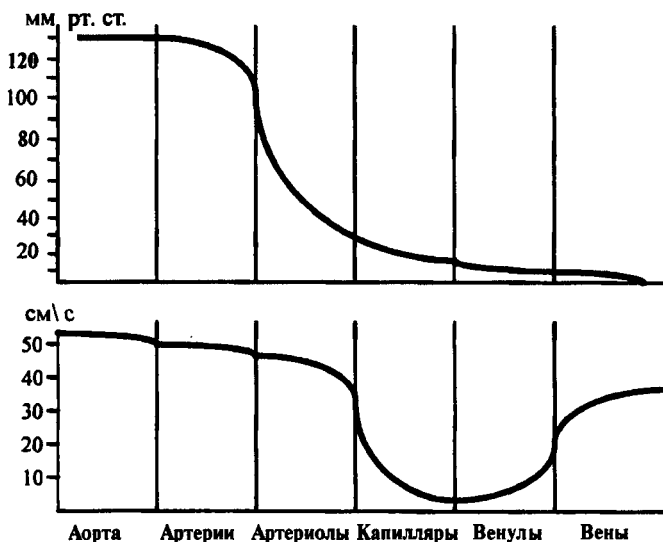
A — свежая мышца; B — утомленная мышца

691.



1 — мотонейрон; 2 — мышца; 3 — клетка Реншоу.  
Белые и черные кружки — возбуждающие и тормозные синапсы

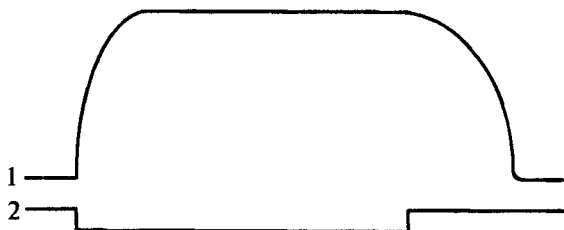
692.



693. При синусной экстрасистоле отсутствует компенсаторная пауза.

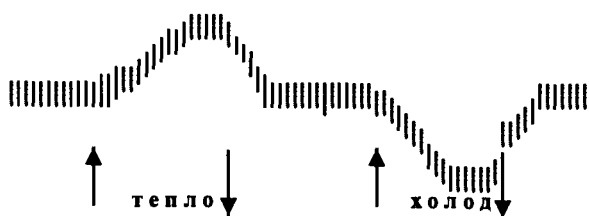


694. Кривая должна отражать явление кислородного долга.



1 — потребление кислорода; 2 — начало и окончание физической работы

**695.** Расширение или сужение сосудов руки при действии тепла или холода вызывает соответственно подъем или опускание кривой, на которой продолжают регистрироваться пульсовые колебания объема.





# Приложение 1

## ***Распределение задач по правилам, используемым при решении***

Правило АСС — анализ системы структурный

Правило АСФ — анализ системы функциональный

Правило САС — сравнительный анализ систем

Правило АРР-ВС — анализ различных результатов взаимодействия систем.

### *Правило АСС*

155 174 184 185 186 195 196 205 206 210 213 216 243 246 247 249 256  
259 272 275 278 290 291 292 295 297 298 301 309 317 319 323 327 329 334  
335 338 347 349 352 372 373 375 377 384 401 416 419 446 471 494 512 515  
531 541 573 599 665

### *Правило АСФ*

145 152 159 160 162 164 165 169 170 171 175 179 181 185 192 194 198  
201 203 204 208 211 219 220 221 223 224 225 233 235 236 239 242 260 265  
267 269 277 280 282 283 284 285 293 294 296 302 303 305 306 313 315 318  
322 324 325 330 332 339 350 351 363 367 379 383 387 389 396 397 398 399  
400 404 408 412 415 417 421 428 431 432 436 438 444 451 452 456 490 491  
492 493 508 510 511 513 514 516 517 536 537 538 539 540 545 562 568 570  
571 575 576 578 579 580 581 597 599 602 603 604 605 612 613 614 616 617  
618 619 624 630 635 651 653 655 658 660

### *Правило САС*

197 237 245 248 251 254 304 333 345 354 356 409 427 455 489 509 542  
566 569 574 577 636 637 654 664

### *Правило АРР-ВС*

139 142 146 148 154 156 157 160 166 178 183 190 198 199 207 212 214  
215 217 228 231 252 255 262 272 281 287 308 314 316 321 330 336 341 343  
348 360 361 362 366 369 376 380 388 390 391 402 403 422 424 425 428 430  
433 434 435 437 439 450 457 459 476 487 488 507 567 574 608 610 620 622  
639 641

# Приложение 2

---

## Список сокращений в тексте

---

А	—	адреналин
АД	—	артериальное давление
АРП	—	абсолютный рефрактерный период
АТФ	—	аденозинтрифосфорная кислота
АХ	—	ацетилхолин
АХЭ	—	ацетилхолинэстераза
БАВ	—	биологически активное вещество
БР	—	безусловный рефлекс
ВНД	—	высшая нервная деятельность
ВНС	—	вегетативная нервная система
ВПСП	—	возбуждающий постсинаптический потенциал
ГАМК	—	гаммааминомасляная кислота
ДК	—	дыхательный коэффициент
ЖЕЛ	—	жизненная емкость легких
КБП	—	кора больших полушарий
КД	—	кровеное давление
КУД	—	критический уровень деполяризации
КЧСМ	—	критическая частота слияния мельканий
МОД	—	минутный объем дыхания
МОК	—	минутный объем кровообращения
МП	—	мембранный потенциал
НА	—	норадреналин
НМП	—	нервномышечный препарат
ОЦК	—	объем циркулирующей крови
ПД	—	потенциал действия
ПКП	—	потенциал концевой пластинки
ПНС	—	парасимпатическая нервная система
ПП	—	потенциал покоя
РФСМ	—	ретикулярная формация ствола мозга
СНС	—	симпатическая нервная система
ССС	—	сердечно-сосудистая система
ТПСП	—	тормозной постсинаптический потенциал
УР	—	условный рефлекс
ЦНС	—	центральная нервная система
ЧД	—	частота дыхания
ЧСС	—	частота сердечных сокращений
ЭКГ	—	электрокардиограмма
ЭМГ	—	электромиограмма
ЭЭГ	—	электроэнцефалограмма

## Издательство УРСС

специализируется на выпуске учебной и научной литературы, в том числе монографий, журналов, трудов ученых Российской Академии наук, научно-исследовательских институтов и учебных заведений.



### Уважаемые читатели! Уважаемые авторы!

Осуществляя на широком и плодотворном сотрудничестве с Российским фондом фундаментальных исследований и Российским гуманитарным научным фондом, мы предлагаем авторам свои услуги на выгодных экономических условиях. При этом мы берем на себя всю работу по подготовке издания — от набора, редактирования и верстки до тиражирования и распространения.

Среди недавно вышедших книг мы предлагаем Вам следующие.

*Шлегель Г. Г. История микробиологии.*

*Фролов М. В., Милованова Г. Б. Электрофизиологические помехи и контроль состояния человека-оператора.*

*Барышников А. Ю., Шишкин Ю. В. Иммунологические проблемы апоптоза.*

*Кожедуб Р. Г. Мембранные и синаптические модификации в проявлениях основных принципов работы головного мозга.*

*Комиссаров Г. Г. Моделирование фотосинтеза.*

*Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений.*

*Блюменфельд Л. А. Решаемые и нерешаемые проблемы биологической физики.*

*Новые идеи в методологии биологических исследований. Под ред. Баксанского О. Е.*

*Новиков Г. Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе.*

*Малиновский А. А. Тектология. теория систем. Теоретическая биология.*

*Пенроуз Р. Новое мышление императора.*

*Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса.*

*Пригожин И., Стенгерс И. Время, хаос, квант. К решению парадокса времени.*

*Пригожин И. От существующего к возникающему.*

*Системные аспекты психической деятельности. Под ред. Судакова К. В. и др.*

*Маргулис У. Я., Брегадзе Ю. И. Радиационная безопасность.*

*Мотузова Г. В. Соединения микроэлементов в почвах: системная организация, экологическое значение, мониторинг.*

*Влияние глобальных изменений природной среды. Под ред. Лаврова Н. П.*

*Леонтьев О. В. и др. Врач и закон.*

*Луба Е. С. Омолаживающая гимнастика лица.*

*Терлецкий Н. А. О пользе и вреде излучения для жизни (воздействие слабых высокочастотных электромагнитных полей на живые организмы).*

*Гофман К. Г. Экономика природопользования (из научного наследия).*

*Стратегия выживания: космизм и экология. Под ред. Фесенковой Л. В.*

*Судьбы творцов российской науки. Под ред. Сурина А. В., Панова М. И..*

*Российская паучья эмиграция: Двадцать портретов. Под ред. Бонгард-Левина Г. М.*

По всем вопросам Вы можете обратиться к нам:  
тел./факс (095) 135-44-23, тел. 135-42-46  
или электронной почтой [urss@urss.ru](mailto:urss@urss.ru).  
Полный каталог изданий представлен  
в Интернет-магазине: <http://urss.ru>

**Издательство УРСС**  
Научная и учебная  
литература