

Дэнис Л. Смит • Бо Фернхол
Denise L. Smith Bo Fernhall

СЕРДЕЧНО- СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

АНАТОМИЯ
И ФИЗИОЛОГИЯ
В ПОКОЕ
И ПРИ ФИЗИЧЕСКИХ
НАГРУЗКАХ

2-Е ИЗДАНИЕ



МЕДПРОФ

атласы, книги для врачей

УДК 611/612
ББК 28.70
С50

Advanced Cardiovascular Exercise Physiology, 2nd Edition
By Denise L. Smith, Bo Fernhall

© Copyright © 2023, 2011 by Denise L. Smith and Bo Fernhall

© Human Kinetics supports copyright. Copyright fuels scientific and artistic endeavor, encourages authors to create new works, and promotes free speech. Thank you for buying an authorized edition of this work and for complying with copyright laws by not reproducing, scanning, or distributing any part of it in any form without written permission from the publisher.

You are supporting authors and allowing Human Kinetics to continue to publish works that increase the knowledge, enhance the performance, and improve the lives of people all over the world.

Научные редакторы: *Германов В.А., Машевич Е.А., Озоль С.Н., Прохоренко Н.Ф.*

Смит, Дэнис Л.

С50 Сердечно-сосудистая система. Анатомия и физиология в покое и при физических нагрузках / Дэнис Л. Смит, Бо Фернхолл ; [перевод с английского С. В. Котовой]. — Москва : Эксмо, 2024. — 248 с. : ил.

ISBN 978-5-04-184314-4

Книга посвящена работе сердечно-сосудистой системы. Информация, представленная в ней, дает основу для понимания того, как взаимодействуют элементы СС в процессе покоя и при физических нагрузках и как внутренние органы адаптируются к постоянным тренировкам.

Из книги вы узнаете о структуре и функции каждого элемента сердечно-сосудистой системы: от клеток крови до органов; изучите комплексную реакцию элементов сердечно-сосудистой системы при выполнении аэробных и силовых упражнений, а также при соблюдении режима тренировок; оцените реакцию органов и сердечно-сосудистой системы на стресс, вызванный физическими упражнениями.

Все данные основаны на новейших научных медицинских исследованиях. Издание богато иллюстрировано и содержит более 300 рисунков и схем.

УДК 611/612
ББК 28.70

СОДЕРЖАНИЕ

Список сокращений 5 • Предисловие 9 • Благодарности 9

РАЗДЕЛ I **ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ**

1 Сердечно-сосудистая система: строение и функции **13**

Элементы сердечно-сосудистой системы 15 • Реакция сердечно-сосудистой системы на физические упражнения 20 • Резюме 21

2 Насосная функция сердца **22**

Общая анатомия сердца 22 • Сердечный цикл 24 • Петля взаимозависимости давления и объема 26 • Сердечный выброс 27 • Перераспределение фракции сердечного выброса 29 • Коронарное кровоснабжение 30 • Оценка структуры и функции сердца 33 • Резюме 38

3 Кардиомиоциты **39**

Микроскопическая анатомия кардиомиоцитов 39 • Электромеханическое сопряжение 43 • Механизмы сокращения 45 • Метаболические потребности 46 • Резюме 47

4 Электрическая активность сердца **48**

Ионная основа электрической активности 48 • Мембранный потенциал покоя 49 • Потенциал действия 49 • Проводящая система сердца 51 • Сердечный автоматизм 53 • Пейсмейкеры 54 • Контроль частоты сердечных сокращений 54 • Мозг и рецепторы в механизме контроля сердечного ритма 56 • Вариабельность сердечного ритма 57 • Резюме 60

5 Электрокардиограмма **62**

Значения электрокардиограммы 62 • Регистрация электрокардиограммы 64 • Измерение частоты сердечных сокращений 66 • Сердечные ритмы 67 • Блокады проводимости 72 • Гипертрофия желудочков 73 • Изменения сегмента *ST* (ишемия) 75 • Инфаркт миокарда 76 • Способы и условия регистрации электрокардиограммы 78 • Распространенные отклонения электрокардиограммы у спортсменов 79 • Резюме 79

6 Гемодинамика и периферическое кровообращение **81**

Градиент (перепад) давления 81 • Скорость кровотока 82 • Закон Пуазейля 82 • Кровоток 85 • Артериальное давление 88 • Пульсовые волны и их колебания 89 • Контроль просвета сосудов 90 • Рефлекторный контроль артериального давления и вазомоции 93 • Измерение артериального давления и пульсовой волны 96 • Резюме 98

7	Сосуды: строение и функции	100
	Строение кровеносных сосудов 100 • Сосудистая сеть 101 • Эндотелий 103 • Эндотелиальная регуляция сосудистого тонуса 106 • Гладкая мускулатура сосудов 109 • Оценка эндотелиальной и сосудистой функций 112 • Резюме 115	

8	Гемостаз: коагуляция и фибринолиз	116
	Повреждение сосудов 119 • Тромбоциты 119 • Коагуляция 123 • Фибринолиз — расщепление тромба 126 • <i>COVID-19</i> и острые тромботические осложнения 126 • Оценка гемостаза 127 • Резюме 128	

РАЗДЕЛ II **ВЛИЯНИЕ ТРЕНИРОВОК НА СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТУЮ СИСТЕМУ**

9	Реакция сердечно-сосудистой системы на аэробную нагрузку	131
	Реакции сердца 131 • Реакция сосудов 137 • Реакции гемостаза 151 • Резюме 156	

10	Адаптация сердечно-сосудистой системы к аэробным нагрузкам	158
	Адаптация сердца 158 • Адаптация сосудов 166 • Адаптация гемостаза 178 • Резюме 181	

11	Сердечно-сосудистый ответ при интенсивных тренировках на выносливость (функциональный тренинг)	183
	Реакции сердца 184 • Реакции сосудов 190 • Реакции гемостаза 198 • Резюме 201	

12	Адаптация сердечно-сосудистой системы к силовым тренировкам	202
	Адаптация сердца 202 • Адаптация сосудов 208 • Адаптация гемостаза 212 • Резюме 213	
	Глоссарий 214 • Список литературы 217 • Предметный указатель 239 • Об авторах 245	

РАЗДЕЛ

I

ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЕЧНО–СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

ССС объединяет в себе сердце, сосудистую сеть и кровь. Этот комплекс органов реагирует на ФН совокупно, путем сложных взаимодействий, что позволяет удовлетворять метаболические потребности работающих мышц, сохранять необходимый уровень саморегуляции (гомеостаза для функционирования организма и его своевременной реакции на потенциальные угрозы).

Раздел I — это краткое объяснение структуры и функций каждого элемента ССС (сердца,

сосудов и крови), где значительное внимание уделено работе кл., составляющих орган, и контролю их функций. В разделе II описаны процессы комплексной реакции элементов ССС при выполнении аэробных и силовых упражнений, а также при следовании режиму тренировок. Полезно также помнить и о совокупной реакции на стресс, вызванной физическими упражнениями. Эти моменты освещаются на протяжении каждой главы всего раздела I.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА: СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

ЦЕЛИ ОБУЧЕНИЯ

- Описать анатомию сердца.
- Описать ток крови по малому кругу кровообращения (МКК) и большому кругу кровообращения (БКК), ток крови в сердце, а также изменения концентрации кислорода в крови в зависимости от отдела кровеносной системы.
- Определить максимальное потребление кислорода (МПК) и его связь с сердечным выбросом.
- Перечислить типы артерий и другие виды сосудов, описать особенности и характеристики их строения.
- Объяснить, как структурные изменения стенок сосудов влияют на их функцию.
- Описать разл. компоненты крови и их пропорции друг к другу.
- Определить форменные элементы в крови и роль, которую они играют в ССС.

ССС — удивительный механизм, который сотни лет вызывает неподдельный интерес, подталкивая к серьезным исследованиям клиницистов и ученых. В древние времена сердце рассматривали какместилище наших эмоций, и даже сегодня образ сердца связан с понятием чувств. В 1628 г. *William Harvey* предположил, что сердце перекачивает кровь по замкнутому сосудистому контуру (*Fye*, 2006). Сегодня каждый старшеклассник хотя бы упрощенно представляет роль ССС в поддержании жизни. Но исследователи ежедневно делают новые захватывающие открытия об этом комплексе органов и функций. Недавние работы в основном сосредоточены на клеточных и молекулярных аспектах сердечно-сосудистой функции.

ССС состоит из трех взаимно связанных и хорошо скоординированных структур: сердца, сосудистой сети и крови. Вместе эти элементы обеспечивают основную функцию ССС: доставку кислорода и питательных веществ к кл. организма и выведение продуктов жизнедеятельности из кл. ССС выполняет множество функций, которые можно разделить на несколько основных и иногда пересекающихся категорий следующим образом.

1. Транспорт и доставка.

- Газообмен — транспорт и обмен дыхательных газов (кислорода и углекислого газа).
- Доставка и обмен питательных веществ и продуктов жизнедеятельности.
- Транспорт гормонов и других химических сигналов.

2. Гомеостаз (саморегуляция).

- Поддержание водно-солевого обмена.
- Поддержание *pH*-баланса.
- Поддержание теплового баланса.
- Регулирование АД.

3. Защита.

- Предотвращение кровопотери через механизм гемостаза.
- Профилактика инфекции: лейкоциты и лимфатическая ткань.

Это важнейшие задачи организма, и они выполняются благодаря тесным функциональным взаимосвязям между ССС и другими основными механизмами в организме. Во взаимодействие вовлечены нервная, дыхательная, эндокринная, иммунная, пищеварительная, мочевыделительная, костно-мышечная и покровная системы. Как видно

на схеме, представленной на рис. 1.1, сердце обеспечивает циркуляцию крови в МКК и БКК. МКК доставляет частично дезоксигенированную кровь из правого желудочка (ПЖ) в легочные капилляры, где она насыщается кислородом и возвращается в левое предсердие. МКК поддерживает важную взаимосвязь между ССС и дыхательной системой. Дыхательная система отвечает за доставку кислорода в альвеолы, кислород диффундирует в кровь по тонкостенным кровеносным капиллярам, а затем уже сердце обеспечивает подачу насыщенной кислородом крови к кл. организма. Аналогичным образом ССС отводит и углекислый газ. Вырабатываясь на клеточном уровне, он поступает в легочные капилляры и оттуда диффундирует в легкие, откуда выделяется при выдохе. Система кровообращения распределяет кровь по всем основным системам и тканям организма, а также активно взаимодействует с пищеварительной, мочевыделительной и покровной системами для выполнения основных сердечно-сосудистых функций и поддержания работоспособности этих механизмов.

ССС выполняет сразу несколько важных функций в гомеостатическом балансе: поддержание адекватного артериального давления (АД) в тканях организма и обеспечение оптимального уровня кислорода; поддержание баланса *pH* в определенных рамках; терморегуляцию за счет образования пота (получаемого из плазмы) и за счет усиления кожного кровотока; регуляцию метаболизма, особенно в отношении уровня глюкозы в крови.

Способность крови свертываться и предотвращать кровопотерю при повреждении кровеносного сосуда относится к важнейшей функции всей ССС — защитной. Но образование тромбов без необходимости может представлять угрозу для жизни. Эндотелий сосудов создает противотромботическую среду в условиях покоя, но может быстро активироваться, когда разрушается эндотелиальная выстилка. Лейкоциты помогают управлять иммунными реакциями и активно взаимодействуют с белками, переносимыми с кровью: так возникает воспалительная реакция и защита от внешних патогенов.

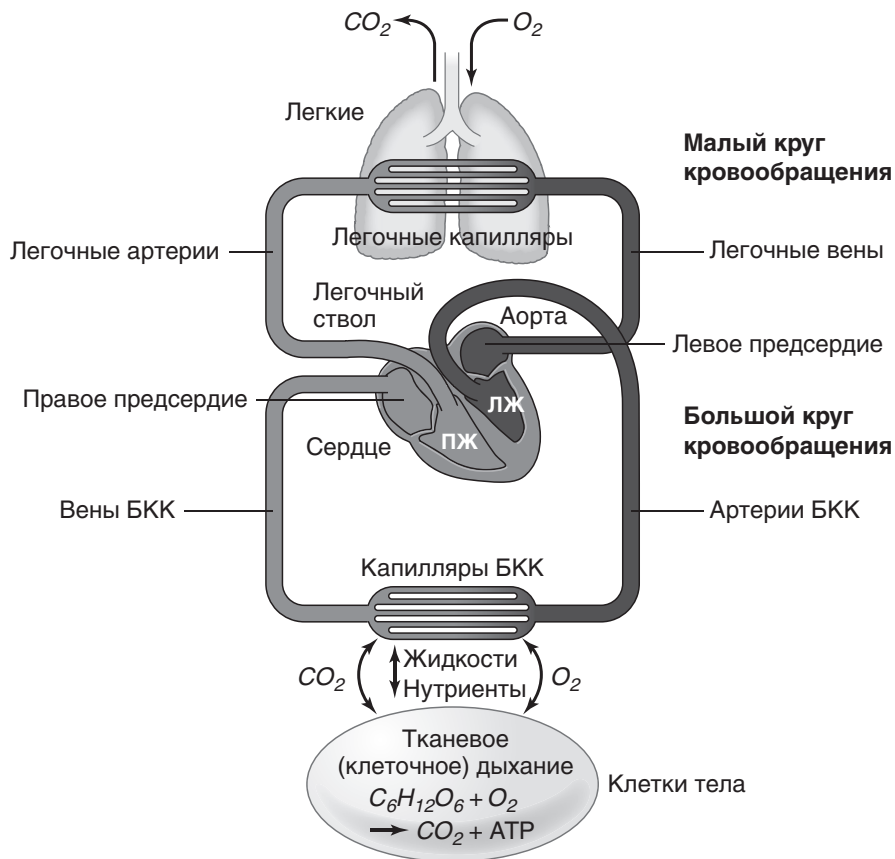


Рис. 1.1. Схема большого и малого круга кровообращения. Малый круг кровообращения доставляет кровь к легочным капиллярам, которые окружают альвеолы, чтобы удалять углекислый газ и насыщать кислородом гемоглобин. Большой круг кровообращения доставляет насыщенную кислородом кровь в системные капилляры, чтобы обеспечить кл. организма кислородом и вывести из них углекислый газ

ЭЛЕМЕНТЫ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

В этой главе кратко рассматриваются структура и функции составляющих ССС, что дает наглядное представление о том, в какой степени взаимодействия должны работать все элементы, чтобы достигать результатов, описанных выше. В следующих главах строение и функции каждого составляющего компонента рассмотрены более подробно, с пояснениями того, как именно происходит реакция на стресс, связанный с физическими упражнениями.

СЕРДЦЕ

ССС включает сердце, сосудистую сеть и кровь. Сердце выступает как насос для системы кровообращения, обеспечивая также силу сокращения, необходимую для переноса крови к разл. органам (см. строение сердца на рис. 1.2). Предсердия служат приемными камерами. Правое предсердие получает кровь из верхней полой вены и нижней полой вены, а левое — насыщенную кислородом кровь из легочных вен. Правый желудочек перекачивает кровь в легкие (МКК), а левый желудочек (ЛЖ) отправляет кровь по всему телу (БКК). Мышечная стенка сердца называется миокардом,

что в переводе с древнегреческого означает «сердечная мышца». Правильно работающие клапаны сердца обеспечивают односторонний ток крови. Сердце — относительно небольшой орган, весящий ~300–350 г у здоровых взрослых. В состоянии покоя сердце получает ~4% кровотока и ~10% общего потребления кислорода.

Сердечный выброс¹ — количество крови, выталкиваемое из желудочков сердца за 1 мин. Этот показатель говорит о способности сердца перекачивать кровь для удовлетворения потребностей организма поминутно. Сердечный выброс определяется произведением частоты сердечных сокращений (ЧСС, сокращений в минуту) и ударного объема крови (выбрасываемого за 1 сокращение). В естественных условиях покоя сердечный выброс составляет ~5 л/мин, что в значительной степени зависит от размера тела. Но это значение может быстро изменяться, реагируя на новые потребности организма. Например, во время интенсивных физических упражнений производительность сердца может увеличиться в 5–7 раз. Это необходимо для удовлетворения метаболических потребностей при активной мышечной нагрузке.

¹ В русскоязычной профессиональной литературе чаще используется термин «минутный объем кровообращения».

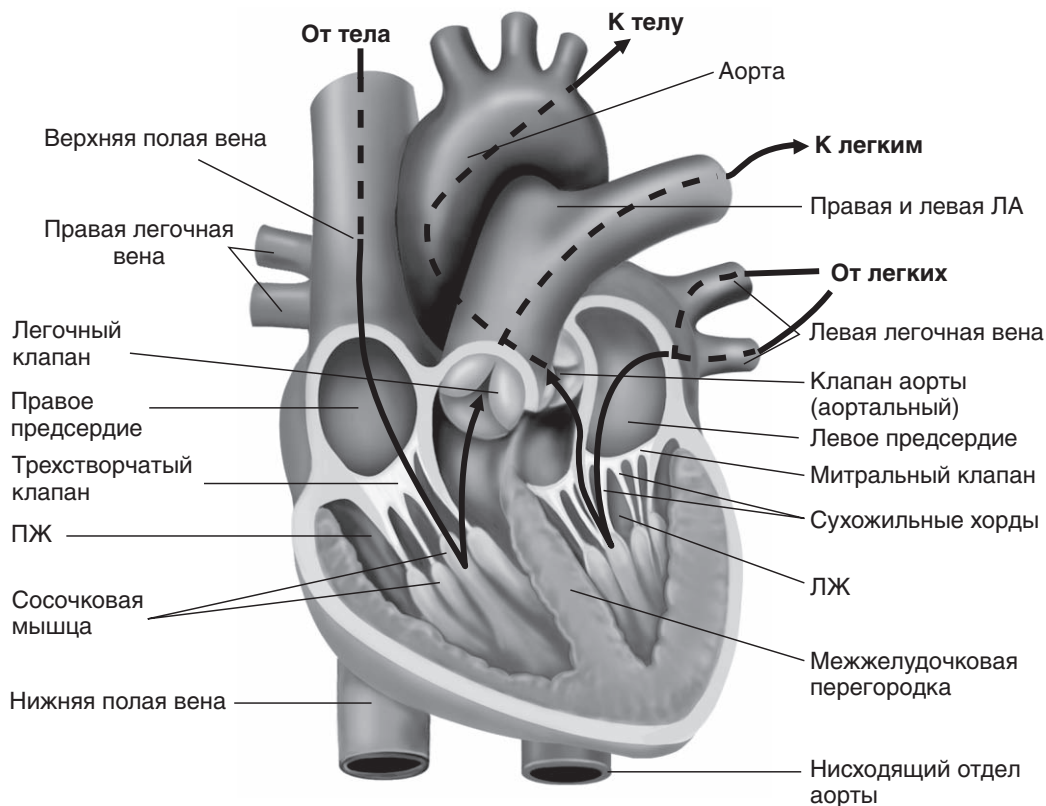


Рис. 1.2. Структура сердца. Клапаны играют важную роль в обеспечении одностороннего движения крови через сердце

СОСУДЫ

Сосуды — эластичные трубчатые каналы, они отвечают за распределение крови, кислорода, питательных веществ и множества других соединений, которые кровь транспортирует по всему организму. На рис. 1.3 представлено упрощенное схематическое изображение циркуляции крови через сердечно-сосудистую сеть. Хотя кровообращение в большинстве органов происходит параллельно, печеночное и почечное кровоснабжение осуществляется последовательно. Относительное распределение крови, поступающей в каждую из систем кровообращения, тщательно контролируется механизмами констрикции (сужения) или дилатации (расширения) сосудов в форме артериол — они снабжают органы. Степень сокращения и расслабления гладкой мускулатуры в стенках сосудов определяется единой системой нейрогуморально-гормонально-барьерной регуляции в соответствии с текущими метаболическими потребностями тканей.

Сосуды имеют сложное строение, это динамичные органы, которые постоянно изменяют свой диаметр (просвет), чтобы регулировать кровоток в соответствии с потребностями тканей в питании. Стенка сосуда также высвобождает ряд химических медиаторов, которые участвуют в свертывании крови и запуске воспалительной реакции. Внутренняя выстилка кровеносных, лимфатических сосудов — эндотелий. Он играет решающую роль в перемещении веществ между сосудистым пространством и подлежащей тканью, регулируя сосудистый тонус (вазоконстрикция и вазодилатация), свертывание крови и фибринолиз, а также воспалительные реакции. Недавняя пандемия *COVID-19* продемонстрировала важность эндотелия. Множество клинических нарушений при тяжелых исходах *COVID-19* были опосредованы реакциями эндотелия, включая высвобождение воспалительных цитокинов (цитокиновый шторм), повышенную проницаемость сосудов, приводящую к застойным явлениям в разл. органах, и повышенный потенциал свертывания крови (микротромбы). Может пострадать эндотелий сосудов любого органа, и этим можно объяснить многочисленные клинические исходы.

› ОСНОВНЫЕ ТЕЗИСЫ

ССС — сложная система органов, состоящая из сердца, сосудистой сети и крови. ССС реагирует на физические упражнения, адаптируясь к метаболическим потребностям работающих мышц.

Скорость и давление крови в сосудистой системе

На рис. 1.4 отражены скорость циркуляции, АД и сопротивление кровотоку в системе

кровообращения в зависимости от площади поперечного сечения сосудов. У аорты (самой большой артерии в организме) площадь поперечного сечения больше, чем у обычных артерий. А площадь поперечного сечения артерии больше, чем у артериолы,

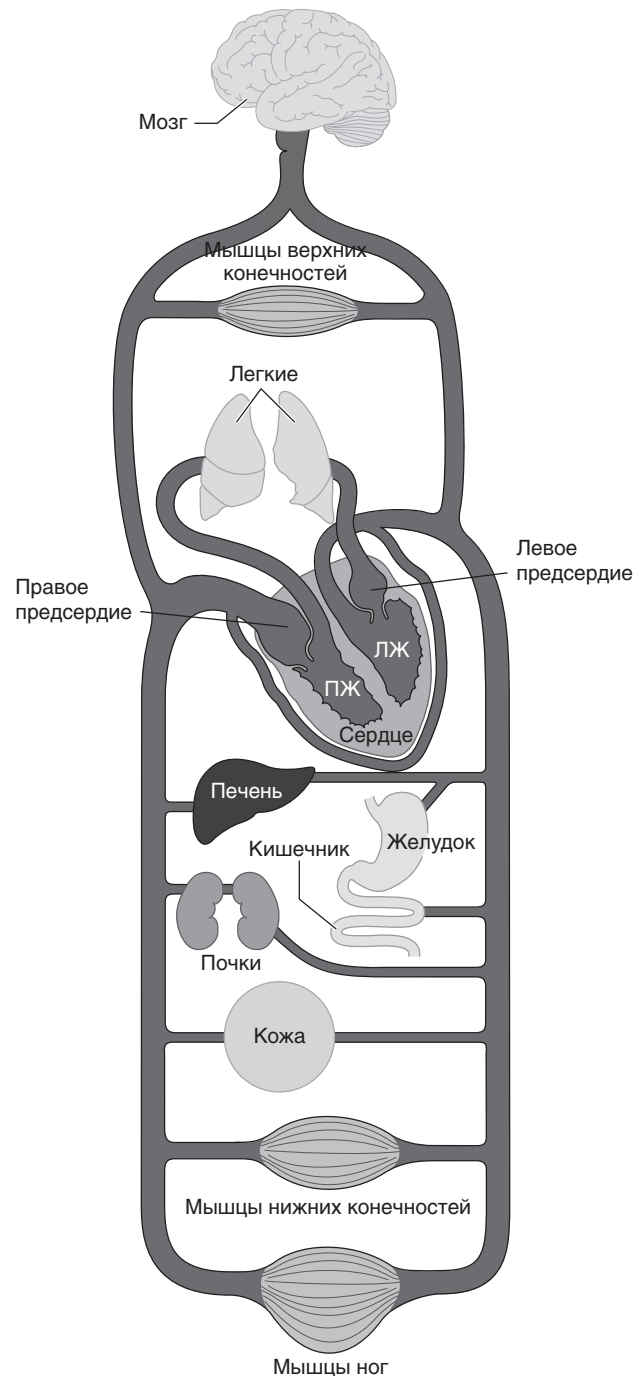


Рис. 1.3. Схема основных путей сердечно-сосудистой системы. Кровообращение в большинстве системных органов происходит параллельно, но печеночное и почечное кровоснабжение осуществляется последовательно. ПЖ — правый желудочек; ЛЖ — левый желудочек

Максимальное потребление кислорода (VO_{2max})

Этот параметр важен при оценке общей физической подготовки человека. МПК также относится к функциональным показателям работы всей ССС. МПК отражает способность ССС доставлять кровь (и содержащийся в ней кислород) к активной мышце и способность этой мышцы использовать доставляемый кислород. Подобная задача требует увеличения общего количества крови, перекачиваемой сердцем (увеличения сердечного выброса), и перераспределения кислорода из крови таким образом, чтобы наибольший процент направлялся в мышцу под нагрузкой и меньший процент приходился

на мышцу в состоянии покоя и на органы, которым в это время не требуется много кислорода [например, почки и желудочно-кишечный тракт (ЖКТ)]. Сердечный выброс в покое составляет ~5 л/мин, во время максимальной нагрузки он может увеличиваться до значений >30 л/мин. Также впечатляет то, как именно сердечный выброс перераспределяется во время тренировки. В состоянии покоя ~20% сердечного выброса (или 1 л/мин) приходится на скелетные мышцы. Но во время максимальной физической активности на эту же часть мускулатуры направляется уже ~90% сердечного выброса (или 27 л/мин).

а у артериолы больше, чем у капилляра. Но учитывая обширное разветвление сосудистой системы, наибольшая общая площадь поперечного сечения наблюдается в сети капилляров именно за счет их наибольшей распространенности в организме. Самая высокая скорость кровотока — в крупных артериях из-за силы сокращения желудочков и из-за отсутствия сосудистого сопротивления кровотоку. АД в крупных (магистральных) артериях пульсирующее из-за чередующихся периодов сокращения (систола) и расслабления (диастола) миокарда. Хотя диастолическое давление в желудочках падает почти до 0 мм рт.ст., в магистральных артериях оно обычно не опускается ниже 70 мм рт.ст. Это происходит из-за давления, создаваемого при сжатии стенок сосудов во время диастолы (эффект Виндкесселя). Резкое снижение АД и скорости кровотока происходит при поступлении крови в артериолы (сосудистое сопротивление). Наиболее низкая скорость кровотока — в капиллярах из-за их большой площади поперечного сечения. Это свойство делает капилляры наиболее эффективными из всех

сосудов для газообмена. Давление в капиллярах тоже низкое, что помогает сохранять целостность стенок этих мелких сосудов, которые повредились бы при высоком давлении. Скорость кровотока увеличивается в венах по мере уменьшения общей площади поперечного сечения сосудов. Но давление в венозной сети кровеносной системы очень низкое, поскольку здесь кровь циркулирует довольно далеко от сократительной силы сердца. Низкий порог давления в венах не мог бы обеспечить адекватный возврат венозной крови к сердцу. Именно поэтому усилению венозного кровотока способствуют односторонние клапаны в просвете этих сосудов, а также механизм мышечного насоса (мышечно-венозная помпа) вместе с работой скелетных мышц.

Функциональная классификация сосудов

Кровеносные сосуды классифицируют по их функциональности, которая определяется структурными характеристиками сосудистой стенки. В табл. 1.1 приведены краткие сведения

Таблица 1.1. Сравнение структуры кровеносных сосудов

	Артерии эластического типа	Артерии мышечного типа	Артериолы	Капилляры	Венулы	Вены
Внутренний диаметр	1,5 см	0,4–0,6 см	30 мкм	9 мкм	20 мкм	0,5 см
Толщина стенки	1 мм	1 мм	6 мкм	0,5 мкм	1 мкм	0,5 мм
ПРИМЕРНАЯ СТРУКТУРА СТЕНКИ СОСУДА (%)						
Эндотелиальная ткань	5	5	10	95	20	10
Эластичная ткань	60	10–15	10			5
Гладкая мускулатура	20–30	65	60		20	30
Волокнистая (фиброзная) ткань	15–25	20	20	5	60	60

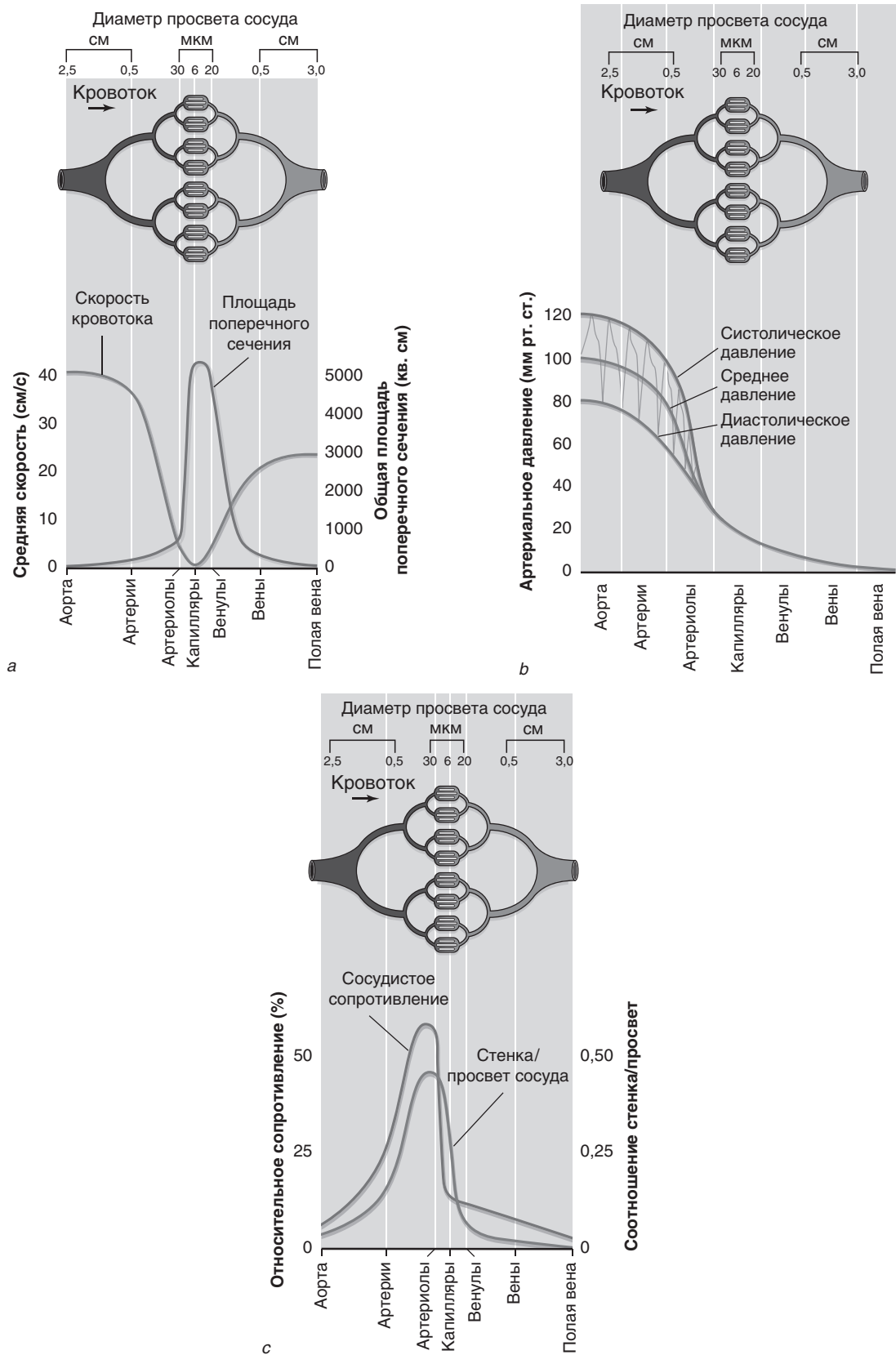


Рис. 1.4. Схема (а) площади поперечного сечения сосуда и скорости кровотока, (b) артериальное давление, (c) общее периферическое сопротивление сосудов. Расчет всего объема сердечного выброса в минуту. Давление в артериях пульсирующее, но становится постоянным по мере того, как кровь движется по артериолам (сосудам сопротивления)

о диаметре, толщине стенок и составе разл. типов сосудов.

Артерии эластического типа (центральные артерии) — самые крупные из сосудов тела (аорта и подвздошные артерии). Также они крайне растяжимы из-за большого количества эластина в их средней оболочке. Артерии мышечного типа (проводящие артерии) включают большинство артерий, которые студенты изучают на уроках анатомии: это лучевые, локтевые, подколенные, церебральные артерии и КА.

Артерии мышечного типа названы так из-за большого объема гладкой мускулатуры в среднем слое оболочек. Расслабление гладкой мускулатуры вызывает расширение сосудов и увеличение притока крови (при условии, что давление остается постоянным). Это наблюдается во время тренировки, когда окружающие мышечные артерии и артериолы гладкие мышцы, снабжающие скелетные мышцы, расслабляются, что приводит к увеличению притока крови к активным скелетным мышцам.

› ОСНОВНЫЕ ТЕЗИСЫ

Несмотря на то что отдельные капилляры чрезвычайно малы, общая площадь поперечного сечения всех капилляров довольно велика. Кровоток по капиллярам протекает медленнее, чем по артериям или венам, что облегчает газообмен.

Терминальные артерии и артериолы относятся к сосудам сопротивления (резистивным), поскольку оказывают обратное кровотоку действие на довольно больших участках всей сосудистой сети. Сосуды сопротивления в первую очередь представлены артериолами: этот тип сосудов отвечает за определение местного кровотока, расширяя и сужая сосуды, чтобы выстроить баланс между местным кровотоком и локальными метаболическими потребностями.

Обменные сосуды — сеть, состоящая в основном из капилляров и в меньшей степени мельчайших сосудов венозной сети — венул. Обменные сосуды выполняют основную функцию ССС: обмен газов и метаболитов. Такие процессы обмена происходят через стенку капилляра, и способствуют этому характеристики сети обменных сосудов:

- большая общая площадь поперечного сечения всех капилляров;
- тонкая стенка сосуда, состоящая из одного слоя эндотелия, который обеспечивает незначительное сопротивление диффузии;
- сниженная скорость кровотока, что позволяет капиллярам полноценно производить обменные процессы.

В дополнение к обмену газов и питательных веществ через стенку капилляра эти крошечные сосуды также обеспечивают водно-солевой обмен, что помогает поддерживать баланс жидкости.

Емкостные сосуды включают венулы и вены. Они названы так по характеристике, указывающей на присутствие в них ~2/3 всего объема крови в любой момент времени. Возможность емкостных сосудов вмещать большие объемы крови обусловлена характеристиками их стенок. У венул и вен стенка тонкая и включает медию (среднюю оболочку) с небольшим объемом гладкой мускулатуры и коллагена. Вследствие своей тонкой стенки емкостные сосуды могут легко расширяться или сужаться, что позволяет реализовать функцию резервуара для крови в венозной сети. Иннервация вен осуществляется сосудосуживающими нервными волокнами, что позволяет активно контролировать объем крови, находящейся в венозной системе.

КРОВЬ

Кровь относится к соединительной ткани, а состоит из плазмы и находящейся в ней взвеси форменных элементов. Как показано на рис. 1.5, примерно от 40 до 45% объема крови приходится на форменные элементы, включая эритроциты (красные кровяные тельца; *Red Blood Cells — RBC*), лейкоциты (белые кровяные тельца; *White Blood*



Рис. 1.5. Компоненты крови. Кровь состоит из плазмы и форменных элементов: эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов, но эритроциты составляют основную массу всех форменных элементов. Перепечатано с разрешения из: J.W. Wilmore, D.L. Costill, W.L. Kenney. *Physiology of exercise and sport, 4th ed.* (Champaign, IL: Human Kinetics). 2008:140

Cells — *WBC*) и тромбоциты. Остальной объем крови, приблизительно от 55 до 60%, составляет плазма.

Форменные элементы

Эритроциты — небольшие двояковогнутые диски (толщиной ~2,4 мкм и диаметром 8 мкм), которые отвечают за транспортировку кислорода из альвеол легких в системные капилляры, где он диффундирует в кл. Эритроциты состоят в большей степени из гемоглобина (*Hb*) — сложного белка, который может связывать и транспортировать кислород.

Лейкоциты составляют небольшую часть (~1%) в общей массе форменных элементов. Это белые кровяные тельца, которые играют решающую роль в защитных силах организма, иммунной функции и воспалении. Существует пять типов лейкоцитов, каждый из них обладает специфическими, а иногда и неспецифическими функциями.

Тромбоциты («пластинки») — очень маленькие фрагменты кл. крови (2–3 мкм), однако играют решающую роль в иницировании реакции коагуляции. Тромбоциты также взаимодействуют с эндотелиальной выстилкой кровеносных сосудов, участвуют в патологическом процессе образования атеросклеротических бляшек. Тромбоциты формируются из очень крупных кл. мегакариоцитов,

которые распадаются на мелкие фрагменты и циркулируют в крови уже в виде тромбоцитов.

› ОСНОВНЫЕ ТЕЗИСЫ

Кровеносные сосуды имеют разл. характерные особенности по всей сосудистой сети, а их функциональность определяется структурой каждого вида сосудов.

Плазма

Это жидкая часть крови, отвечает за транспортировку и распределение форменных элементов, а также гормонов, питательных и иных веществ. Плазма крови состоит в основном из воды с долей сухого остатка (~8–10%), содержащего разл. органические и неорганические вещества (табл. 1.2).

› РЕАКЦИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ НА ФИЗИЧЕСКИЕ УПРАЖНЕНИЯ

Физические упражнения создают повышенную потребность в снабжении работающих мышц кислородом. Это необходимо для увеличения выработки аденозинтрифосфата (АТФ) для поддержания непрерывного сокращения мышц. В то же время существует необходимость удаления увеличившегося

Таблица 1.2. Состав плазмы крови

Составная часть	Описание и функции
Вода	90% объема плазмы; растворяющая среда, взвешенное состояние (супендирование); поглощает тепло
РАСТВОРЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА	
Белки плазмы: • Альбумин. • Глобулины. • Альфа, бета. • Гамма. • Фибриноген	8% (по весу) от объема плазмы; способствуют повышению осмотического давления и помогают поддерживать баланс жидкости; специфические функции характерны для каждого белка. 60% белков плазмы; поддержание осмотического давления. 36% белков плазмы. Транспортные белки, связываются с липидами, ионами металлов и жирорастворимыми витаминами. Антитела (АтЛ), вырабатываемые иммунными клетками при иммунном ответе. 4% белка плазмы; образует фибриновые нити сгустка крови
Небелковые азотистые вещества	Побочные продукты клеточного метаболизма: мочевина, мочевая кислота, креатинин и соли аммония
Нутриенты (органические вещества)	Соединения, всасываемые из пищеварительного тракта
Электролиты	Катионы и анионы: помогают поддерживать осмотическое давление плазмы и pH крови
Дыхательные газы	Кислород и углекислый газ: растворены в плазме в виде бикарбонат-иона или CO_2 , или связаны с <i>Hb</i> в эритроцитах
Гормоны	Химические сигналы, переносимые с кровью

объема углекислого газа, который вырабатывается в результате усиленного клеточного дыхания. Для достижения этих целей необходимы два регулирующих механизма:

- ЧСС и сила сокращения увеличиваются, что приводит к значительному увеличению сердечного выброса.
- Сердечный выброс перераспределяется в соответствии с регуляцией просвета кровеносных сосудов в разных частях тела: диаметр изменяется так, чтобы в работающие мышцы поступало больше крови, а в неактивные — меньше.

Эти изменения происходят в ответ на реакции в кл. миокарда и гладкой мускулатуры, окружающих кровеносные сосуды. В свою очередь, эти мышечные кл. могут реагировать на нервные стимулы (симпатическая нервная система — СНС), гормональную регуляцию (например, катехоламины), локальные химические процессы (включая оксид азота) и механические действия (например, степень растяжения).

В дополнение к корректировкам, способствующим увеличению объема доставляемого кислорода и удалению отходов, ССС приспосабливается к ФН, чтобы поддерживать гомеостаз (саморегуляцию) и повышать способность организма справляться с угрозой (инфекцией или кровотечением). При реализации этих потребностей происходит следующая активность:

- повышается теплоотдача (из-за усиления потоотделения и кожного кровотока);
- повышается уровень циркулирующих лейкоцитов;
- повышается коагуляционный и фибринолитический потенциал.

➤ РЕЗЮМЕ

ССС состоит из сердца, сосудистой сети и крови. ССС реагирует на физические упражнения сложным и взаимозависимым образом, что позволяет ей удовлетворять метаболические потребности работающих мышц, сохранять необходимый уровень гомеостаза для функционирования организма, реагировать на потенциальные угрозы для организма. Более подробно механизмы реакций на тренировки описаны в продолжении книги.

Другие главы этого раздела содержат подробную информацию о структуре и функциях каждого из элементов ССС (сердце, сосуды и кровь), при этом значительное внимание уделено тому, как функционируют кл. органов и как контролируются их функции. В разделе II книги описывается комплексная реакция всех компонентов ССС — при реакциях на аэробные упражнения и силовые нагрузки, а также на программы тренировок. Полезно помнить о комплексной реакции на стресс, которым для организма становятся физические упражнения. Это освещается в каждой главе.

ПРОВЕРОЧНЫЕ ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ

1. Перечислите три основные функции ССС.
2. Опишите путь эритроцитов, когда они проходят через сердце, начиная и заканчивая системными артериями.
3. Перечислите пять ветвей сосудистой системы, через которые проходит кровь при движении от аорты к полым венам, и объясните, как изменяется скорость крови, общее периферическое сопротивление сосудов (ОПСС) и давление для каждой из них.
4. Каковы характеристики артерий эластического и мышечного типа и какие функции они выполняют?
5. Какие сосуды относятся к резистивным (сосудам сопротивления), обменным и емкостным и почему?

НАСОСНАЯ ФУНКЦИЯ СЕРДЦА

ЦЕЛИ ОБУЧЕНИЯ

- Описать общую анатомию сердца.
- Перечислить четыре фазы сердечного цикла, описать положение сердечных клапанов, изменения давления и объема желудочков на протяжении каждой фазы.
- Описать петлю взаимозависимости давления и объема и ее возможные изменения при увеличении объема желудочка.
- Объяснить факторы, влияющие на ударный (систолический) объем.
- Описать основные факторы, влияющие на сердечный выброс.
- Указать основные коронарные артерии.
- Объяснить, как коронарный кровоток и потребление кислорода влияют на доставку кислорода к миокарду.
- Оценить разл. показатели сердечной функции.

Вопреки всем романтическим значениям, связанным с сердцем, по сути этот орган — двусторонний мышечный насос, который отвечает за циркуляцию крови по всему телу. Верхние камеры сердца — предсердия — получают кровь из венозной сети. Желудочки обеспечивают сокращения для перекачки крови по всей системе кровообращения, при этом ПЖ перекачивает кровь через МКК, а ЛЖ — через БКК. Объем крови, выбрасываемой из каждого желудочка за единицу времени (л/мин), называется сердечным выбросом. Другое название этого термина — минутный объем крови — количество крови, прокачиваемое сердцем через систему кровообращения за 1 мин. Сердечный выброс обеспечивает доставку крови к тканям организма и тесно связан с их метаболическими потребностями.

› ОБЩАЯ АНАТОМИЯ СЕРДЦА

На рис. 2.1 показано положение сердца в грудной полости. Соединительнотканый каркас сердца — его основа с фиброзно-сухожильными кольцами, треугольными пластинками и перегородками, так называемый мягкий скелет. Задача соединительнотканного каркаса — обеспечить необходимую структуру, основу для сердца. Он удерживает вместе предсердия и желудочки, создает волокнистую

структуру вокруг сердечных клапанов. Фиброзное кольцо также отделяет предсердия от желудочков и препятствует передаче электрических сигналов из предсердий непосредственно в желудочки. Верхушка сердца образована нижними участками желудочков.

Предсердия — верхние принимающие камеры сердца, в которые кровь поступает из полых вен (правое предсердие) и легочной вены (левое предсердие), как показано на рис. 2.2. В отличие от предсердий, благодаря своим толстым стенкам желудочки перекачивают кровь в артерии, выступая как мышечные насосы, генерируя силу, необходимую для выброса крови из сердца и ее распределения по сосудистой системе. Стенка ЛЖ обычно примерно в 3 раза толще стенки ПЖ из-за большего давления, которое должен создавать ЛЖ, чтобы прокачивать кровь через весь БКК.

При схематическом рассмотрении поперечного сечения сердца видно, что желудочки имеют разную форму (см. рис. 2.2). ПЖ меньше, а усилие при выбросе создается, когда передняя стенка желудочка прижимается к межжелудочковой перегородке (МЖП). Анат. строение ПЖ позволяет его тонким стенкам с минимальным сокращением выбрасывать большой объем крови при низком венозном давлении (отток). ЛЖ крупнее размером и имеет

форму конуса. За счет своих более толстых стенок способен обеспечить кровоток в БКК, несмотря на высокое обратное давление.

Сердце состоит из соединительной ткани (обсуждалось выше), специфических проводящих кл. (описано в главе 4) и кл. миокарда (миоцитов). Миоциты составляют наибольшую часть сердца по массе и отвечают за его сократительные свойства. Специфическое расположение мышечных кл. миокарда в виде слоев перекрывающихся и переплетающихся волокон позволяет мышцам осуществлять естественную деформацию — укорачивать и растягивать верхушку кпереди и к основанию сердца, а также сжиматься по его окружности (рис. 2.3). Сложная архитектура миокарда допускает продольную, циркулярную и радиальную деформацию (по расположению волокон), а также вращения миокарда ЛЖ (ротацию).

› ОСНОВНЫЕ ТЕЗИСЫ

Сердце — двусторонний мышечный насос, который обеспечивает напор для доставки крови в легочный и системный кровоток. Две стороны сердца отличаются по структуре: для ЛЖ характерны более толстые стенки, что обеспечивает большую силу, необходимую для прокачки крови по системе кровообращения.

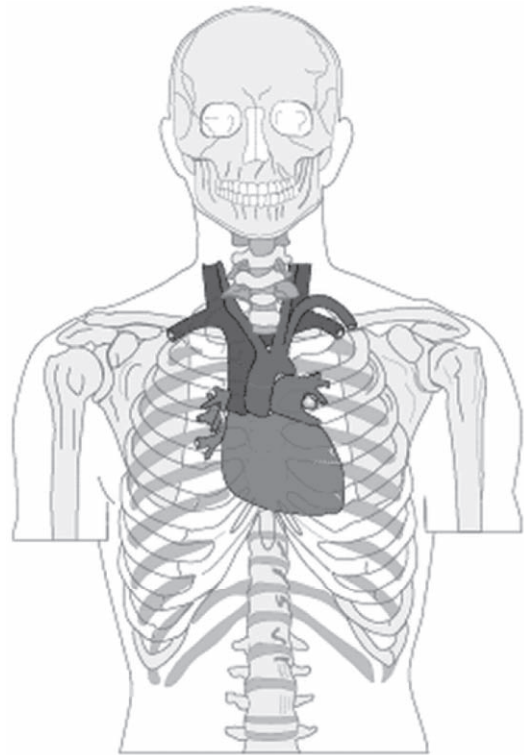


Рис. 2.1. Положение сердца в грудной полости. Сердце расположено в ней под наклоном

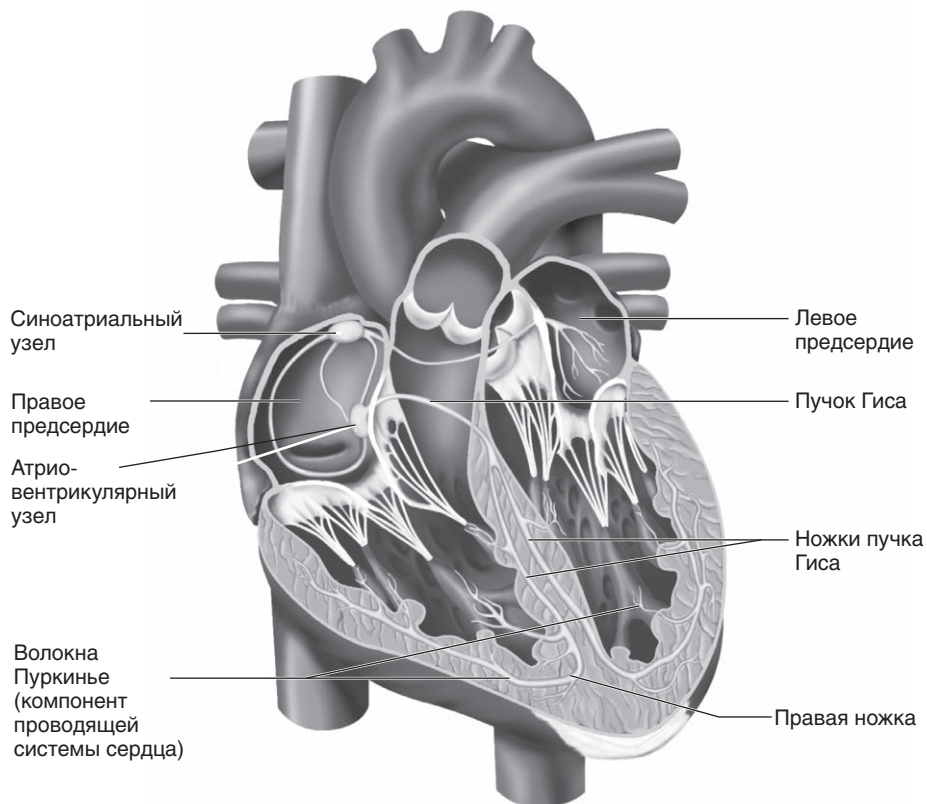


Рис. 2.2. Сердце в продольном разрезе

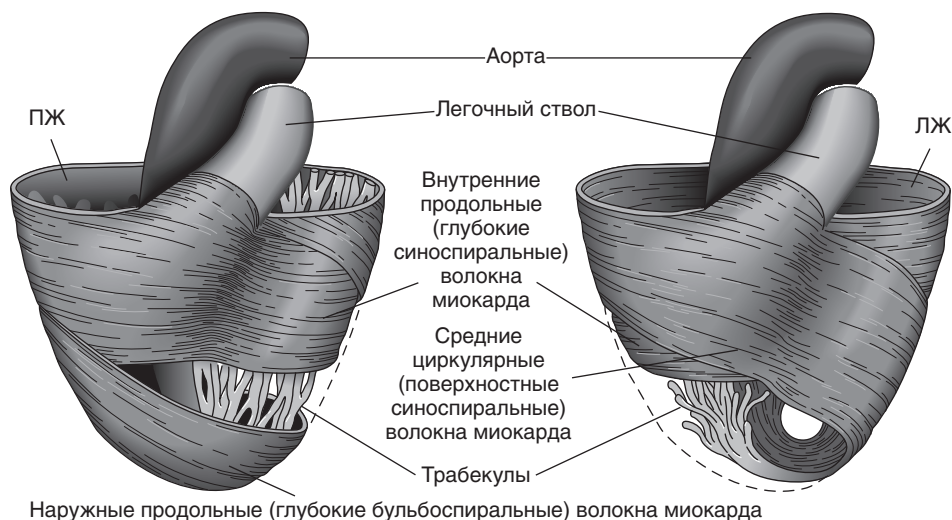


Рис. 2.3. Слои сердца. Наружный мышечный слой волокон расположен вокруг сердца и вызывает сужение желудочков, особенно левого. Внешний слой тянет верхушку сердца вверх, к основанию

› СЕРДЕЧНЫЙ ЦИКЛ

На рис. 2.4 представлен сердечный цикл: чередующиеся периоды сокращения и расслабления сердца и связанные с ними электрические и механические события, повторяющиеся с каждым ударом. В норме ЧСС в состоянии покоя составляет ~75 в минуту, полный сердечный цикл завершается примерно 1 раз в 0,8 с. Систола — период сокращения, а диастола — период расслабления. Систола желудочков можно разделить на два периода: изоволюмическое (изометрическое) сокращение (короткий период: желудочки сокращаются, но не выбрасывают кровь) и период изгнания (отрезок систолы, когда кровь выбрасывается из сердца). Также на два периода можно разделить и диастолу желудочков: период изоволюмического расслабления (короткий, желудочки расслабляются, но не наполняются) и период наполнения желудочков (отрезок диастолы, когда желудочки наполняются кровью). Решающее значение при этом имеет положение сердечных клапанов — и для работы сердца, и для понимания тока крови во время сердечного цикла (табл. 2.1). Также большое значение имеет время, связанное с каждым периодом сердечного цикла человека в состоянии покоя.

Период наполнения желудочков

На рис. 2.4 показано начало периода наполнения желудочков во время диастолы. «Диастолическая функция» — общий термин, который относится к способности миокарда расслабляться и обеспечивать адекватное наполнение желудочков. Расслабление миокарда — активный энергозависимый процесс, который приводит к быстрому снижению

давления в ЛЖ после сокращения и во время ранней диастолы. Во время активного расслабления миокарда давление в ЛЖ становится меньше, чем в левом предсердии, что ведет к открытию митрального клапана и началу диастолического наполнения. Как только атриовентрикулярные (АВ) клапаны открываются, кровь может свободно перетечь из предсердий в желудочек. Приток крови в желудочек незначительно увеличивается за счет пресистолы: поскольку желудочек сокращается и расслабляется после систолы, такие механизмы увеличивают перепад давления между желудочком и предсердием. Это создает возможность для поступления в желудочек дополнительного, хотя и незначительного, объема крови. На тип пассивного наполнения приходится примерно от 70 до 80% объема желудочков. Сокращение предсердий ближе к концу периода наполнения желудочков (следующее за зубцом *P*) завершает их наполнение, что составляет 20–30% общего объема крови в желудочке в конце диастолы [конечно-диастолический объем (КДО) крови в желудочках]. Давление в желудочках во время их наполнения относительно низкое, поскольку миокард расслаблен. Давление немного растет по мере наполнения желудочков, но незначительно по сравнению с увеличением давления, сопровождающим сокращение желудочков.

Фаза изоволюмического сокращения

После электрической стимуляции (отражается комплексом *QRS* на ЭКГ) желудочки сокращаются. Такое действие немедленно приводит к резкому увеличению давления в желудочках, но их объем при этом остается неизменным, хотя и в течение очень короткого периода времени (0,05 с). Отсюда

Таблица 2.1. Положение сердечных клапанов и продолжительность каждой фазы сердечного цикла

Фаза сердечного цикла	Диастола или систола	Продолжительность, с	АВ-клапаны (трехстворчатый, митральный)	Полулунные клапаны (аортальный, легочный)
Наполнение желудочков	Диастола	0,5	Открыты	Закрываются
Период изоволюмического сокращения	Систола	0,05	Закрываются	Закрываются
Период изгнания	Систола	0,3	Закрываются	Открыты
Период изоволюмического расслабления	Диастола	0,08	Закрываются	Закрываются

и название — период изоволюмического сокращения. Как только давление в желудочках превышает давление в аорте, разница стимулирует открытие полулунных клапанов, запуская тем самым период изгнания.

Период изгнания

Период изгнания характеризуется изгнанием крови из желудочков. Как только полулунные клапаны открываются под действием растущего давления, создаваемого сокращением желудочков, объем

в них немедленно начинает уменьшаться по мере того, как кровь выбрасывается из сердца. «Систолическая функция» — общий термин, означающий способность сердца адекватно генерировать усилие, необходимое для выброса крови из желудочка. Существуют формулы, позволяющие рассчитать количество крови, выбрасываемой из каждого желудочка, — это называется ударным объемом (*Stroke Volume — SV*). Его расчет производят путем вычитания из объема крови, заполнившего желудочки в конце их наполнения (КДО; *End-Diastolic*

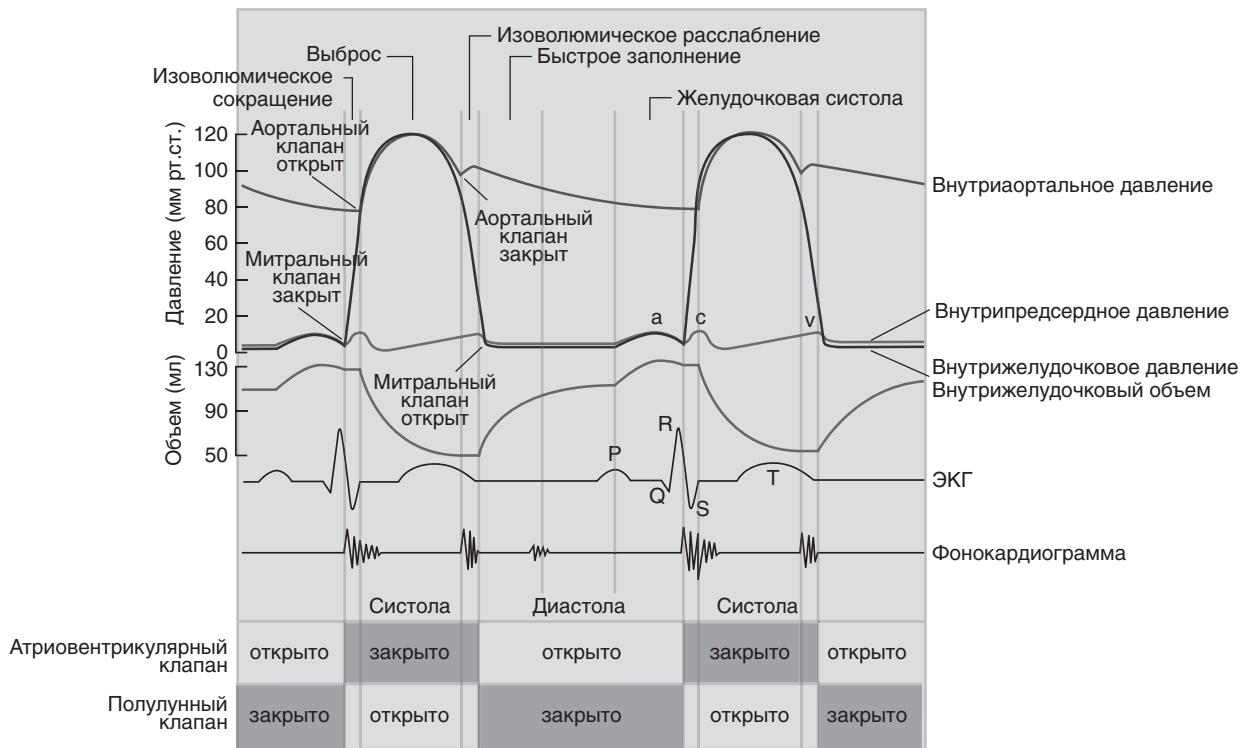


Рис. 2.4. Сердечный цикл. Адаптировано из: D. Unglaub Silverthorn, 2001, *Human physiology*, 2nd ed. (Upper Saddle River, NJ: Pearson Education): 433

$Volume — EDV$), количества крови, находящейся в желудочках после сокращения [конечно-систолический объем (КСО); *End-Systolic Volume — ESV*].

$$SV(\text{мл}) = EDV(\text{мл}) - ESV(\text{мл}).$$

Процент крови, выбрасываемой из желудочка, называется фракцией изгнания (*Ejection Fraction — EF*) и обычно применяется как клинический показатель систолической функции. Формула расчета:

$$EF(\%) = [SVI(\text{мл}) / EDV(\text{мл})] \times 100.$$

Период изоволюмического расслабления

По мере расслабления желудочков (вслед за *T*-зубцом на ЭКГ) желудочковое давление быстро снижается. Как только давление в желудочках становится ниже, чем в аорте, полулунные клапаны закрываются. В этот момент АВ-клапаны также закрыты. Поскольку желудочки расслабляются и их объем не изменяется, этот период назван по состоянию расслабления. Это короткий период: как только давление в предсердиях превышает давление в желудочках, АВ-клапаны принудительно открываются, и кровь начинает заполнять желудочки. Это запускает фазу наполнения желудочков, и цикл повторяется — ~75 раз в минуту в состоянии покоя.

› ОСНОВНЫЕ ТЕЗИСЫ

Сердечный цикл описывает электрические изменения, изменения давления и объема, которые происходят в течение одного полного цикла сокращения и расслабления. Сердечный цикл делится на четыре фазы. Понимание положения сердечных клапанов имеет большое значение для представления о движениях потока крови через сердце и того, увеличивается ли объем желудочков, уменьшается или остается постоянным.

› ПЕТЛЯ ВЗАИМОЗАВИСИМОСТИ ДАВЛЕНИЯ И ОБЪЕМА

Взаимосвязь между этими показателями в желудочках на протяжении всего сердечного цикла м.б. представлена в соотношении давления и объема (рис. 2.5). На этом графике представлены объем крови в желудочках по оси *X* и давление в ЛЖ по оси *Y*. Каждый из четырех периодов сердечного цикла представляет собой один этап возникающего в результате замкнутого цикла. Наполнение желудочков видно вдоль нижней части диаграммы. По мере того как кровь заполняет ЛЖ, объем значительно увеличивается, а давление меняется незначительно. Во время изоволюмической фазы сокращения, изображенной на правой стороне диаграммы, желудочковое давление резко возрастает, но объем остается неизменным, поскольку

клапаны закрыты. В период выброса объем уменьшается из-за открытия аортального клапана и оттока крови наружу. Во время периода изоволюмического расслабления давление снижается по мере расслабления желудочков.

Петля взаимозависимости давления и объема — удобный способ суммирования изменений этих параметров во время сердечного цикла. Также это эффективный способ проиллюстрировать изменения давления и объема желудочков при ФН (или стрессе) и визуализировать работу сердца. Энергия, затрачиваемая миокардом во время сокращения, приводит к выделению тепла и механической активности. О том, что миокард осуществляет механическую активность, свидетельствуют повышенное давление и объем в артериальном кровотоке. Объем работы, выполняемой желудочками во время выброса, называется систолической работой сердца (ударным объемом). Он равен изменению давления и объема и м.б. количественно определен как площадь внутри петли взаимозависимости давления и объема. Увеличение ударного объема или давления в ЛЖ приводит к увеличению площади внутри контура и отражает высокую нагрузку при систолической работе сердца.

На рис. 2.5 показаны примеры изменений данных петли взаимозависимости давления и объема при выполнении упражнений с динамической нагрузкой. В этом случае КДО больше (из-за увеличения венозного возврата крови), давление выше (отражает повышение, которое следует за усилением симпатической стимуляции при ФН), а КСО меньше (из-за повышенной сократимости миокарда). Увеличение КДО и уменьшение КСО способствуют росту систолической (ударной) работы при ФН. Увеличенный ударный объем и повышенное давление способствуют усилению ударной работы, связанной с динамическими упражнениями.

На рис. 2.5, *a*, в/желудочковый объем показан в зависимости от в/желудочкового давления. В период наполнения желудочков (1) митральный клапан открыт (точка *a*) и КДО увеличивается. В фазе изоволюмического сокращения (2) клапаны сердца закрыты, поэтому объем остается неизменным, несмотря на значительное повышение давления в желудочках. Во время выброса (3) кровь выталкивается из сердца, поскольку полулунный клапан аорты открывается в точке *c*, и в/желудочковый объем уменьшается. В ходе фазы изоволюмического расслабления (4) сердечные клапаны закрыты, поэтому объем остается прежним, а давление в расслабленном желудочке резко снижается. КДО достигается в точке *b* (где закрывается митральный клапан), а КСО — в точке *d* (где закрывается полулунный клапан). Ударный объем равен разнице

по спирали. Чем больше сила сокращения (инотропная), тем больше дуга скручивания.

Ударный объем определяется тремя основными факторами:

- 1) преднагрузкой;
- 2) постнагрузкой;
- 3) сократительной способностью.

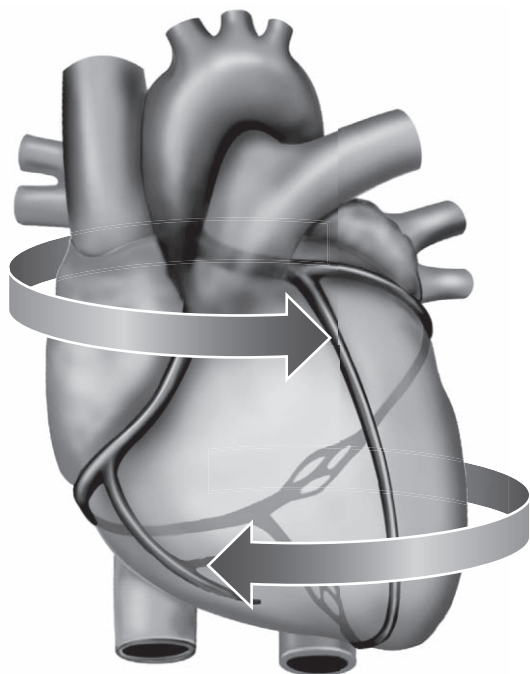


Рис. 2.6. Скручивание и раскручивание сердца во время сокращения

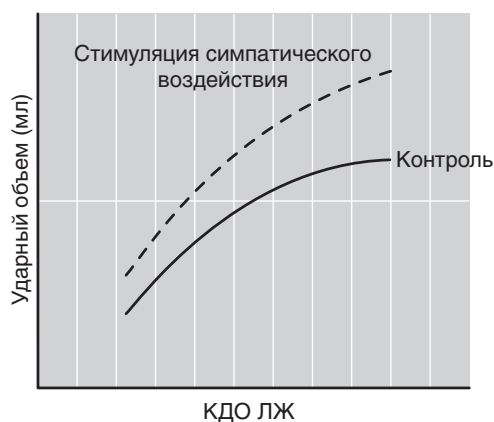


Рис. 2.7. Закон сердечного ритма Франка–Старлинга. По мере увеличения конечно-диастолического объема — КДО (и давления) миокард растягивается и сокращается с большей силой, что приводит к росту ударного объема. Также показан эффект усиления сократимости (повышенной активности симпатического нерва). При любом заданном конечно-диастолическом объеме повышенная сократительная способность сместит кривую влево, что приведет к увеличению ударного объема. КДО ЛЖ — конечно-диастолический объем левого желудочка

Преднагрузка

Преднагрузка — количество крови, которое возвращается к сердцу во время диастолы. Чем больше крови возвращается к сердцу, тем больше ее выбрасывается после, но до определенного момента. Взаимосвязь между объемом желудочка и ударным объемом описывает закон сердца (Франка–Старлинга): при увеличенном растяжении миокарда, наступающем при росте КДО или давления, возрастает сила сердечных сокращений. Это вызывает выброс большего количества крови. Если упростить формулировку, закон сердца выражается так: чем больше желудочек растягивается в диастолу, тем больше сила сокращения в систолу. Таким образом, больший венозный возврат приводит к увеличению сердечного выброса, усиливая динамическое взаимодействие между кровообращением и сердечной функцией, и наоборот. На рис. 2.7 показаны кривая функции желудочка с КДО (показатель мышечного волокна — длина) по оси X и ударный объем (мера объема крови при сокращении) по оси Y . Другие кривые функции желудочков описывают давление наполнения желудочков по оси X и ударный объем ($SV \times MAP$) (среднее АД — АД_{ср}; *Mean Arterial Pressure — MAP*) по оси Y .

Преднагрузка определяется количеством крови в желудочке — это функция венозного возврата и времени наполнения (определяется ЧСС). Преднагрузка зависит от венозного возврата крови и может колебаться при влиянии любого фактора, который изменяет венозный возврат. Например, при выполнении ритмичных упражнений мышечно-венозная помпа вызывает усиление венозного возврата, что приводит к увеличению ударного объема. И наоборот, сразу после остановки физической активности происходит временное уменьшение венозного возврата, что приводит к переходному снижению ударного объема.

Закон сердца (Франка–Старлинга) — важный механизм выравнивания сердечного выброса из ПЖ и ЛЖ. Важно, чтобы активность на выходе у этих отделов сердца была идентичной. Поскольку система кровообращения замкнута, даже незначительный дисбаланс оттока из желудочков может привести к серьезному или жизнеугрожающему застою в легких. Такая ситуация может сложиться, если выброс ПЖ больше, чем выброс ЛЖ. Также высока вероятность недостаточности легочного кровообращения (если выброс ЛЖ был больше, чем выход ПЖ). Следуя закону Франка–Старлинга, можно предотвратить эти и подобные опасные исходы, своевременно выравнивая баланс сердечного выброса между

желудочками за несколько ударов сердца. Если выброс ЛЖ начинает превышать выброс ПЖ, увеличение системного венозного возврата в правое предсердие увеличит наполнение ПЖ и приведет к увеличению выброса ПЖ. Это и восстановит баланс в желудочковом выбросе. Таким образом, закон Франка—Старлинга обеспечивает внутренний механизм балансировки сердечного выброса ПЖ и ЛЖ с течением времени.

Постнагрузка

Это давление, которое противодействует выбросу крови и обычно принимается равным системному АД. Оно выражается в значении, равном АД_{ср} (среднее динамическое давление — СДД). При прочих равных условиях ударный объем уменьшается по мере повышения СДД. В нормальных условиях постнагрузка относительно постоянна, поскольку АД — это строго контролируемая переменная. Но при определенных заболеваниях, таких как АГ или стеноз аорты, постнагрузка может значительно увеличиться, что приводит к снижению ударного объема. Для того чтобы соблюсти норму выброса того же количества крови, потребуется усиление работы сердца и нагрузки на него.

Сократительная способность

Повышенное растяжение миокарда действительно увеличивает силу сокращения, а непосредственно сама сократительная способность, независимо от пред- или постнагрузки, относится к возможностям сокращения миокарда. Факторы, повышающие сократительную способность сердца, называются положительным инотропным воздействием. Сократительная способность при любом заданном уровне преднагрузки повышается при симпатической нервной стимуляции и циркуляции катехоламинов в крови. Норадреналин относится к наиболее важным физиол. факторам, усиливающим сократительную способность сердца. На рис. 2.7 показана взаимосвязь между КДО и ударным объемом при нормальных условиях и усиленной симпатической стимуляции. Для любого заданного КДО ударный объем вырастет, когда сократительная способность усилится благодаря симпатической нервной стимуляции. В интактном организме и без влияния разл. факторов растяжение миокарда и повышенная сократительная способность могут реализоваться одновременно для увеличения ударного объема. Например, при выполнении динамических упражнений преднагрузка увеличится за счет мышечного насоса, а сократительная способность вырастет при влиянии активной СНС.

» ОСНОВНЫЕ ТЕЗИСЫ

Ударный объем определяется пред-, постнагрузкой и способностью к сокращению. Во время тренировки преднагрузка увеличивается. Происходит общее увеличение ударного объема, несмотря на два противоположных фактора: ударный объем растет по влиянием мышечного насоса (скелетных мышц), который увеличивает КДО, и уменьшается на фоне увеличения ЧСС, что уменьшает время наполнения и ограничивает увеличение КДО. Несмотря на влияние увеличения ЧСС (и, следовательно, сокращения времени заполнения), конечным результатом будет увеличение преднагрузки. Постнагрузка увеличивается незначительно при выполнении большинства видов упражнений из-за повышения АД. Сократимость при ФН усиливается, в основном за счет симпатической нервной стимуляции.

На рис. 2.8 обобщены основные факторы, влияющие на сердечный выброс, с акцентом на то, как СНС влияет на ударный объем и ЧСС.

» ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФРАКЦИИ СЕРДЕЧНОГО ВЫБРОСА

Количество крови, перекачиваемой сердцем, в значительной степени определяется метаболическими потребностями организма. Но они постоянно меняются в ответ на множество раздражителей, включая изменения окружающей среды, позу, мышечную активность, нейрогормональные факторы и эмоциональное состояние. Например, после приема пищи организму нужно увеличить приток крови к ЖКТ, что может вызвать небольшое увеличение общего сердечного выброса. Но в это время необязательно увеличивать кровоснабжение каждого органа. При энергичном выполнении упражнений сердечный выброс увеличивается довольно резко, что помогает обеспечить работающие мышцы необходимой кровью и кислородом. В этом примере общий объем крови в системе кровообращения существенно не меняется (меняется только содержание плазмы, вторичной по отношению к ФН), но количество крови, перекачиваемой каждую минуту (сердечный выброс), может резко измениться (в 3–7 раз при максимальной нагрузке, в зависимости от физической подготовки). Также важно перераспределение сердечного выброса: оно существенно меняется от текущего объема потребностей организма. Изменение просвета кровеносных сосудов — основной механизм перераспределения сердечного выброса в ответ на внутренние или внешние раздражители.

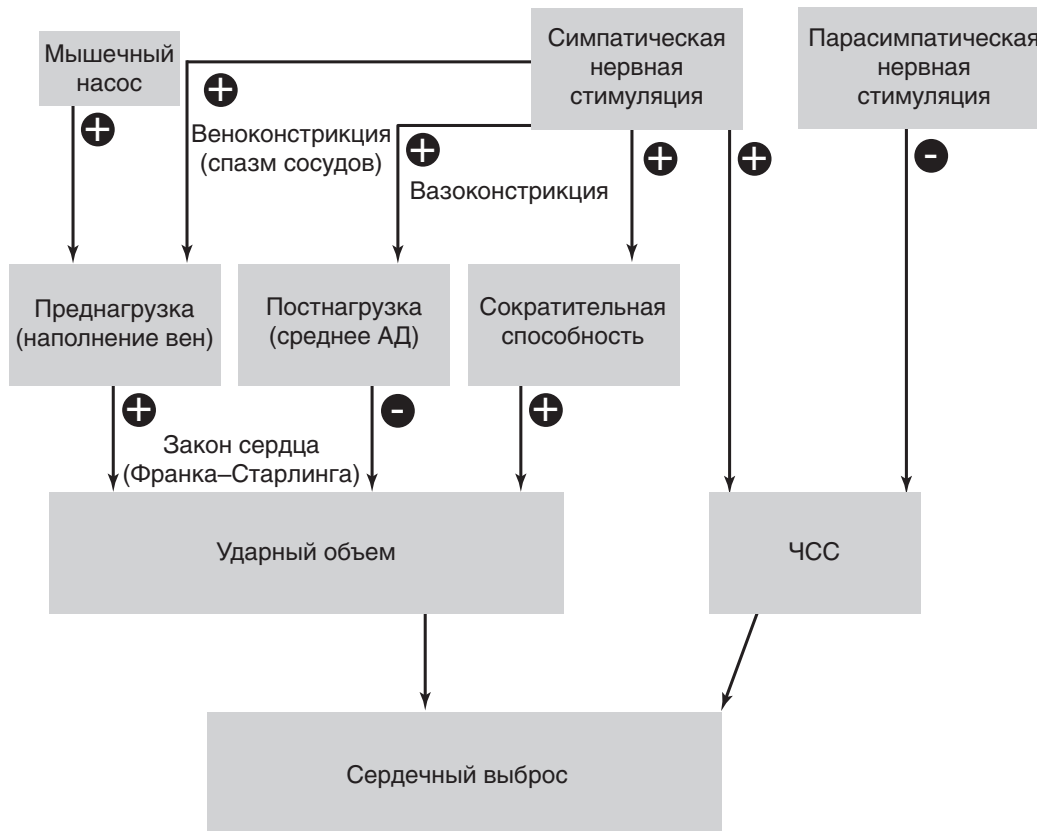


Рис. 2.8. Факторы, влияющие на сердечный выброс. Симпатическая нервная система оказывает основное влияние на частоту сердечных сокращений и сократительную способность. Симпатическая нервная стимуляция влияет на пост- и преднагрузку. Сердечный выброс также значительно меняет ударный объем, хотя и косвенно, через преднагрузку. Поскольку сердечно-сосудистая циркуляция — это замкнутый цикл, систолический объем (сердечный выброс) со временем должен равняться венозному притоку (возврату)

Сердечный выброс как общий поток крови через сосудистую систему можно выразить во взаимосвязи с другими переменными с помощью уравнения:

$$Q = \Delta P / R,$$

где Q — сердечный выброс; ΔP — разница в давлении (между ЛЖ и правым предсердием); R — сопротивление.

Общий поток крови через ССС определяется разницей в давлении между ЛЖ (откуда кровь выталкивается) и правым предсердием (куда кровь возвращается), деленной на сопротивление, с которым кровь сталкивается при прохождении через сосудистую систему. Учитывая, что давление в правом предсердии очень низкое (0–4 мм рт.ст.), уравнение обычно выражается формулой:

$$Q = MAP / R,$$

где Q — сердечный выброс; MAP — АД_{ср}; R — сопротивление.

На рис. 2.9 представлено стандартное перераспределение сердечного выброса в состоянии покоя и в ходе продолжительной аэробной нагрузки. Сердечный выброс существенно увеличился (в 4 раза),

и перераспределение сердечного выброса также резко изменилось. Фактически в этом примере приток крови к работающим скелетным мышцам увеличился с 1200 до 17 500 мл/мин. Приток крови в приоритетные сети кровоснабжения (например, мозговое кровообращение) сохраняется на имеющемся уровне. В это же время в области, требующие дополнительного кровотока, направляется больше крови. К таким областям относятся КА и скелетные мышцы. Для поддержания или усиления кровотока важно увеличение просвета сосудов: оно влияет на сопротивление и, следовательно, на кровоток (эта концепция полностью описана в главе 6).

› КОРОНАРНОЕ КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ

Миокард нуждается в притоке достаточного количества крови, чтобы получить кислород, необходимый для бесперебойной работы сердца. Такой внушительный объем обеспечивает коронарное кровоснабжение. Количество кислорода,

используемого миокардом для выработки энергии сокращения, соотносится и зависит от возможностей кровотока в КА.

КОРОНАРНОЕ КРОВООБРАЩЕНИЕ

Основная работа сердца (миокарда) заключается в перекачке крови вопреки сопротивлению и ее распределении по всему телу. Эта работа выполняется непрерывно и требует постоянной выработки химической энергии в форме АТФ. Коронарное (сердечное) кровообращение — сеть сосудов, которая снабжает сердечную мышцу кровью, насыщенной кислородом (оксигенированной). Такая кровь затем поступает в кардиомиоциты для выработки запаса АТФ.

Правая и левая КА обеспечивают полное кровоснабжение миокарда. Как видно на рис. 2.10, левая и правая КА возникают как первичные ветви, которые разветвляются непосредственно от восходящей части аорты (луковицы). Правая КА снабжает кровью правое предсердие и желудочек; ствол левой КА делится в устье на левую переднюю нисходящую и огибающую ветви. Левая передняя нисходящая артерия — это коронарная ветвь, которая доставляет наибольшую часть крови в ЛЖ. После прохождения крови по руслу коронарных капилляров она возвращается в правое предсердие через передние коронарные вены и коронарный синус.

КОРОНАРНЫЙ КРОВОТОК

Сокращение миокарда создает давление (аортальное), необходимое для перфузии миокарда. Сердце также влияет на кровоснабжение коронарных сосудов за счет их сжатия сокращениями миокарда, то есть во время ранней систолы поток крови в крупных коронарных сосудах практически перекрывается из-за высокой силы сжатия устья артерии, генерируемой в миокарде. Максимальный кровоток в левой КА происходит в фазе ранней диастолы, когда желудочки расслаблены и сдавление коронарных сосудов минимально.

АД играет большую роль в определении притока крови к миокарду. Как и в других сосудах, кровоток определяется разницей давлений, деленной на сопротивление кровотоку ($F = \Delta P / R$). В коронарном кровообращении эта взаимосвязь осложняется сокращением миокарда, который сдавливает кровеносные сосуды. Изменения сопротивления коронарных сосудов крайне важны при расчете сопротивления коронарному кровотоку. Как и в случае с другими мышцами, диаметр сосуда в значительной степени определяется метаболическими потребностями тканей, участки которых снабжает конкретный сосуд: когда сердечная мышца активна

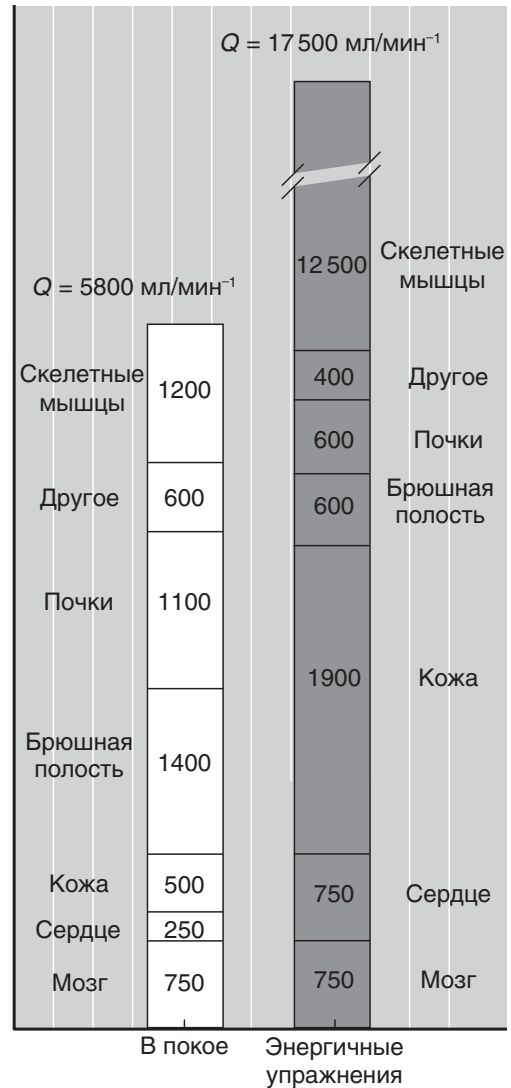


Рис. 2.9. Распределение сердечного выброса в покое и во время физической нагрузки

и возрастают метаболические потребности, сосуды расширяются, чтобы увеличить приток крови.

Симпатическая стимуляция тоже увеличивает коронарный кровоток — эффект, который возникает при сочетанном действии нескольких противодействующих сил, влияющих на кровоток. Симпатическая стимуляция увеличивает частоту и силу сердечных сокращений. Повышенная ЧСС означает укорочение периода диастолического наполнения сердца, что ограничивает и непосредственно кровоток в миокарде. Дополнительно симпатическая стимуляция может вызывать вазоконстрикцию КА. Сочетанность противодействующих сил приводит к уменьшению коронарного кровотока, что требует компенсации: возникает рост метаболических потребностей в кровоснабжении (в результате более высокой ЧСС и более сильного сокращения). Это приводит к балансу противодействующих

ПРИМЕР ИЗ КЛИНИЧЕСКОЙ ПРАКТИКИ**Атеросклеротическая бляшка в левой передней нисходящей артерии**

Пациент — мужчина 52 лет, пожарный, ощутил стеснение в груди в процессе тренировки в местной *Young Men's Christian Association*. Его коллега заметил, что пациенту плохо, и, понимая, что им описаны симптомы сердечной дисфункции (стеснение и давление в груди, а также ощущение покалывания в руке), вызвал скорую помощь. Пациента доставили в отделение неотложной помощи. Основываясь на данных ЭКГ, сделанной по пути в отделение, пациента отправили в кардиологическое отделение для экстренной катетеризации. Врач обнаружил тромб, образовавшийся на разорванной атеросклеротической бляшке в левой передней нисходящей артерии. Такие ситуации часто приводят к летальному исходу, и в данном случае благополучный исход определила скорость доставки пациента в профильное отделение.

Вопросы

1. Почему опасны сгустки крови в левой передней нисходящей артерии?
2. Как строение левой передней нисходящей артерии способствует возникновению этого осложнения?

факторов, и коронарный кровоток увеличивается под действием симпатической стимуляции.

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА МИОКАРДОМ

Сердце в большой степени зависит от аэробного метаболизма. Возникает зависимость коронарного кровотока от потребления кислорода миокардом, поскольку выработка АТФ для сокращения этой

мышечной ткани зависит от поступления кислорода. Даже в состоянии покоя в ходе обменных процессов из крови, движущейся по капиллярам, извлекается 65–70% кислорода. Именно поэтому при любом увеличении потребления миокардом кислорода требуется усиление кровотока.

В состоянии покоя сердце потребляет примерно от 8 до 10 мл кислорода на 100 г ткани каждую

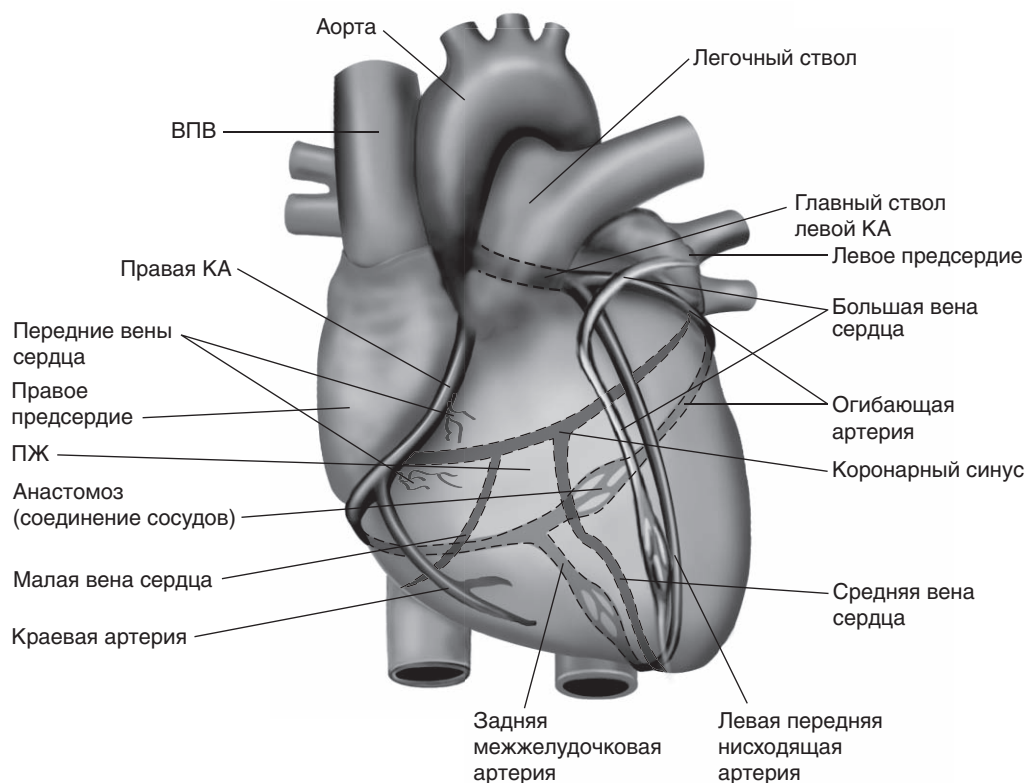


Рис. 2.10. Коронарное кровообращение, расположение правой и левой коронарных артерий и их основных ветвей